

Faculté des bioingénieurs

Caractérisation de l'architecture hydraulique du colza in situ (*Brassica napus* L.)

Auteur : Robin VANDERMEULEN

Promoteur(s) : Pr. Mathieu JAVAUX (UCLouvain/ELI/ELIE)

Lecteur(s) : Pr. Xavier DRAYE (UCLouvain/ELI/ELIA)

Dr. Valentin COUVREUR (UCLouvain/ELI/ELIA)

Mémoire de fin d'études présenté en vue de l'obtention du diplôme de
Bioingénieur : Sciences et technologies de l'environnement

Année académique 2020-2021

Remerciements

Mes remerciements s'adressent tout d'abord à mon promoteur, le Professeur Mathieu Javaux, pour m'avoir suivi et encadré tout au long de ce mémoire. Un chemin long et quelque peu tortueux par moment, durant lequel son aide et son expérience se sont avérées précieuses. Je remercie particulièrement Mathieu pour sa franchise, sa disponibilité et son tempérament tout durant cette année. Merci pour son temps et pour la transmission de son savoir sur le sujet de ma thèse. Merci pour l'enthousiasme qu'il m'a transmis pour la recherche scientifique, sa complicité et ses challenges.

Je remercie le Docteur Camilla Ruø Rasmussen de m'avoir accueilli et encadré pendant tout mon séjour à Copenhague. Je salue sa bonne humeur et sa patience lorsqu'il a fallu recommencer une nouvelle fois nos expériences sous les 30°C du mois d'août à Copenhague.

Je remercie également mes lecteurs, le Professeur Xavier Draye et le Docteur Valentin Couvreur, qui ont accepté avec enthousiasme de faire partie du jury de mon mémoire. Je salue leurs expertises sur le sujet complexe qu'est celui de ma thèse, mais encore leur rigueur scientifique et leurs conseils avisés.

Je remercie particulièrement le doctorant Adrien Heymans, qui m'a accompagné dans mes manipulations en labo et dans mes premières analyses de résultats. Je le remercie pour son temps et la transmission de ses connaissances sur des outils qui me sont devenus familiers, mais qui m'étaient totalement inconnus il y a presque un an.

Je remercie également le Professeur Guillaume Lobet et le Docteur Félicien Couvreur. Merci pour leurs implications et pour leurs disponibilités. Leurs conseils en modélisation ont été déterminants pour la réalisation de ce travail.

Je remercie particulièrement Patrick Collignon pour la relecture de ce mémoire.

Enfin je remercie mes parents et mes proches pour leur soutien tout au long de ces cinq années d'études. Ce mémoire est l'aboutissement d'un parcours et le commencement d'un nouveau.

Table des matières

1. Introduction	1
1.1 Contexte global	2
1.2 Contexte d'étude	2
1.2.1 L'expérience des tours de Copenhague.....	2
1.2.2 Les racines profondes.....	4
2. État de l'art.....	5
2.1 Prise d'eau par la plante	5
2.2 Le continuum sol-plante-atmosphère	6
2.3 Modélisation des transferts hydriques dans le système racinaire	8
2.3.1 Transport de l'eau dans la rhizosphère	9
2.3.2 Absorption racinaire et composante radiale du transport de l'eau : K_r	10
2.3.3 Composante axiale du transport de l'eau : K_x	12
2.3.4 Composante totale du transport de l'eau dans le système racinaire : K_{rs}	13
2.4 Modèles mathématiques et équations de transfert dans une racine.....	13
2.4.1 Equation générale du flux d'eau dans une racine	13
2.4.2 Solution numérique : modèle de Doussan	14
2.4.3 Solution analytique du transport de l'eau dans une racine.....	15
2.5 Concept d'architecture hydraulique.....	18
2.5.1 Distribution spatiale et mesures des propriétés hydrauliques racinaires	18
2.5.2 Architecture racinaire	20
2.5.4 Modèle racinaire structure-fonctions	22
2.6 Le colza	23
2.6.1 Anatomie et développement d'une racine de dicotylédone.....	24
2.6.3 Architecture et hydraulique racinaire du colza	25
3. Objectifs du mémoire.....	28
4. Matériel et méthodes	29
4.1 Expérience des tours.....	29
4.2 Expérience en colonnes	30
4.2.2 Dispositif expérimental.....	30
4.2.3 Protocole expérimental.....	32
4.2.4 Hydraulique racinaire : mesures HPFM.....	32
4.2.5 Analyse de section transversale	36
4.2.6 Modélisation de l'architecture racinaire	40
4.2.7 Modélisation inverse.....	43

5. Résultats et discussion	47
5.1 Architecture racinaire	47
5.1.1 Profil de densité de longueur racinaire (RLD)	47
5.1.2 Paramétrisation du modèle	50
5.1.3 Résultat final de la modélisation	56
5.2 Hydraulique racinaire	57
5.2.1 Analyse microscopique de sections transversales	57
5.2.2 Mesures HPFM	62
5.2.3 Architecture hydraulique.....	66
5.3 Discussion générale des résultats.....	70
Conclusion	75
Bibliographie.....	76
Webographie	80
Annexes	81

Liste des figures

Figure 1: Comparaison des systèmes racinaires du blé et de l'agropyre intermédiaires. Image du site : RADIO-CANADA.....	3
Figure 2 : Comparaison des systèmes racinaires de la luzerne et du lotier corniculé à maturité (3 ans). Modifié d'après Nuttall et al. (2008).	3
Figure 3 : Photographie de l'expérience des tours à Taastrup (Danemark). L'installation consiste en 12 rhizotrons de 4 m de hauteur, rempli de sol et chacun divisé en deux compartiments. Photographie réalisée dans le cadre du projet « Deep Frontier » (université de Copenhague).	3
Figure 4: Modèle conceptuel du continuum sol-plante-atmosphère. Modifié d'après (Lobet et al. 2013).	6
Figure 5: Le transport de l'eau dans la plante, une analogie à la loi de Ohm. D'après le cours de physiologie végétale donné par Pr Xavier Draye (UCL).	7
Figure 6: analogie électrique de l'hydraulique d'un système racinaire. D'après Lobet (2012).	8
Figure 7: Illustration du « composite transport model ». D'après Meunier (2017).	10
Figure 8: Les différentes voies du transport radial de l'eau dans la racine. D'après le cours de physiologie végétale donné par Pr Xavier Draye (UCL).	11
Figure 9: Illustration des différents stades de différenciation racinaire et leurs influence sur l'absorption d'eau. D'après Kramer et Boyer (1995).	12
Figure 10: modèle conceptuelle du flux d'eau dans une racine. Modifié d'après Meunier (2017).	13
Figure 11: Modèles mathématiques du profil de distribution des conductivités hydrauliques le long de la racine. Modifié d'après Meunier et al. (2018).	14
Figure 12: (A) Représentation simplifiée d'un système racinaire divisé en 30 segments ($N = 30$) avec (B) un zoom sur le segment d'indice i	15
Figure 13: Modèle conceptuel racinaire. l_i représente la longueur du segment (L). Avec $k_{x,i}$ ($L^4 T^{-1} P^{-1}$) et $k_{r,i}$ ($L T^{-1} P^{-1}$) les propriétés hydrauliques intrinsèques du segment.	16
Figure 14: Modèle conceptuel d'une racine intact aux propriétés hydrauliques hétérogènes.	18
Figure 15: Estimation de l'évolution de la conductance axiale et de la conductivité radiale en fonction de la distance à l'extrémité sur une racine principale de maïs âgée de 43 jours. D'après Doussan et al. (1998).	19
Figure 16: Diagramme de système racinaire pour illustrer les ordres de ramification. ...	21
Figure 17: Illustration des paramètres architecturaux d'un système racinaire. Modifié d'après Meunier (2017).	21
Figure 18: Modélisation de l'architecture et du flux d'eau selon le potentiel hydrique dans le système sol-plante (maïs). Modifié d'après Javaux et al. (2008).	23
Figure 19: Photographie de fleurs du colza (Wikipédia).	23
Figure 21: Coupe transversale d'une racine de Hellebore, dicotylédone. Photos issues du site « bmedia » de l'université de Sorbonne.	24
Figure 21: Coupe transversale d'une racine d'Iris, monocotylédone. Photos issues du site « bmedia » de l'université de Sorbonne.	24
Figure 22: Endoderme d'une racine dicotylédone (A) et monocotylédone (B). Images issues du site « bmedia » de l'université de Sorbonne.	25
Figure 23: Systèmes racinaires du colza. (a) Modélisé par Leitner et al. (2010). (b) Dessiné à la main par L. Kutschera (1960) à partir d'un système racinaire excavé.	26

<i>Figure 24: Profil des conductivités hydrauliques en fonction de la distance à l'extrémité des racines pour une racine latérale de lupin âgé de 3 semaines (Zarebanadkouki et al. 2016).</i>	27
Figure 25: Expérience des tours à Taastrup. L'installation consiste en 12 rhizotrons de 4 m de hauteur, rempli de sol et chacun divisé en deux compartiments.	29
Figure 26: Dispositif expérimental, expérience en colonnes (été 2020).	31
Figure 27: Ligne du temps de l'expérience en colonnes (été 2020).	32
Figure 28: Dispositif HPFM-Gen-3 (groupe DYNAMAX).	33
Figure 29: Illustrations du protocole d'utilisation de l'HPFM (images issues du manuel d'utilisation de l'HPFM fourni par le producteur DYNAMAX).	34
Figure 30: Racine de colza, expérience en colonnes (été 2020).	35
Figure 31: Schéma de principe de l'utilisation de l'HPFM le long d'une racine intact lors de l'expérience en colonnes (été 2020).	36
Figure 33: Anatomie d'une demi-coupe transversale théorique d'une racine de dicotylédone (source : ac-grenoble.fr).	37
Figure 33: Coupe transversale d'endoderme d'une racine de colza.	37
Figure 34: Protocoles expérimentaux analyse microscopique de sections transversales. Expérience des tubes, été 2020.	38
Figure 35: Illustration de l'utilisation du logiciel ImageJ.	40
Figure 36: Scan d'une racine de colza, expérience en colonnes (été 2020). Le scanneur utilisé est le EPSON V750 Pro.	41
Figure 37: Modélisation inverse de CRootBox. Expérience en colonnes, été 2020. Paramètres v_p et v_s , respectivement, vitesse de croissance de la racine principale et vitesse de croissance des racines secondaires. TRL signifie « total root length ». La fonction d'erreur est de type RMSE (pour « root mean square error »).	44
Figure 38: Modélisation inverse de k_x et k_r . Expérience en colonnes, été 2020.	46
Figure 39: Profil de densité de longueur racinaire du colza, expérience des tours (2019-2020).	47
Figure 40: Profil de densité de longueur racinaire du colza, expérience en colonnes (été 2020).	48
Figure 41: Profil de densité de longueur racinaire et classes de diamètres d'une racine de colza, expérience en colonnes (été 2020).	49
Figure 42: Longueur totale racinaire (TRL) observée pour 4 colonnes différentes (via WhinRHIZO).	50
Figure 43: Profil de longueur totale racinaire en fonction des paramètres v_p (selon l'axe horizontal) et v_s (selon l'axe vertical). 9 simulations au total. Modèle : CRootBox.	54
Figure 44: Valeur de la FO en fonction des paramètres v_p et v_s (400 simulations au total). Modèle : CRootBox.	55
Figure 45: Valeur de la FO en fonction des paramètres v_p et v_s (400 simulations au total).	55
Figure 46: Modélisation de l'architecture racinaire du colza dans CRootBox.	57
Figure 47: Coupes transversales du colza pour différentes profondeurs le long de la racine principale (expérience des tubes).	58
Figure 48: Estimation du k_x ($\text{cm}^4 \text{MPa}^{-1} \text{s}^{-1}$) via la loi de Poiseuille en fonction de la distance au collet (cm).	60
Figure 49: Évolution du k_x estimé via Poiseuille en fonction de la distance au collet (cm). Les données sont présentées pour les profondeurs entre 50 et 150 cm le long de la racine principale du colza. Le nombre de répliquas est de 3.	60
Figure 50: Établissement du lien entre le k_x ($\text{L}^4 \text{P}^{-1} \text{T}^{-1}$) estimé via Poiseuille et le diamètre de la stèle (L).	61

Figure 51: Évolution de la conductance hydraulique totale Krs ($L^3T^{-1}P^{-1}$) avec la profondeur. Le nombre de colonnes observées est de 6.....	62
Figure 52: Évolution de la conductance hydraulique totale Krs ($L^3T^{-1}P^{-1}$) avec la profondeur. La valeur de Krs correspond à la mesure effectuée sur le système racinaire « intact » coupé à différentes profondeurs le long de la racine principale.....	63
Figure 53: Évolution de la conductance hydraulique totale Krs ($L^3T^{-1}P^{-1}$) avec la profondeur. Les données sont présentées pour les profondeurs entre 10 et 150 cm le long de la racine principale du colza. Le nombre de répliquas est de 6.	64
Figure 54: Évolution de la conductance hydraulique totale sur segment $Ksegment$ ($L^3T^{-1}P^{-1}$) avec la profondeur.	65
Figure 55: Évolution de la conductance hydraulique totale sur segment $Ksegment$ ($L^3T^{-1}P^{-1}$) avec la profondeur.	65
Figure 56: Évolution des profils de conductance hydraulique totale, à gauche sur système racinaire « intacte » (Krs ($L^3T^{-1}P^{-1}$)), à droite sur segments ouverts ($Ksegment$ ($L^3T^{-1}P^{-1}$)).....	66
Figure 57: Analyse de sensibilité des fonctions objectives aux paramètres kr ($L T^{-1}P^{-1}$) et kx ($L^4T^{-1} P^{-1}$)	67
Figure 58: Profils de distributions des conductivités hydrauliques apparentes $\langle kx \rangle$ ($L^4T^{-1} P^{-1}$) et $\langle kr \rangle$ ($L T^{-1}P^{-1}$) en fonction de la distance au collet (L) le long d'une racine principale de colza.....	68
Figure 59: Profil de distribution de la conductivité hydraulique apparente axiale $\langle kx \rangle$ ($L^4T^{-1} P^{-1}$) en fonction de l'âge de la profondeur (L) le long d'une racine principale de colza. La vitesse de croissance estimée de la racine est de 2 cm/jour.	69
Figure 60: Représentation du système racinaire du colza ; à gauche , via le modèle architecturale CRootBox, au milieu, selon le modèle paramétrique de Leitner et al. 2010, à droite, dessiné à la main par Kutschera (1960).....	71
Figure 61: Estimation du profil d'évolution de la conductance axiale intrinsèque kx ($L^4 L^{-1} T^{-1}$) par Poiseuille (courbe orange) et par optimisation via mesures HPFM (courbe bleue) le long d'une racine principale de colza.....	72
Figure 62: Estimation de l'évolution de la conductance axiale et de la conductivité radiale en fonction de la distance à l'extrémité sur une racine principale de maïs âgée de 43 jours. D'après Doussan et al. (1998).	73
Figure 63: Profil de distribution de kx et kr , Zarebanadkouki et al. (2016).....	74

Liste des tableaux

Tableau 1 : Liste des paramètres de CRootBox à intégrer pour chaque type de racines..	43
Tableau 2: Paramètre de vitesse de croissance selon l'ordre racinaire pour le colza, d'après Leitner et al. (2010).....	51
Tableau 3: Paramétrisation du tropisme par topologie racinaire dans CRootBox. D'après Leitner et al., (2010) et par analyse d'images via SmartRoot.	51
Tableau 4 : Comparaison des différentes méthodes d'estimation du paramètre θ (angle d'insertion des racines latérales).	52
Tableau 5: Suite de l'estimation des paramètres architecturaux pour CRootBox.	52
Tableau 6 : Valeurs des paramètres CRootBox pour le colza (avant optimisation).....	53
Tableau 7 : Valeurs des paramètres CRootBox pour le colza (après optimisation).....	56

1. Introduction

L'objectif de ce mémoire est d'éclaircir notre compréhension sur la dynamique d'absorption de l'eau par le colza. Dans notre étude, l'absorption de l'eau « profonde » fait l'objet d'une attention particulière. Nous entendons par eau « profonde » l'eau située au-delà du premier mètre de profondeur dans le sol, là où elle est majoritairement inaccessible pour les racines des végétaux ayant des systèmes racinaires qui demeurent, pour la plupart, limités aux premières dizaines de centimètres du sol. Le colza possède cette particularité de développer un système racinaire profond et c'est précisément cette caractéristique qui est au cœur de notre étude.

Le choix de ce sujet a été motivé par ma passion pour le vivant et pour sa compréhension. L'adaptation du vivant à son environnement aiguisé depuis bien longtemps ma curiosité grandissante de jeune scientifique et de jeune chercheur.

Lorsque le regard de l'ingénieur se pose sur un processus aussi complexe que la dynamique d'absorption de l'eau dans un système racinaire, son regard ne se limite pas à la simple et pertinente évaluation qualitative des processus observés. L'ingénieur, au-delà de la représentation conceptuelle, tente de modéliser et d'objectiver ce qu'il observe. Il modélise et quantifie pour mieux comprendre. C'est selon cette approche que ce mémoire a été réalisé.

Deux caractéristiques principales conditionnent l'absorption de l'eau dans un système racinaire : l'architecture et l'hydraulique. L'architecture, comme son nom l'indique, se définit par l'ensemble des propriétés géométriques qui déterminent la forme du système racinaire dans l'espace. L'hydraulique concerne la caractérisation de l'ensemble des propriétés inhérentes au système racinaire qui conditionnent le transport de l'eau en son sein. Ces deux caractéristiques nous sont primordiales pour comprendre la dynamique d'absorption de l'eau dans une plante.

La méthodologie a été établie dans le but de répondre à ces exigences. Une vision globale a été apportée, d'une part, par des mesures de terrain (rhizotrons et expérience en colonnes) et d'autres parts, via des analyses en laboratoire (analyses de sections transversales et HPFM). Ces analyses ont été couplées à du travail de modélisation et ont permis, *in fine*, de caractériser l'architecture hydraulique d'une racine de colza.

Les résultats et les discussions ont permis d'évaluer la pertinence des modèles établis et de les comparer avec ceux déjà existants. Mais surtout, de comprendre et de déterminer les facteurs limitants de l'absorption de l'eau dans le système racinaire du colza.

1.1 Contexte global

À l'échelle du monde, assurer une production agricole durable et suffisante sur les terres cultivées est l'un des enjeux majeurs pour répondre aux besoins futurs en termes de sécurité alimentaire. Or, il est un fait avéré que la limitation des ressources en eau a un impact majeur sur le rendement des cultures. Bien que les pertes de rendements des cultures varient en fonction de la fréquence et de l'intensité des événements de sécheresse, il a été montré que même les épisodes de courte durée peuvent être une cause majeure de perte de productivité (Zipper et al. 2016).

Dès lors, dans un contexte de changement climatique où l'on s'attend à de fortes pressions sur les ressources en eau, identifier et comprendre les éléments clés qui gouvernent la prise d'eau des cultures représente un enjeu crucial. Les racines étant à l'origine de la capacité d'absorption de l'eau pour la plante, il semble important de s'y intéresser en vue de répondre aux défis majeurs des décennies à venir en termes de sécurité alimentaire et de biodiversité.

1.2 Contexte d'étude

1.2.1 L'expérience des tours de Copenhague

Mon mémoire s'intègre dans le cadre du projet « Deep Frontier » qui vise l'étude des systèmes racinaires profonds et qui a lieu au Danemark dans l'université de Copenhague. Parmi les différents chercheurs qui participent à Deep Frontier, on retrouve le Dr Camilla Ruø Rasmussen qui s'intéresse particulièrement à la prise d'eau des racines profondes. Son projet de recherche post doctorale dans le cadre de Deep Frontier s'étend sur deux années (de 2019 à 2020). Les expériences ont lieu au centre de recherche du département des sciences végétales et environnementales de l'université de Copenhague, à Taastrup, au Danemark. J'ai eu l'occasion de m'y rendre pendant tout le mois d'août 2020 pour y effectuer mes expériences sous l'œil avisé du Dr Rasmussen.

Le projet de recherche qui englobe mon mémoire étudie trois espèces à racines profondes que sont l'agropyre intermédiaire (*Thinopyrum intermedium*) (figure 1), la luzerne (*Medicago sativa*) (figure 2) et le colza (*Brassica napus*). Ces espèces sont toutes capables d'atteindre 3-4 m de profondeur, mais diffèrent dans leurs capacités d'absorption d'eau en profondeur.

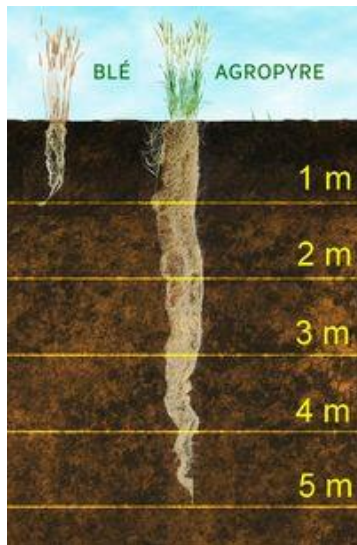


Figure 1 : Comparaison des systèmes racinaires du blé et de l'agropyre intermédiaires. Image du site : RADIO-CANADA.

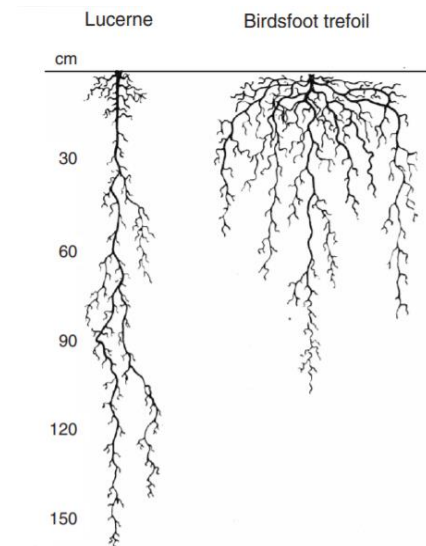


Figure 2 : Comparaison des systèmes racinaires de la luzerne et du lotier corniculé à maturité (3 ans). Modifié d'après Nuttall et al. (2008).

Les trois espèces sont analysées dans des conditions relativement similaires aux conditions en champ. Ceci est permis grâce à l'expérience « des tours » réalisée à Taastrup. Comme le montre la photo de la figure 3, les tours (12 au total) consistent en des rhizotrons de 4 mètres de hauteur dans lesquels les racines se développent et peuvent atteindre leur profondeur naturelle. Chaque tour étant elle-même séparée en 2 compartiments (2 « chambres »), dans lesquelles se développent les plantes sous des conditions spécifiques de teneur en eau du sol. L'objectif étant d'observer la réponse des plantes à des conditions changeantes de teneur en eau, notamment en les soumettant à des situations de stress hydrique.



Figure 3 : Photographie de l'expérience des tours à Taastrup (Danemark). L'installation consiste en 12 rhizotrons de 4 m de hauteur, rempli de terre et chacun divisé en deux compartiments. Photographie réalisée dans le cadre du projet « Deep Frontier » (université de Copenhague).

1.2.2 Les racines profondes

Le contexte général dans lequel s'intègre mon mémoire étant celui de l'étude des racines profondes, il semble pertinent de faire le point sur l'état des connaissances sur le sujet avant d'entrer plus en profondeur dans le contenu.

On définit ici les racines profondes comme étant les racines qui se développent au-delà de 1 mètre de profondeur dans le sol (Pierret et al. 2016). Plusieurs études ont démontré le potentiel des racines profondes pour améliorer la tolérance à la sécheresse des plantes (Manschadi et al. 2006; Uga et al. 2013). De fait, ce type de système racinaire permet à la plante d'accéder à des stocks d'eau plus profonds dans le sol et généralement inaccessibles pour la plupart des végétaux.

Les racines profondes présentent des caractéristiques spécifiques et sont extrêmement difficiles à observer et donc à mesurer. À cause de leur accessibilité limitée et du long temps de développement nécessaire pour atteindre un stade de maturation suffisant, l'étude des racines profondes représente un véritable challenge pour quiconque tente de s'y attarder.

Comme le suggère Mazzacavallo et Kulmatiski (2015), puisqu'il n'existe pas de relation forte entre la quantité de biomasses et son activité, même si la grande majorité de la biomasse racinaire se trouve dans les horizons de surface, les racines profondes peuvent potentiellement contribuer de manière significative à l'approvisionnement en eau des cultures. Bien que l'influence des racines profondes sur l'absorption d'eau a été mise en évidence plusieurs fois dans la littérature (Canadell et al. 1996 ; Lynch et Wojciechowski 2015), les données sur la contribution réelle des racines profondes à l'absorption racinaire restent floues et incertaines.

Gregory et al. (1978) ont montré qu'en champ, le blé d'hiver développe moins de 5 % de sa biomasse racinaire en dessous de 1 m de profondeur, et tant que l'approvisionnement en eau est suffisant sur le premier mètre de sol, la contribution à l'absorption en eau est proportionnelle à la répartition de la biomasse racinaire. Cependant, lorsque le sol s'assèche en surface, les racines situées entre 1 et 2 m fournissent à la plante jusqu'à 20 % de l'eau totale absorbée.

Des expériences ont montré que, dans des conditions de sol sec en surface, la capacité à extraire l'eau en profondeur varie selon les espèces végétales concernées. Par exemple, en comparant la luzerne (*Medicago sativa*) et l'agropyre intermédiaire (*Thinopyrum intermedium*), des espèces développant une densité de racines similaires dans le sol, la seconde a souffert de stress hydrique alors que la première pouvait extraire toute l'eau qui lui était nécessaire (données non publiées¹).

De plus, il a été montré que, même dans des conditions où l'eau est disponible et accessible en profondeur, certaines plantes à racines profondes ont montré des symptômes liés au stress hydrique tels que : une réduction de la biomasse (Hoekstra et al. 2014) et une diminution du potentiel hydrique foliaire (Sun et al. 2011). Tout cela nous questionne donc sur le rôle des racines profondes et sur notre compréhension de leur fonctionnement dans la prise d'eau chez la plante.

¹ Ces informations m'ont été fournies lors de ma visite du centre de recherche de Taastrup en août 2020, mais ne sont actuellement pas encore publiées.

En théorie, la capacité des systèmes racinaires à extraire l'eau profonde dans le sol dépend non seulement de la profondeur du système racinaire, mais aussi de l'hydraulique du système racinaire (Javaux et al. 2013). De fait, la conductivité hydraulique des racines, mais aussi celle du sol conditionnent la prise d'eau par la plante. Cette conductivité hydraulique varie entre les espèces et au sein d'un même système racinaire selon l'âge et l'ordre des racines (Ahmed et al. 2018 ; Meunier et al. 2018). C'est pourquoi, pour comprendre la dynamique d'absorption de l'eau chez la plante, les informations sur l'architecture racinaire doivent donc être combinées avec celle de l'hydraulique, le tout s'intégrant dans le concept d'architecture hydraulique (Doussan et al. 1998).

2. État de l'art

2.1 Prise d'eau par la plante

Le phénomène d'absorption de l'eau dans le sol et son transport vers les parties aériennes étant au cœur de ce mémoire, il semble pertinent de faire le point sur l'état des connaissances actuelles sur les mécanismes du transport de l'eau dans le système sol-plante.

2.1.1 Notion de potentiel hydrique

Le potentiel hydrique total² noté ψ_w caractérise l'énergie libre de l'eau par unité de volume [en MPa]. ψ_w est défini comme « le travail volumique qu'il faut fournir à l'eau du système pour la ramener à un état de référence (eau 'libre', c'est-à-dire l'eau pure à la température du système et à pression atmosphérique) » (Fichot 2010). Le potentiel hydrique permet de prédire la direction du mouvement de l'eau, aussi bien dans la plante qu'au niveau de l'interface sol/plante, qu'entre la plante et l'atmosphère. L'eau se déplaçant toujours d'un point de potentiel hydrique élevé vers un point de potentiel hydrique faible (Raven et al. 2011).

L'équation 2.1 définit les différentes composantes du potentiel hydrique (Gardner 1965) :

$$\psi_w = \psi_p + \psi_s + \psi_z \quad (2.1)$$

Où, ψ_w : Potentiel hydrique total (MPa)

ψ_p : Potentiel de pression hydrostatique (MPa)

ψ_s : Potentiel osmotique (MPa)

ψ_z : Potentiel gravitationnel (MPa)

Le potentiel de pression ψ_p désigne à la fois la pression de turgescence (>0) et la tension dans le xylème (<0). Notons que dans un sol non saturé, la composante du potentiel matricielle ψ_m vient s'ajouter à la valeur potentielle hydrique totale. Cette dernière correspond aux forces de rétention de l'eau par les particules du sol. La valeur négative de ce potentiel indique que la plante doit fournir de l'énergie pour extraire l'eau du sol.

² Notons ici que les unités du potentiel hydrique diffèrent de celles généralement utilisées en physique du sol : nous définissons ici le potentiel hydrique comme l'énergie potentielle par unité de volume (P) plutôt qu'en hauteur d'eau (L) pour être cohérents avec les unités communément admises en physiologie végétale.

Le potentiel gravitationnel ψ_z exprime la pression exercée par la pesanteur. Cette composante du potentiel est importante seulement pour les plantes de grande taille (à partir d'une dizaine de mètres de hauteur). Le potentiel osmotique ψ_s désigne une réduction de l'énergie libre de l'eau due à la présence de solutés. Ce potentiel n'est pertinent qu'en présence d'une compartimentation du transport de l'eau à travers une membrane semi-perméable.

2.2 Le continuum sol-plante-atmosphère

Une première étape consiste à se représenter les différentes composantes qui interviennent dans le transport de l'eau à travers le continuum sol-plante-atmosphère. Au cours de son déplacement, l'eau circule dans un circuit complexe qui peut être représenté par différents compartiments tel que représenté à la figure 4.

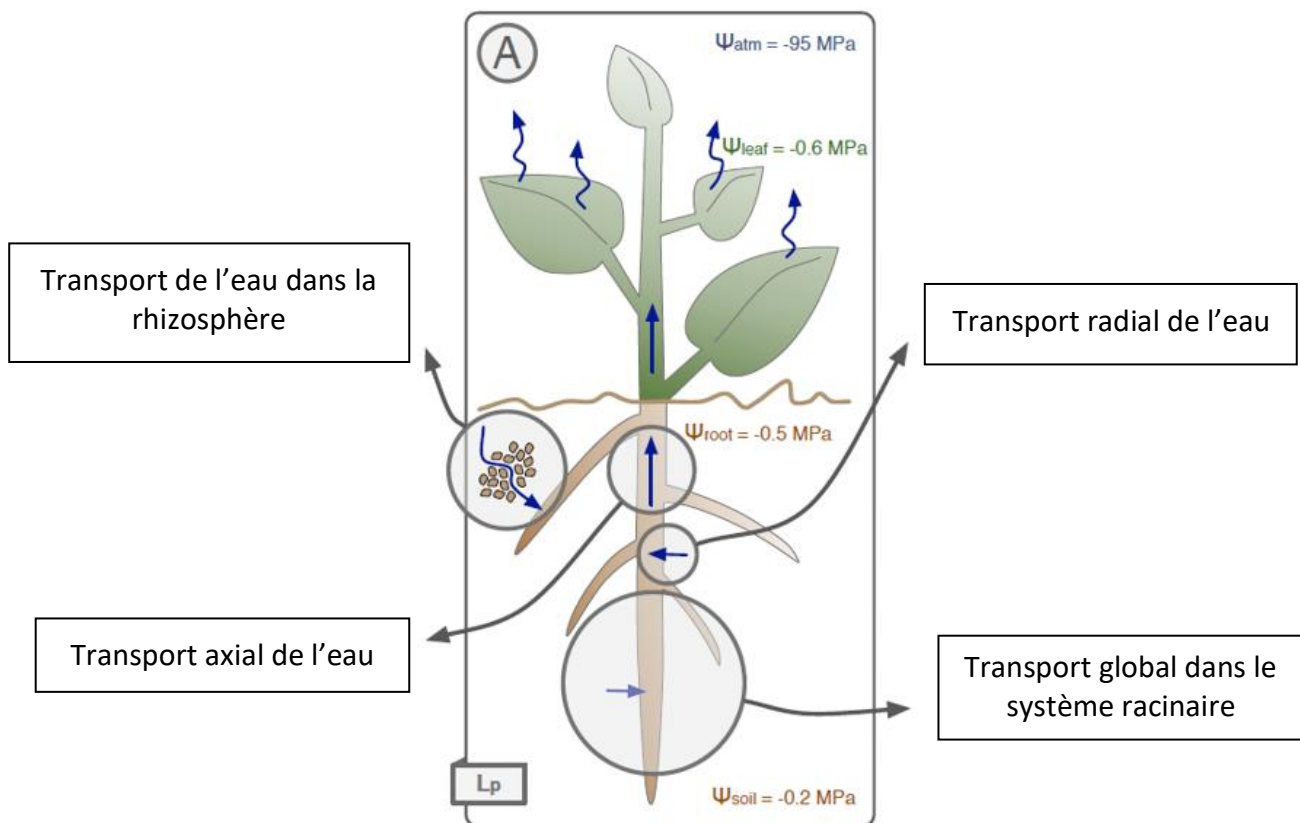


Figure 4: Modèle conceptuel du continuum sol-plante-atmosphère. Modifié d'après (Lobet et al. 2013).

Comme nous l'avons vu, l'eau se déplace selon le gradient de potentiel hydrique. L'eau se déplace passivement dans le sens inverse du gradient, c'est-à-dire des potentiels les plus élevés (rhizosphère) vers les plus faibles (atmosphère). L'origine de ce gradient hydrique, et donc le moteur de ce transport d'eau dans le système sol-plante, est due au phénomène de transpiration.

Quand les stomates sont ouverts, la grande différence de potentiel hydrique entre l'atmosphère et la chambre sous-stomatique génère ce flux d'évaporation. Puisque le xylème assure la présence d'une colonne d'eau continue entre les feuilles et les racines,

cette perte d'eau au niveau des feuilles génère une tension dans le xylème qui se transmet jusqu'aux racines, induisant un flux d'eau entrant depuis le sol. La continuité des colonnes d'eau est rendue possible par la forte cohésion des molécules d'eau entre elles et donc par la forte tension de surface de l'eau (Fichot 2011). C'est la théorie de la tension-cohésion. L'eau présente dans la rhizosphère est d'abord absorbée au niveau des racines. Cette absorption racinaire se fait principalement au niveau des racines latérales (Ahmed et al. 2017). Une fois absorbée, l'eau suit un déplacement radial à travers les différentes couches de cellules jusqu'aux vaisseaux de xylèmes du cylindre central, où elle sera ensuite transportée verticalement dans les parties aériennes.

2.2.1 Analogie électrique à la loi d'Ohm

Un modèle largement accepté pour représenter le transport de l'eau dans le CSPA (continuum sol-plante-atmosphère) consiste à utiliser une analogie à la loi d'Ohm qui s'énonce de la façon suivante :

$$U = R I \quad (2.2)$$

La loi d'Ohm stipule que la tension U (en volts) aux bornes d'un conducteur ohmique est égale au produit de sa résistance R (en ohms) par l'intensité I (en ampères) du courant qui le traverse. L'analogie appliquée au transport de l'eau dans le système sol-plante consiste à considérer la tension comme étant la différence de potentiel hydrique $\Delta\Psi$, la résistance électrique comme une résistance hydraulique et l'intensité du courant comme le flux d'eau volumétrique à travers le système. Notons néanmoins que présentée sous cette forme, la loi d'Ohm ne permet pas de considérer les capacitances (c.-à-d. le stockage) qui pourraient exister dans le système considéré.

Lorsque l'on applique cette analogie au CSPA, on obtient un réseau de résistances hydrauliques interconnectées comme représenté à la figure 5. Dès lors, à chaque compartiment de la plante est associée une valeur de résistance (ou son inverse, une

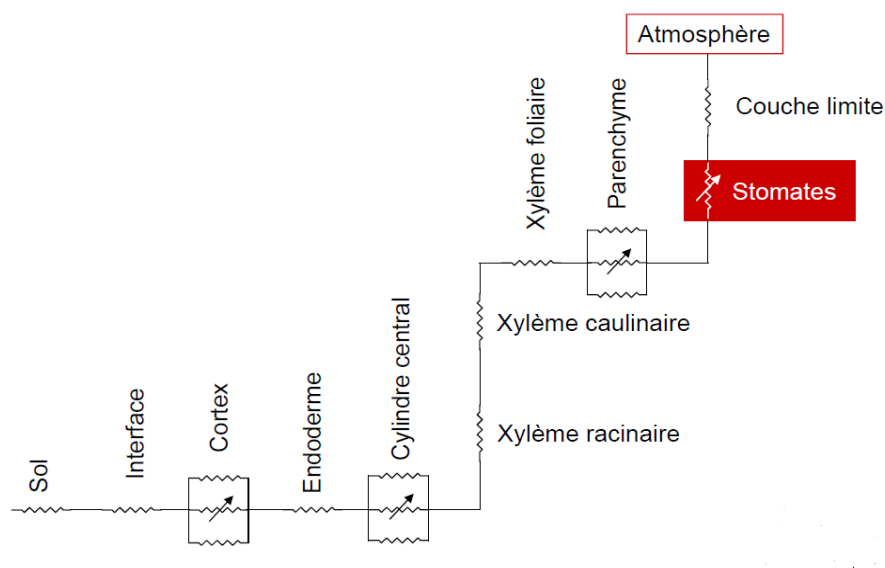


Figure 5: Le transport de l'eau dans la plante, une analogie à la loi de Ohm. D'après le cours de physiologie végétale donné par Pr Xavier Draye (UCL).

conductance) au flux d'eau. Cette analogie stipule que c'est l'intégration de toutes des résistances hydrauliques le long et à l'intérieur de la racine qui définit la distribution spatiale de la prise d'eau dans le sol et de la quantité d'eau qui traverse la plante pour être évaporée.

Les résistances les plus importantes apparaissent dès lors comme étant les processus limitants dans le transport de l'eau. Parmi les plus importantes, on retrouve la résistance hydraulique des stomates dont l'ouverture, pour capter le CO₂ et libérer l'H₂O lors de la photosynthèse, conditionne fortement le flux d'eau à travers la plante. Les facteurs qui influencent la régulation de l'ouverture des stomates font l'objet d'études à part entière et sortent du cadre de ce mémoire.

En considérant le système sol-plante dans sa totalité, on obtient l'équation 2.3 qui donne le lien entre la différence de potentiel hydrique, le flux d'eau volumétrique et la résistance hydraulique totale de la plante (Honert 1948).

$$E = (\Psi_{atm} - \Psi_{soil}) * K_p \quad (2.3)$$

Avec E le flux d'évaporation (L³T⁻¹), Ψ_{atm} et Ψ_{soil} respectivement les potentiels hydriques de l'atmosphère et du sol (P), et K_p la conductivité hydraulique de la plante (L³T⁻¹P⁻¹).

2.3 Modélisation des transferts hydriques dans le système racinaire

Dans le système racinaire, l'analogie à la loi de Ohm se traduit de la façon suivante (figure 6): le flux d'eau depuis la solution du sol vers le xylème racinaire traverse un réseau de résistances hydrauliques, lesquelles sont soit arrangées en série (les différents tissus du cylindre racinaire) soit en parallèle (les différentes voies de circulation de l'eau dans la racine). Ensuite l'eau est acheminée vers les parties aériennes à travers les tuyaux de xylème, lesquels sont arrangés en série tout au long de la racine.

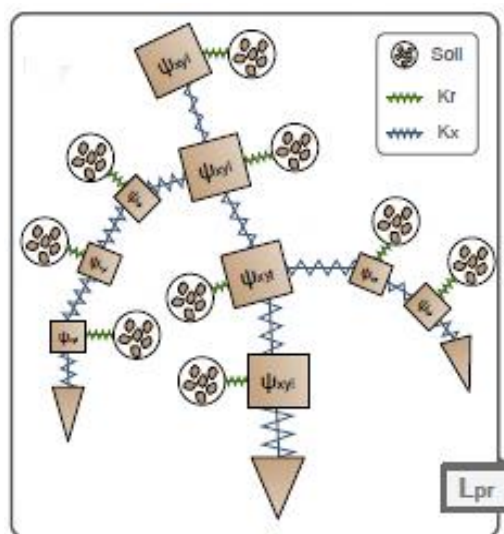


Figure 6: analogie électrique de l'hydraulique d'un système racinaire. D'après Lobet (2012).

Dans l'objectif de caractériser le transport de l'eau, il est important de comprendre et de définir les différentes composantes hydrauliques du système racinaire.

2.3.1 Transport de l'eau dans la rhizosphère

La rhizosphère est la zone du sol qui entoure les racines et qui est affectée par leur activité. Avant d'entrer dans la racine, l'eau circule dans les pores du sol jusqu'à atteindre l'interface sol/racine. La direction du mouvement de l'eau suit l'inverse du gradient de potentiel hydrique du sol $\nabla\psi_{\text{soil}}$. On définit K_s ($L T^{-1}$) comme étant la conductivité hydraulique du sol non saturée (à ne pas confondre avec K_{sat} , la conductivité hydraulique du sol à saturation). De manière plus précise, on devrait parler de conductivité hydraulique de la rhizosphère. Elle se définit comme étant égale à la conductivité hydraulique du sol x la surface racinaire x la fraction racinaire active dans l'absorption d'eau.

L'équation de Richards (Richards 1931), en 3 dimensions et avec un terme puits, permet de décrire le flux d'eau dans le sol à proximité d'une racine :

$$\frac{\partial \theta}{\partial t} = \nabla \cdot [\mathbf{K}(h) \nabla(h - z)] - S \quad (2.4)$$

Avec θ la teneur en eau volumétrique ($L^3 L^{-3}$), t le temps (T), $\mathbf{K}(h)$ le tenseur de conductivité hydraulique ($L T^{-1}$), h le potentiel matriciel exprimé en hauteur d'eau (L), z la coordonnée verticale (L). Le terme puits S représente l'absorption racinaire et est donné en volume d'eau extrait par volume de sol et par unité de temps (T^{-1}). Les paramètres θ et $\mathbf{K}(h)$ sont tous deux des fonctions non linéaires du potentiel matriciel et déterminent les propriétés hydrauliques du sol en conditions non saturées.

L'équation de Richards nous indique que les paramètres hydrodynamiques du sol, c'est-à-dire la courbe de rétention et la courbe de conductivité, conditionnent le transport de l'eau dans la rhizosphère. La vitesse de l'écoulement de l'eau dans le sol étant fortement impactée par les processus de frictions liés à la matrice du sol et à la tortuosité du trajet de l'eau, la conductivité hydraulique du sol (K_{soil}) décroît rapidement quand le sol s'assèche. Le potentiel hydrique et la conductivité hydraulique du sol (K_s) décroissent de manière non linéaire à mesure qu'on se rapproche de l'interface sol/racine. Ceci est dû au fait que lorsque l'eau est absorbée par la plante, l'eau se retranche dans les pores les plus petits, où elle est plus fortement retenue par le sol. Dans ces conditions, la tortuosité du déplacement de l'eau augmente et avec elle les phénomènes de frictions sur la matrice solide. Dans des conditions de forte transpiration ou de sol sec, cette chute de la conductivité à proximité de la racine va limiter l'absorption racinaire, et ce, malgré la présence d'une quantité suffisante d'eau dans le sol (Schröder et al. 2009).

Il est admis que dans le système sol-plante, le sol est l'une des composantes hydrauliques les plus limitantes pour le flux d'eau à travers la plante (Carminati et Javaux 2020). Cela est dû à la chute non linéaire et quasi instantanée de la conductivité hydraulique du sol à proximité de la racine. La limitation du flux d'eau du sol disponible pour la plante va donc dépendre de la teneur initiale en eau du sol, des propriétés hydrodynamiques du sol et de la demande évaporative de la plante.

2.3.2 Absorption racinaire et composante radiale du transport de l'eau : K_r

La résistance hydraulique associée au flux radial de l'eau dans la racine est représentée par le paramètre hydraulique K_r défini ici comme étant la conductance radiale racinaire. Dès lors, on définit le flux d'eau radiale volumétrique J_r (L^3T^{-1}) entre l'interface sol/racine et le xylème racinaire de la façon suivante :

$$J_r = k_r s_r [\Psi_s - \Psi_x] = K_r [\Psi_s - \Psi_x] \quad (2.5)$$

Avec Ψ_s et Ψ_x les valeurs du potentiel total³ hydrique (P) au niveau l'interface sol/racine et dans le xylème, k_r la conductivité radiale intrinsèque à la racine ($LT^{-1}P^{-1}$), s_r la surface extérieure (c.-à-d. $2\pi r dz$) du segment racinaire (L^2), et $K_r = k_r s_r$ la conductance radiale du segment de surface s_r ($L^3T^{-1}P^{-1}$).

La région d'absorption de l'eau dans les racines débute généralement à quelques centimètres de l'apex, au-delà de la coiffe racinaire (imperméable). Lorsque l'eau pénètre dans la racine, elle se déplace radialement à travers une série de structures anatomiques distinctes qui consistent en différentes couches de cellules différenciées. C'est le « composite transport modèle » en anglais. Dès lors, comme le montre la figure 7, trois voies de circulation peuvent être empruntées pour atteindre le xylème : la voie apoplastique (en suivant un continuum des parois cellulaires), la voie symplasmique (continuum des cytoplasmes via les plasmodesmes) et la voie transmembranaire (de cellule en cellule) (Lejeune, 2001).

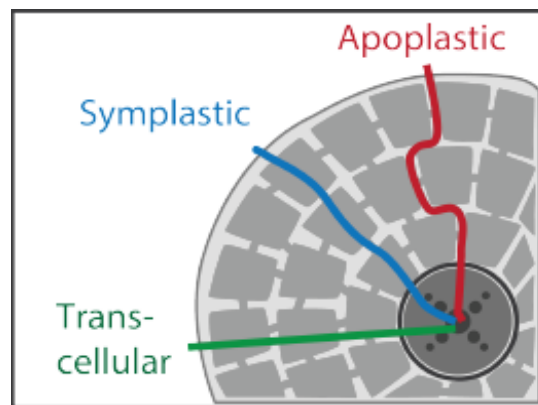


Figure 7: Illustration du « composite transport model ». D'après Meunier (2017).

En fonction de l'anatomie des tissus, du stade de son développement et des conditions environnementales, l'eau empruntera la combinaison des différentes voies qui offrira le moins de résistance hydraulique. Il est généralement admis qu'en condition de transpiration, lorsque le gradient hydrostatique gouverne le transport de l'eau, c'est la voie

³ Les valeurs du potentiel total hydrique sont la somme des valeurs du potentiel hydrostatique (dans la plante) ou matriciel (dans le sol) et du potentiel gravitationnel, la valeur du potentiel osmotique étant négligée. Cette hypothèse est valide dans des conditions normales de teneur en eau du sol (c.-à-d. hors condition de sécheresse importante).

apoplastique qui sera dominante (Steudle et al. 1998). Dès lors, la résistance principale au déplacement radial de l'eau est subordonnée à l'existence de cadres de Caspary⁴ sur les cellules de l'endoderme (Zimmerman et al. 2000).

Comme le montre la figure 8, lors de la rencontre de cette barrière apoplastique, le flux d'eau est forcé à traverser la membrane plasmique et à emprunter la voie symplasmique pour pénétrer dans le cylindre central jusqu'aux tuyaux de xylème.

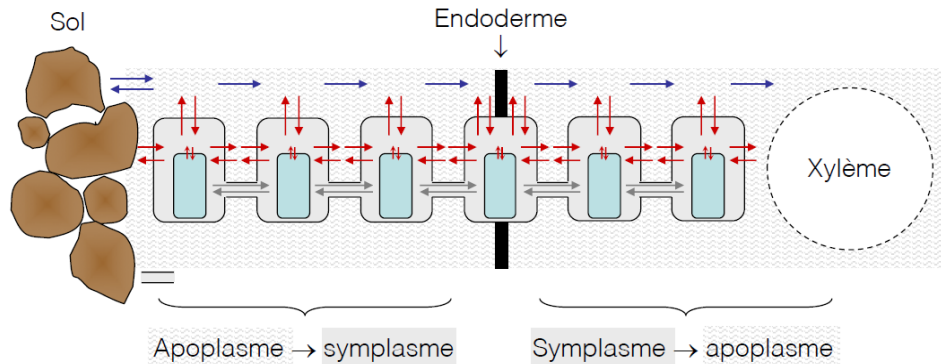


Figure 8: Les différentes voies du transport radial de l'eau dans la racine. D'après le cours de physiologie végétale donné par Pr Xavier Draye (UCL).

Comme l'eau a tendance à choisir la voie qui présente la plus faible résistance hydraulique, la contribution des différentes voies au transport de l'eau est fonction de la géométrie (nombre de couches de cellules sous le méristème), de la présence de barrière apoplastique hydrophobe (cadre de Caspary) et de la régulation de l'activité des protéines de transport transmembranaire de l'eau (aquaporines) (Maurel et al. 2008). Les propriétés hydrauliques des cellules, leur régulation et leur influence sur le flux d'eau à travers les différents types de tissus cellulaires font l'objet d'études à part entière et sortent du cadre de ce mémoire.

La conductivité radiale k_r , étant fortement influencé par les propriétés anatomiques des tissus cellulaires qui évoluent au cours du temps selon plusieurs stades de différenciation (formation de bandes de Caspary, dépôt de lamelles de subérine), de manière générale, on s'attend à ce que le flux radial diminue avec l'âge de la racine (Steudle 1998). C'est ainsi que les régions racinaires les plus âgées (partie distale) apparaissent comme étant les moins perméables. La figure 9 illustre le lien entre stades de maturations racinaires et absorption de l'eau.

⁴ Les bandes casparyennes sont des structures lignifiées déposées dans les parois anticlinales des cellules endodermiques. Cette structure consiste en un dépôt de lignine et/ou de subérine dans l'espace inter-microfibrille de la paroi cellulaire. (source)

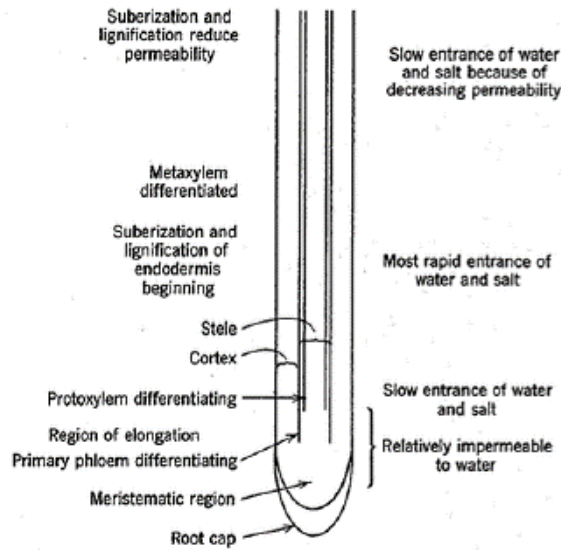


Figure 9: Illustration des différents stades de différenciation racinaire et leurs influence sur l'absorption d'eau. D'après Kramer et Boyer (1995).

2.3.3 Composante axiale du transport de l'eau : K_x

Le flux axial d'eau J_x ($L^3 T^{-1}$) dans la racine est donné par :

$$J_x = -\frac{k_x}{l} S_x d\Psi_x = -K_x [dh - dz] \quad (2.6)$$

Avec Ψ_x le potentiel total hydrique dans le xylème, h le potentiel hydrostatique dans le xylème, l la longueur du segment racinaire (L), S_x la surface de passage (L^2), $K_x = \frac{k_x}{l} S_x$ la conductance axiale du segment racinaire de longueur l ($L^3 T^{-1} P^{-1}$), et k_x la conductance axiale intrinsèque ($L^4 T^{-1} P^{-1}$). Notons ici que dans certaines études, k_x est aussi appelé conductivité (Zarebanadkouki et al. 2016). Il n'en demeure pas moins que k_x est défini comme une propriété intrinsèque qui ne dépend pas de la géométrie (l et S_x) et du segment racinaire considéré. Tandis que K_x diminue quand l augmente et quand S_x diminue (pour une même différence de potentiel).

Une fois dans le xylème, l'eau est transportée sur de longues distances jusqu'aux parties aériennes via le mécanisme de tension-cohésion. Dans son transport jusqu'aux feuilles, 99% du trajet de la sève brute s'effectuent au sein du système vasculaire des tuyaux de xylèmes, c'est-à-dire les éléments conducteurs spécialisés rigides, lignifiés et dépourvus de protoplasme. Les 1% restant du trajet ayant lieu dans le système extravasculaire (cortex racinaire et mésophylle foliaire) (Régis Fichot 2011).

La conductivité hydraulique du xylème étant nettement supérieure (plusieurs ordres de grandeur) à la conductivité radiale, le xylème n'apparaît généralement pas comme limitant pour le flux d'eau à travers la plante (Steudle, 1998). La conductance axiale intrinsèque k_x étant fortement influencée par le nombre et la taille des tuyaux de xylème, elle augmente le long de la racine depuis le tip racinaire vers la partie basale. Cette évolution est caractérisée par la différenciation du protoxylème en métaxylème en fonction de l'âge de la racine (McCully, 1995).

2.3.4 Composante totale du transport de l'eau dans le système racinaire : K_{rs}

A l'échelle du système racinaire, la relation entre le flux axial au niveau du collet (z étant la distance par rapport au tip racinaire le long de la racine) et le potentiel hydrique du xylème au niveau du collet Ψ_{collet} (P) est donné par :

$$J_x(z = collet) = K_{rs}(\Psi_s - \Psi_{collet}) \quad (2.7)$$

Avec K_{rs} , la conductance totale racinaire, un paramètre hydraulique macroscopique (Couvreur et al. 2012) calculé par :

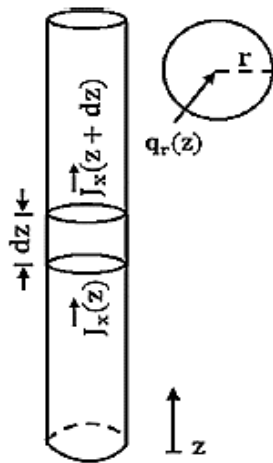
$$K_{rs} = \frac{J_x(z = collet)}{(\Psi_s - \Psi_{collet})} \quad (2.8)$$

Le paramètre K_{rs} représente la conductance totale du système racinaire ($L^3T^{-1}P^{-1}$). Il représente la capacité du système racinaire à maintenir un flux d'eau au collet J_x (L^3T^{-1}) dans des conditions données de différence de potentiel du sol Ψ_s et du xylème au niveau du collet Ψ_{collet} (P).

2.4 Modèles mathématiques et équations de transfert dans une racine

Différents modèles mathématiques ont été développés et permettent d'appréhender les processus de transport de l'eau dans la racine. Une liste non exhaustive, mais pertinente dans le cadre de ce travail est présentée dans la suite des sections.

2.4.1 Équation générale du flux d'eau dans une racine



On modélise le flux d'eau dans une racine cylindrique de longueur l (L) et de rayon r (L) à l'aide d'un modèle conceptuel tel que présenté à la figure 10. En combinant les équations du flux radial et axial avec l'équation de la conservation de la masse dans un segment de racine, on obtient l'équation de base du transport du flux d'eau dans la racine.

L'équation de la conservation de la masse pour un segment de longueur dz (L) est donnée par :

$$\frac{dJ_x}{dz} = 2\pi r q_r \quad (2.9)$$

Avec r (L) le rayon de la racine et q_r (LT^{-1}) la densité de flux radial induit par la différence de potentiel entre le xylème Ψ_x (P) et le sol Ψ_s (P) avec comme facteur de proportionnalité la conductivité radiale k_r .

$$q_r = k_r(\Psi_s - \Psi_x) \quad (2.10)$$

Figure 10: Modèle conceptuel du flux d'eau dans une racine. Modifié d'après Meunier (2017).

Le lien entre la densité de flux radial q_r et le flux d'eau radial volumétrique J_r est donné par :

$$J_r = 2\pi r q_r dz \quad (2.11)$$

En combinant l'équation (2.6) du flux axial volumétrique J_x (L^3T^{-1}), l'équation (2.10) et l'équation de la conservation de la masse (2.9) on obtient l'équation générale du flux d'eau dans la racine (Landsberg et Fowkes 1978):

$$\frac{d}{dz} \left(-k_x \frac{d\Psi_x}{dz} \right) = 2\pi r k_r (\Psi_s - \Psi_x) \quad (2.12)$$

Cette équation est valide pour une racine non ramifiée dans des conditions de potentiel hydrique du sol uniforme. La solution de cette équation du 2^e degré, potentiellement non linéaire, décrit la variation du potentiel hydrique du xylème Ψ_x en fonction de la coordonnée z dans la racine. À partir de cette solution, on peut déterminer les flux d'eau axial et radial au sein de la racine.

Cette équation peut être résolue analytiquement en donnant deux conditions aux limites et en définissant les profils de distribution (constant, linéaire, exponentiel ou en escalier (figure 11)) des paramètres hydrauliques k_r et k_x le long de la racine (Meunier et al. 2016). La distribution réelle des conductivités hydrauliques le long de la racine sera discutée plus en détail dans la section architecture hydraulique (section 2.5).

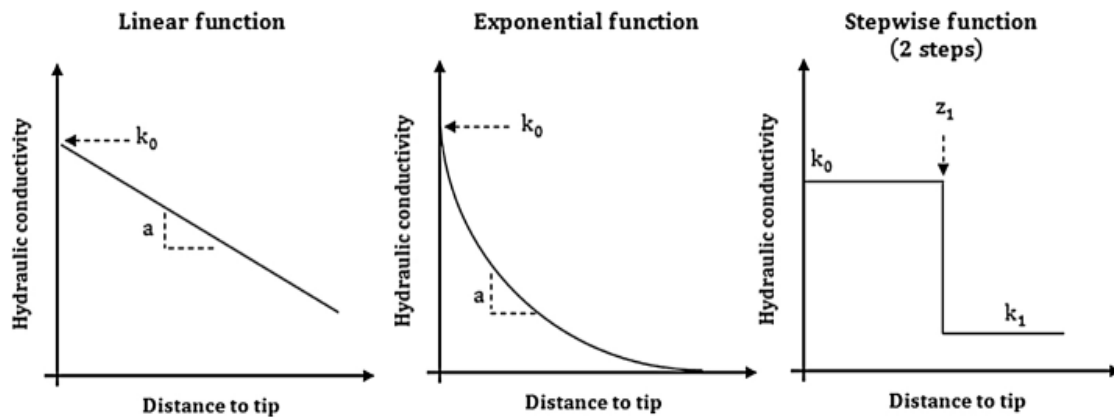


Figure 11: Modèles mathématiques du profil de distribution des conductivités hydrauliques le long de la racine. Modifié d'après Meunier et al. (2018).

En plus des solutions analytiques, des solutions numériques ont été développées pour résoudre cette équation pour des formes de distributions plus complexes des paramètres hydrauliques (Alm et al. 1992 ; Doussan et al. 1998). Ces différentes solutions sont discutées dans les sections suivantes.

2.4.2 Solution numérique : modèle de Doussan

En couplant l'architecture racinaire (voir section 2.5.2) aux équations de flux d'eau à travers et le long des racines, Doussan et al. (1998) propose un modèle hydraulique du système racinaire repris sous le nom de « modèle Doussan ».

Le modèle proposé par Doussan et al. (1998) consiste à diviser le système racinaire en une multitude de segments aux propriétés hydrauliques homogènes (étape de discrétisation) et à rendre compte de leurs interconnexions (architecture racinaire) via une matrice d'incidence (un outil mathématique permettant la représentation cette architecture racinaire sous forme matricielle). En faisant l'hypothèse d'un potentiel hydrique constant dans les tuyaux de xylème sur chaque segment et en définissant des conditions aux limites (types flux ou potentiel), on peut résoudre l'équation (2.10) et obtenir la valeur du potentiel du xylème et du flux d'eau radial pour chaque segment racinaire.

La figure 12 illustre l'application du modèle Doussan. Si les conditions aux limites (en rouge) sont connues (à savoir le potentiel hydrique à l'interface sol-plante et le flux ou le potentiel au collet), alors les variables d'état du système racinaire (en bleu) peuvent être calculées et on obtient une distribution du potentiel du xylème et du flux d'eau radial le long de la racine.

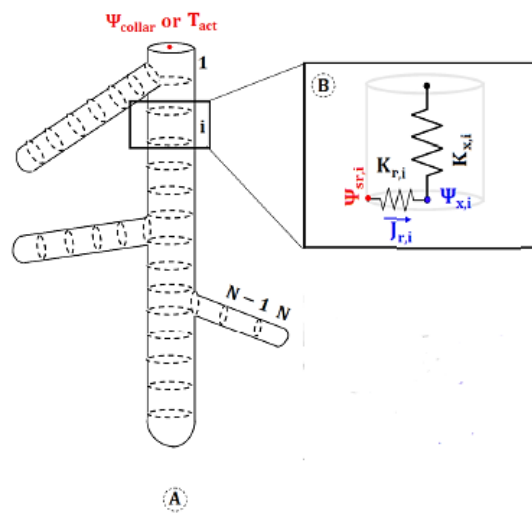


Figure 12: (A) Représentation simplifiée d'un système racinaire divisé en 30 segments ($N = 30$) avec (B) un zoom sur le segment d'indice i . Chaque segment est caractérisé par une conductance radiale K_r ($L^3 T^{-1} P^{-1}$) et une conductance axiale K_x ($L^4 T^{-1} P^{-1}$). Modifié d'après Lobet (2017).

2.4.3 Solution analytique du transport de l'eau dans une racine

2.4.3.1 Solution analytique du transport de l'eau pour un segment de racine homogène

Comme vu précédemment, différentes solutions ont été proposées pour résoudre l'équation du flux d'eau dans la racine. Cette section s'intéresse à l'étude d'une solution particulière de l'équation générale du transport de l'eau dans une racine pour un cas simple qui sera utilisé plus tard dans ce mémoire (voir section 4.2.7).

Pour résoudre l'équation 2.10, on définit ici un cadre conceptuel qui consiste en la représentation d'un segment racinaire dépourvu de latérale et dont les propriétés (architecturales et hydrauliques) sont uniforme (mais pas le potentiel du xylème).

Une représentation schématique de ce modèle est donnée par la figure 13. La partie distale est définie comme étant la zone racinaire la plus proche de l'extrémité de la racine ($z = 0$), et la partie proximale comme étant la zone la plus proche du collet.

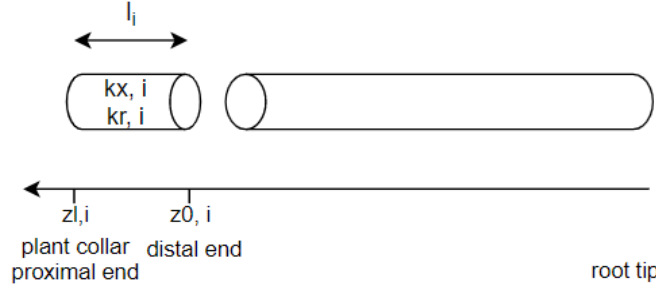


Figure 13: Modèle conceptuel racinaire. l_i représente la longueur du segment (L). Avec $k_{x,i}$ ($L^4 T^{-1} P^{-1}$) et $k_{r,i}$ ($L T^{-1} P^{-1}$) les propriétés hydrauliques intrinsèques du segment.

Landsberg et Fowkes (1978) proposent une solution exacte de l'équation de transfert de l'eau pour un segment racinaire de longueur l_i (L) et de rayon r_i (L) (avec i qui représente l'indice du segment racinaire) selon la formule suivante :

$$\Psi_{x,i}(z) = \Psi_{sr,i} + c_{1,i} \cosh(\tau_i z) + c_{2,i} \sinh(\tau_i z) \quad (2.13)$$

Où $\Psi_{x,i}$ (P) est le potentiel du xylème le long du segment racinaire, z (L) est la position le long de ce segment racinaire (compris entre 0 et l_i), $\Psi_{sr,i}$ (P) est le potentiel à l'interface sol/racine supposé uniforme. Le paramètre τ_i (L^{-1}) est défini tel que :

$$\tau_i = \sqrt{\frac{2\pi r_i k_{r,i}}{k_{x,i}}} \quad (2.14)$$

On retrouve $k_{x,i}$ ($L^4 P^{-1} T^{-1}$) et $k_{r,i}$ ($L P^{-1} T^{-1}$), les propriétés hydrauliques du segment racinaire que sont la conductance axiale et la conductivité radiale, respectivement. Toutes deux étant des propriétés inhérentes au segment étudié. Les coefficients $c_{1,i}$ (P) et $c_{2,i}$ (P) sont déterminés en fonction des conditions aux limites appliquées au segment racinaire. En combinant la définition du flux axial et l'équation 2.13, on obtient la solution générale du flux d'eau le long du segment racinaire :

$$J_{x,i}(z) = -k_{x,i} \frac{d\Psi_{x,i}(z)}{dz} = -\kappa_i (c_{1,i} \cdot \sinh(\tau_i z) + c_{2,i} \cdot \cosh(\tau_i z)) \quad (2.15)$$

Avec κ_i ($L^3 P^{-1} T^{-1}$) définis tel que :

$$\kappa_i = \tau_i k_{x,i} = \sqrt{2\pi r_i k_{r,i} k_{x,i}} \quad (2.16)$$

En fonction de l'application donnée et des conditions aux limites (type flux ou potentiel) qui en résultent, on peut résoudre cette équation et déterminer les coefficients $c_{1,i}$ et $c_{2,i}$. La solution obtenue nous donne l'évolution du potentiel du xylème $\Psi_{x,i}$ et du flux axial J_x le long du segment racinaire. L'intégration d'une multitude (infinitésimale) de segments de propriétés homogènes sur la longueur totale racinaire permet de déterminer le comportement hydraulique d'une racine sous l'hypothèse d'un sol homogène.

L'annexe B décrit le calcul des coefficients $c_{1,i}$ et $c_{2,i}$ pour des conditions de flux distal $J_{\text{distal},i}$ (L^3T^{-1}) et de potentiel $\Psi_{\text{proximal},i}$ (P) imposé aux limites du segment racinaire i aux propriétés hydrauliques homogènes. La résolution de l'équation (2.15) avec ce type de conditions aux limites permet d'obtenir $\Psi_{x0,i}$ (P), la valeur du potentiel à l'extrémité distale, et $J_{xl,i}$, le flux proximal (L^3T^{-1}). Cela donne :

$$\Psi_{x0,i} = \Psi_{sr,i} + \frac{\Psi_{\text{proximal},i} - \Psi_{sr,i} + \frac{J_{\text{distal},i}}{\kappa_i} \sinh(\tau_i l_i)}{\cosh(\tau_i l_i)} \quad (2.17)$$

$$J_{xl,i} = \left(-\Psi_{\text{proximal},i} + \Psi_{sr,i} - \frac{J_{\text{distal},i}}{\kappa_i} \sinh(\tau_i l_i) \right) \kappa_i \tanh(\tau_i l_i) + J_{\text{distal},i} \cosh(\tau_i l_i) \quad (2.18)$$

2.4.4.2 Solution analytique du transport de l'eau dans une racine aux propriétés hétérogènes

Meunier et al. (2017) proposent une solution pour décrire le flux d'eau dans une racine dépourvue de latérales aux propriétés hydrauliques hétérogènes. De la même manière que pour le modèle Doussan, la résolution consiste à représenter la racine comme une série de segments aux propriétés hydrauliques homogènes. Chaque segment étant caractérisé par sa propre conductivité hydraulique radiale $k_{r,i}$ et par sa conductance axiale $k_{x,i}$. Avec i qui correspond à l'indice du $n^{\text{ième}}$ segment le long de la racine (i allant de 1 à N).

On définit $l_{\text{root},i}$, la longueur du segment racinaire et z_i la position le long du segment qui varie de 0 à $l_{\text{root},i}$. Tout comme précédemment, la partie distale est définie comme étant la zone racinaire la plus proche de l'extrémité de la racine ($z = 0$), et la partie proximale comme étant la zone la plus proche du collet.

Comme présenté précédemment, on peut résoudre l'équation du transfert de l'eau en posant des conditions aux limites pour la i^{e} zone tel que :

$$\begin{aligned} \Psi_x(z_i = l_{\text{root},i}, l_{\text{root},i}) &= \Psi_{x,i} \\ J_x(z_i = 0, l_{\text{root},i}) &= J_{i-1} \end{aligned} \quad (2.19)$$

Où la première variable entre parenthèses représente la position dans la i^{e} zone et la seconde, la longueur de cette zone. $\Psi_{x,i}$ (P) est le potentiel du xylème dans la partie proximale et J_{i-1} (L^3T^{-1}) le flux distal.

Après simplification et en introduisant dans la résolution la définition de la conductance hydraulique totale racinaire, Meunier et al. (2017) ont montré qu'on pouvait calculer le paramètre hydraulique macroscopique de la racine intact $K_{rs,i}$ — qui inclut le segment de longueur $l_{\text{root},i}$ — à partir des propriétés hydrauliques du segment i (*c.-à-d.* $k_{r,i}$ et $k_{x,i}$ qui se trouvent dans les paramètres κ_i et τ_i) et de la valeur de la conductance totale $K_{rs,i-1}$ pour la partie distale (en aval) au segment i (voir figure 14). La solution est donnée par :

$$\begin{aligned} K_{rs,i} &= \kappa_i \left[\tanh(\tau_i l_{\text{root},i}) \right. \\ &\quad \left. + \frac{K_{rs,i-1}}{\cosh(\tau_i l_{\text{root},i}) (K_{rs,i-1} \sinh(\tau_i l_{\text{root},i}) + \kappa_i \cosh(\tau_i l_{\text{root},i}))} \right] \end{aligned} \quad (2.20)$$

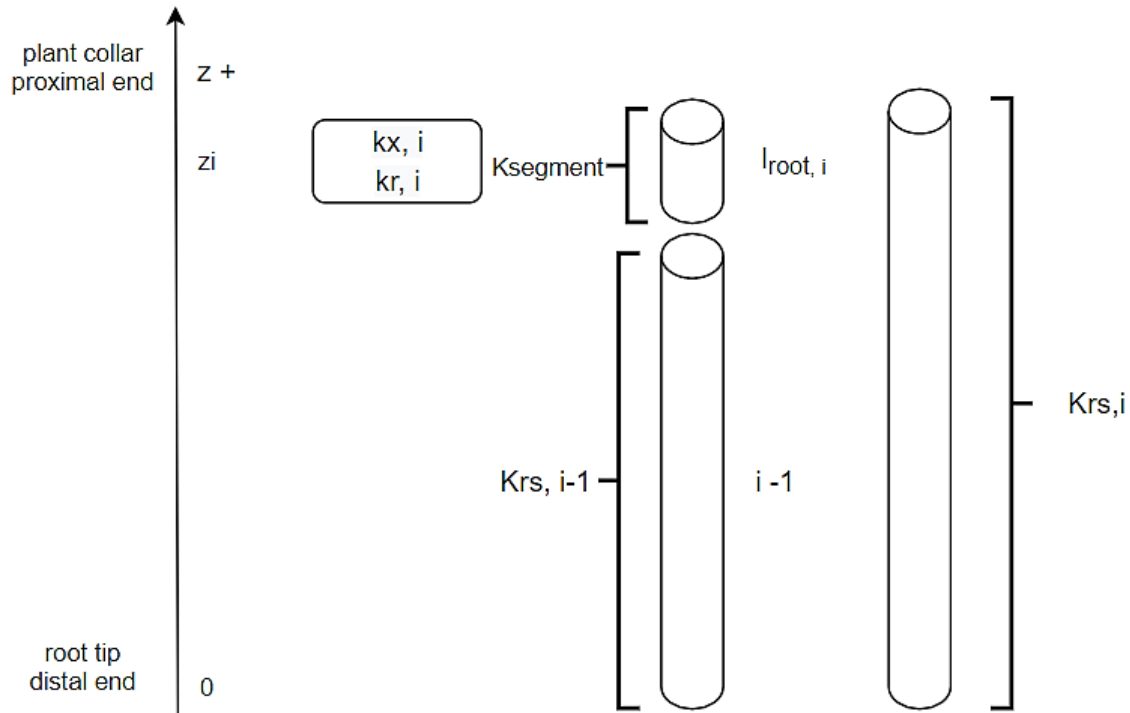


Figure 14: Modèle conceptuel d'une racine intact aux propriétés hydrauliques hétérogènes. Avec $K_{rs,i}$ la conductance hydraulique totale ($L^3 T^{-1} P^{-1}$) de la racine en entière (qui inclut le segment i de longueur l_{root} (L)). $K_{segment}$ la conductance hydraulique du segment i . $K_{rs,i-1}$ la conductance hydraulique totale pour la partie distale (en aval) au segment i . $k_{x,i}$ ($L^4 T^{-1} P^{-1}$) et $k_{r,i}$ ($L T^{-1} P^{-1}$) les propriétés hydrauliques du segment i .

2.5 Concept d'architecture hydraulique

En intégrant les propriétés hydrauliques à l'architecture racinaire, on obtient l'architecture hydraulique. Ce concept propose une représentation du système racinaire comme un réseau interconnecté, dont la structure (la connexion entre les segments racinaires) et la fonction (résistances hydrauliques radiales et axiales) sont intégrées (Doussan et al. 1998 ; Couvreur et al. 2012).

2.5.1 Distribution spatiale et mesures des propriétés hydrauliques racinaires

Comme vu précédemment, les différentes résistances hydrauliques dépendent des propriétés anatomiques qui évoluent dans le temps selon différents stades de maturation. Dès lors, pour modéliser la prise d'eau par la plante, connaître le profil d'évolution des conductivités radiale et axiale le long de la racine apparaît comme essentiel (Leitner et al. 2014). Néanmoins, les mesures quantitatives de ces paramètres sont difficiles à réaliser (Vadez 2014). Dans la littérature, la plupart des données expérimentales sur la distribution spatiale des conductivités hydrauliques sont basées sur la mesure du flux d'eau à travers des segments de racines issus de culture hydroponique.

Frensch et Steudle (1989) ont employé la technique de la sonde à pression pour mesurer les propriétés hydrauliques sur une racine principale de maïs. La technique consiste à appliquer un gradient de pression hydrostatique pour générer un flux à travers la racine. Leurs résultats ont montré que : (1) sauf pour la zone apicale (les 2 premiers cm de l'extrémité de

la racine), la conductivité hydraulique radiale était beaucoup plus limitante que la conductivité hydraulique axiale ; (2) la conductivité radiale diminuait avec la distance par rapport à l'extrémité racinaire ; (3) la variation de la conductivité axiale le long de la racine était beaucoup plus importante que celle de la conductivité radiale.

Zwieniecki et al. (2003) ont utilisé la technique de la chambre à pression pour mesurer le flux d'eau à travers des racines nodales de maïs. Pour distinguer la contribution de la conductivité axiale et radiale au flux d'eau, les mesures du flux d'eau ont été réalisées sur des racines successivement coupées en segments de plus en plus petits.

L'analyse des propriétés anatomiques (abondance et taille des vaisseaux de xylèmes) permet d'estimer la conductivité axiale (Biondini 2008 ; Frensch et Steudle 1989). Cette estimation est permise par modélisation du flux d'eau au sein des éléments conducteurs du xylème via la loi de Poiseuille (voir détail section 4.2.5.2). Notons cependant que l'estimation de la conductance axiale par la loi de Poiseuille a tendance à surestimer la valeur calculée ; Frensch et Steudle (1989) ont montré que, dans le maïs, les valeurs de conductivités axiales mesurées expérimentalement étaient inférieures d'un facteur 2 et 5 par rapport à celles estimées selon l'équation de Poiseuille.

En utilisant l'outil de modélisation inverse, c'est-à-dire en ajustant les paramètres hydrauliques de leurs modèles avec les flux d'eau mesurés par Varney et Canny (1993), Doussan et al. (1997) sont parvenus à estimer les profils de distributions des conductivités axiale et radiale le long de la racine. Les résultats obtenus sont présentés à la figure 15.

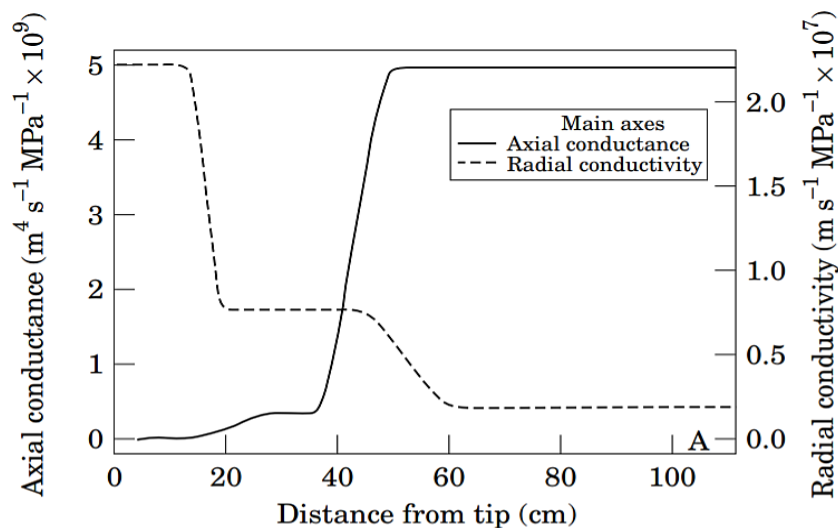


Figure 15: Estimation de l'évolution de la conductance axiale et de la conductivité radiale en fonction de la distance à l'extrémité sur une racine principale de maïs âgée de 43 jours. D'après Doussan et al. (1998).

Les résultats obtenus sont similaires à ceux obtenus par Frensch et Steudle (1989) avec la sonde à pression. Plus on augmente la distance par rapport à l'extrémité de la racine (c.-à-d. au plus l'âge de la racine est élevé), plus la conductivité radiale k_r diminue. L'évolution de la conductance axiale k_x le long de la racine suit une dynamique opposée. Les résultats obtenus montrent que la conductivité radiale décroît d'un ordre de grandeur tandis que la conductance axiale décroît de trois ordres de grandeur. Les analyses anatomiques de section

transversale soutiennent l'hypothèse que la conductance axiale évolue avec le niveau de maturation des tuyaux de xylème (Saint Aubin et al. 1986 ; McCully 1995). Ce dernier passe par plusieurs stades de développement : de protoxylème à jeune métaxylème, puis à ancien métaxylème.

Conceptuellement, ces résultats se traduisent de la façon suivante : c'est la zone proximale (la plus proche du collet) qui participe majoritairement au transport axial de l'eau, tandis que la zone distale (proche de l'extrémité de la racine) participe surtout au transport radial de l'eau dans la plante. Cette évolution est majoritairement liée au niveau de maturation des tissus racinaires et aux propriétés anatomiques qui en résultent.

2.5.2 Architecture racinaire

L'architecture racinaire désigne la configuration spatiale du système racinaire dans un sol. Elle impacte directement la capacité de la plante à aller chercher les ressources dans le milieu et assure son ancrage dans le sol. Bien que fondamentale à la compréhension du fonctionnement de la plante dans son environnement, l'architecture racinaire est difficile à déterminer expérimentalement. Principalement à cause de l'accès difficile et limité aux mesures et observations sur des racines qui évoluent dans le milieu opaque et complexe qu'est le sol.

Différentes méthodes existent pour se représenter l'architecture d'un système racinaire. Parmi elles, on retrouve (1) la production de dessins de systèmes racinaires excavés (Kutschera 1960); (2) des techniques non invasives telles que la tomographie assistée par ordinateur (Cofer et al. 1989), l'imagerie par résonance magnétique (Oswald et al. 2008) ou la radiographie à neutrons (Kaestner et al. 2006); (3) la modélisation mathématique (Pagès et al. 1989). Parmi ces différentes techniques, la modélisation nous intéresse particulièrement dans le cadre de ce travail. Celle-ci permet en effet une analyse visuelle et quantitative de la complexité structurale d'un système racinaire.

2.5.2.1 Modélisation de l'architecture racinaire

Un modèle architectural décrit de manière explicite l'architecture en 3D d'un système racinaire. Dans ce type de modèle, le système racinaire est représenté comme un ensemble de segments interconnectés. Le modèle architectural de CRootBox (Schnepf et al., 2018) rentre dans cette catégorie. Ce type de modèle intègre à la fois les aspects topologiques (1) et géométriques (2) d'un tel système à l'aide d'un ensemble de paramètres statiques et/ou dynamiques.

- (1) *Aspect topologique* : la topologie concerne la structure et le positionnement des racines dans le système racinaire (Cast 2019). La position d'une racine étant définie par son « ordre de ramification », des racines d'ordres différents auront des propriétés physiologiques différentes (croissance, transport des ressources, ramification et durée de vie). La classification topologique généralement admise est la suivante : une racine latérale, c.-à-d. une ramification, est toujours d'ordre une fois supérieur à la racine parentale dont elle est issue. Le premier ordre de ramification correspond donc à la première racine émise et le dernier, aux racines les plus distales dans la structure (figure 16).

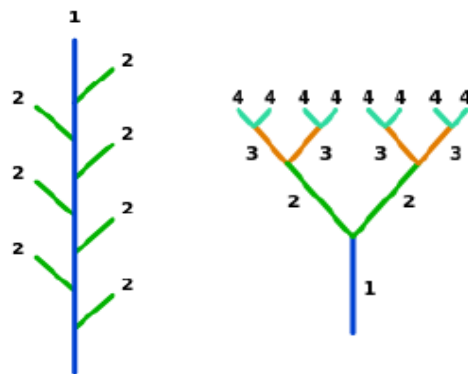


Figure 16: Diagramme d'un système racinaire pour illustrer les ordres de ramification.

- (2) *Paramètres architecturaux* : On peut s'intéresser à certains paramètres qui définissent les propriétés architecturales de notre système racinaire (figure 17).

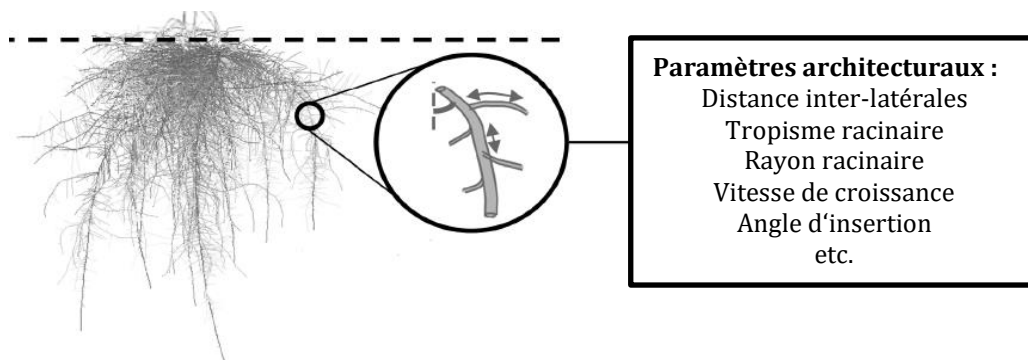


Figure 17: Illustration des paramètres architecturaux d'un système racinaire. Modifié d'après Meunier (2017).

Les différents paramètres architecturaux vont déterminer la forme du système racinaire dans son évolution au cours du temps. Parmi eux, on retrouve :

- *Le tropisme racinaire* : Ce paramètre correspond à l'orientation des racines au sein d'un système racinaire. On parle de gravitropisme positif lorsque le système racinaire se développe principalement dans une direction verticale et vers le bas, et de plagiotropisme lorsque la direction est principalement horizontale, toutes les situations existant entre ces deux extrêmes.

- *La vitesse de croissance* : C'est l'augmentation en longueur d'une racine par unité de temps (LT^{-1}). Les différentes vitesses de croissances propres à chaque type de racines sont à intégrer dans le modèle pour avoir une représentation théorique du système racinaire proche de celui observé en réalité.
- *La distance inter-latérales* : C'est-à-dire la distance (L) qui sépare 2 racines latérales d'ordres similaires entre elles. Ce paramètre peut varier en fonction de l'ordre et du type de racines. Idéalement, il doit donc être caractérisé pour chaque ordre et chaque type racinaire.
- *L'angle d'insertion* : Ce paramètre définit l'angle d'insertion (en radian ou degré) d'une racine latérale sur la racine d'ordre inférieur. Il influence donc fortement la forme et l'occupation du sol que va adopter le système racinaire lors de sa croissance. Notons que ce paramètre est particulièrement difficile à observer puisqu'il dépend de la structure initiale et naturelle du système racinaire dans le sol. Si l'on extrait les racines du sol, on perturbe l'architecture de la racine. Ce type de paramètres peut, dès lors, se modifier suite aux manipulations sur celles-ci. L'utilisation de techniques comme celle du rhizotron peut solutionner ce problème, l'architecture racinaire étant directement observable et quantifiable à travers le dispositif.
- *Le diamètre racinaire* : Tout comme la distance inter-latérales, ce paramètre peut varier avec la topologie racinaire. On peut s'intéresser aux différentes classes de diamètres en fonction de l'âge et l'ordre des racines au sein d'un même système racinaire.

Un paramètre global qui caractérise l'architecture d'un système racinaire est celui de la *longueur ou densité racinaire totale* : comme son nom l'indique, ce paramètre représente la longueur totale de l'ensemble des racines (en cm) qui composent le système racinaire. À partir de celui-ci, on peut déterminer la densité racinaire totale (RLD pour « Root Length Density » en anglais), qui correspond à la longueur totale de racine par volume de sol (cm/cm^3).

Ce paramètre global permet (1) de comparer différents types d'architecture racinaire et (2) d'analyser la sensibilité de l'architecture racinaire en fonction des paramètres architecturaux sous-jacents repris ci-dessus. Par analogie à la RLD, la RLSD (pour « Root Length Surface Density » en anglais) détermine la longueur de racine par unité d'aire. Elle s'exprime donc en cm par cm^2 . Elle est utilisée dans certains cas pour se substituer à la mesure de RLD qui est plus laborieuse à obtenir. Bien qu'imparfaite et fortement discutée dans la communauté scientifique, la mesure de la RLSD permet une première estimation du profil de densité racine à partir d'une surface facilement observable comme celle d'un rhizotron.

2.5.4 Modèle racinaire structure-fonctions

Alors qu'un modèle architectural décrit de manière explicite le développement de l'architecture 3D du système racinaire, il ne tient pas compte de la modélisation des processus fonctionnels sous-jacents (Pagès et al. 1989; Doussan et al. 1998). Au fur et à mesure du temps, les modèles d'architecture racinaire ont évolué pour tendre davantage vers des modèles structure-fonction (Functional-Structural Plants Models ; FSPM) capables de modéliser les flux d'eau et de solutés dans le système sol-plante.

Un exemple de ce type de modèle est donné par le modèle sol-plante RSWMS (Javaux et al. (2008) qui permet de modéliser la prise d'eau d'une plante dans un sol, d'en estimer les flux d'eau et les variations de potentiels hydriques qui en résultent (voir figure 18).

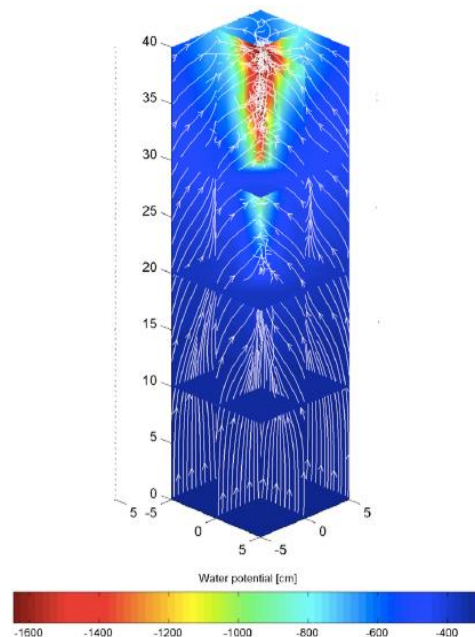


Figure 18: Modélisation de l'architecture et du flux d'eau selon le potentiel hydrique dans le système sol-plante (maïs). Modifié d'après Javaux et al. (2008).

2.6 Le colza



Figure 19: Photographie de fleurs du colza (Wikipédia).

Le Le colza (*Brassica napus* L.), ou *oilseed rape* en anglais est une plante herbacée annuelle de la famille des Brassicaceae (crucifères). Le colza représente l'une des cultures de plantes oléagineuses les plus importantes au monde (Bybordi, 2010). Une graine de colza contient environ 40 à 44 % d'huile (Carmody, 2001). Actuellement, cette culture se place comme la troisième source d'huile végétale comestible, après le soja et l'huile de palme, et fournit 14 % de l'approvisionnement mondial (Kandil and Gad, 2012).

En outre, le système racinaire du colza améliore la structure du sol et joue un rôle de pompe à nitrates. Le colza représente donc une tête de rotation intéressante dans son application en agriculture. Il existe différents types de colza : le colza oléagineux dont les variétés d'hiver sont les plus cultivées et le colza fourrager qui est beaucoup moins cultivé. Une partie du colza peut être semée sur des terres mises en jachère à des fins énergétiques (ces informations sont tirées du site www.valbiom.be).

2.6.1 Anatomie et développement d'une racine de dicotylédone

Les propriétés anatomiques et leurs développements dans la racine étant des composantes essentielles du transport de l'eau, il est nécessaire de s'y intéresser si l'on souhaite caractériser le fonctionnement hydraulique de la plante. Au l'heure actuelle, la littérature scientifique relative à la modélisation de l'hydraulique racinaire s'est principalement intéressée au maïs (Doussan et al. 1998 ; Meunier 2017 ; Frensch et Steudle 1989). Ce dernier étant une plante monocotylédone et le colza une dicotylédone, on peut s'interroger sur les différences anatomiques qui existent entre ces deux types de plantes et sur leur influence potentielle sur le comportement hydraulique de la plante.

Au niveau du système vasculaire, l'anatomie d'une racine de dicotylédone se distingue par le faible nombre de pôles ligneux (entre 2 à 6 selon l'espèce) par rapport à une racine de monocotylédones où ils sont plus nombreux (généralement de 12 à 20) (voir figures 20 et 21).

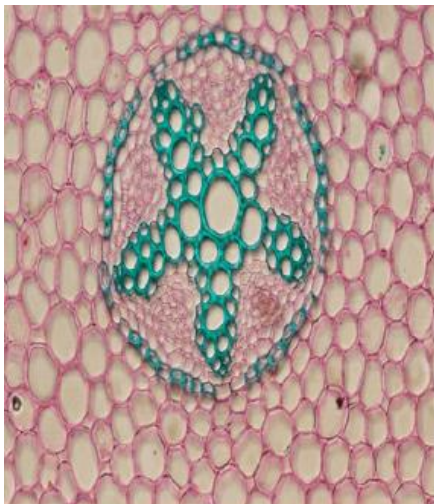


Figure 20 : Coupe transversale d'une racine de Hellebore, dicotylédone. Photos issues du site « bmedia » de l'université de Sorbonne.

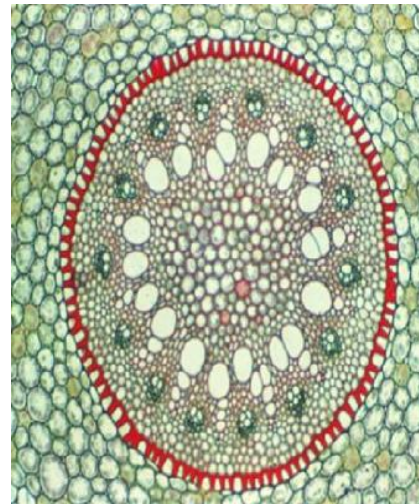


Figure 21: Coupe transversale d'une racine d'Iris, monocotylédone. Photos issues du site « bmedia » de l'université de Sorbonne.

Au niveau du « cadre de Caspary », l'endoderme se caractérise chez les monocotylédones par un épaississement en fer à cheval (endoderme en U) : seule la paroi externe située du côté du parenchyme cortical reste cellulosique, les autres parois latérales et profondes étant lignifiées et subérifiées. Chez les dicotylédones, seules les parois latérales de chaque cellule de l'endoderme présentent cette différenciation (voir figure 22).

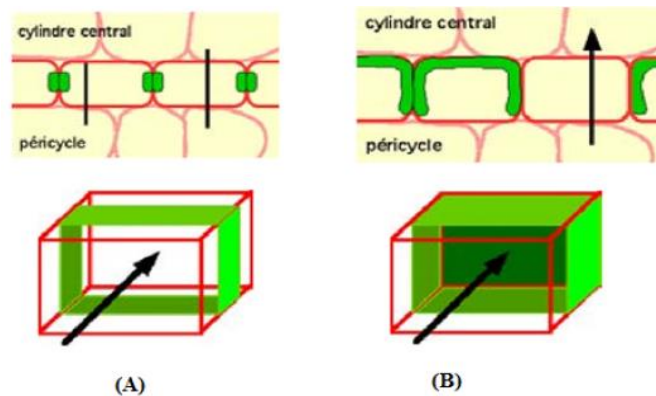


Figure 22: Endoderme d'une racine dicotylédone (A) et monocotylédone (B). Images issues du site « bmedia » de l'université de Sorbonne.

Au niveau de l'architecture racinaire, la majorité des dicotylédones présente un système racinaire de type pivotant, c'est-à-dire, un système racinaire composé d'une racine principale, dominante, qui s'enfonce verticalement dans le sol et sur laquelle se développent des racines secondaires latérales. D'une manière opposée, la plupart des monocotylédones possèdent un système racinaire fasciculé qui forme un faisceau de racines qui démarrent toutes du même point. Il n'y a donc pas de racine principale.

Enfin, le développement d'une structure secondaire racinaire ne concerne que les plantes dicotylédones, elle est totalement absente chez les plantes monocotylédones. La croissance secondaire apparaît chez les racines les plus âgées lorsque la croissance primaire est terminée, elle consiste en l'augmentation en largeur des racines sous l'activité des tissus méristématiques secondaires : le phellogène et le cambium vasculaire.

2.6.3 Architecture et hydraulique racinaire du colza

Étant donnée l'importance de cette culture et les enjeux climatiques actuels, plusieurs études se sont déjà penchées sur l'architecture racinaire du colza (Blake et al. 2006). En essayant de reproduire les dessins de système racinaire de colza réalisés à la main par L. Kutschera (1960), Leitner et al. (2010) ont tenté de modéliser (via le logiciel CRootBox) l'architecture racinaire du colza. Les résultats de leurs modélisations racinaires à partir des dessins du système racinaire sont présentés à la figure 23 (la durée de la simulation est de 90 jours).

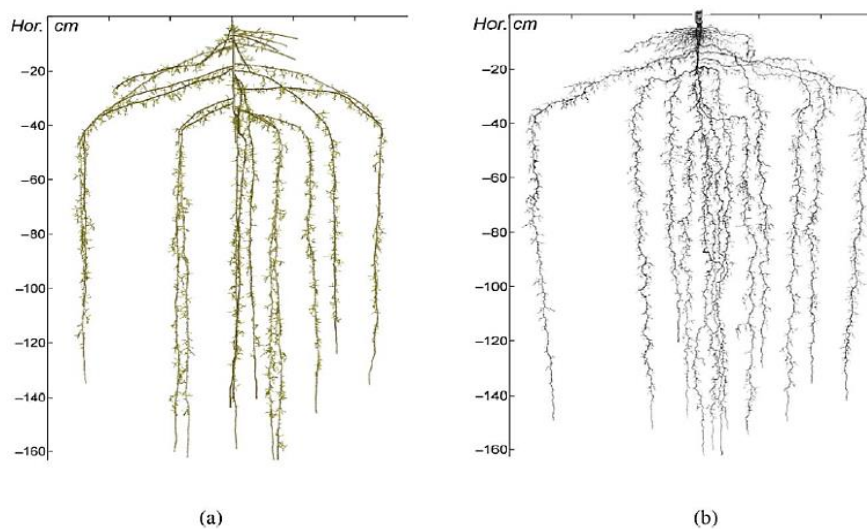


Figure 23: Systèmes racinaires du colza. (a) Modélisé par Leitner et al. (2010). (b) Dessiné à la main par L. Kutschera (1960) à partir d'un système racinaire excavé.

Comme le montre la figure 23, le système racinaire du colza présente une seule racine pivotante d'où émergent des racines latérales. Dans la partie proximale (proche du collet), les racines latérales sont courtes et présentent une densité élevée avec un plagiotropisme marqué. Dans la partie distale (proche de l'extrémité racinaire) on observe des longues latérales montrant un fort gravitropisme. Ce type d'architecture racinaire laisse penser que la plante est capable d'aller puiser l'eau en profondeur grâce à ces longues latérales. Cependant, actuellement, les implications de ce modèle de croissance racinaire sur l'absorption d'eau ne peuvent pas être déterminées, car on ne connaît que trop peu les propriétés hydrauliques des racines de colza (Hess et al. 2015).

Récemment (Zarebanadkouki et al. 2015) ont estimé les profils de conductivités hydrauliques radiales et axiales le long des racines d'une racine latérale de lupin (*Lupinus luteus*). Les résultats qu'ils ont obtenus sont présentés à la figure 24.

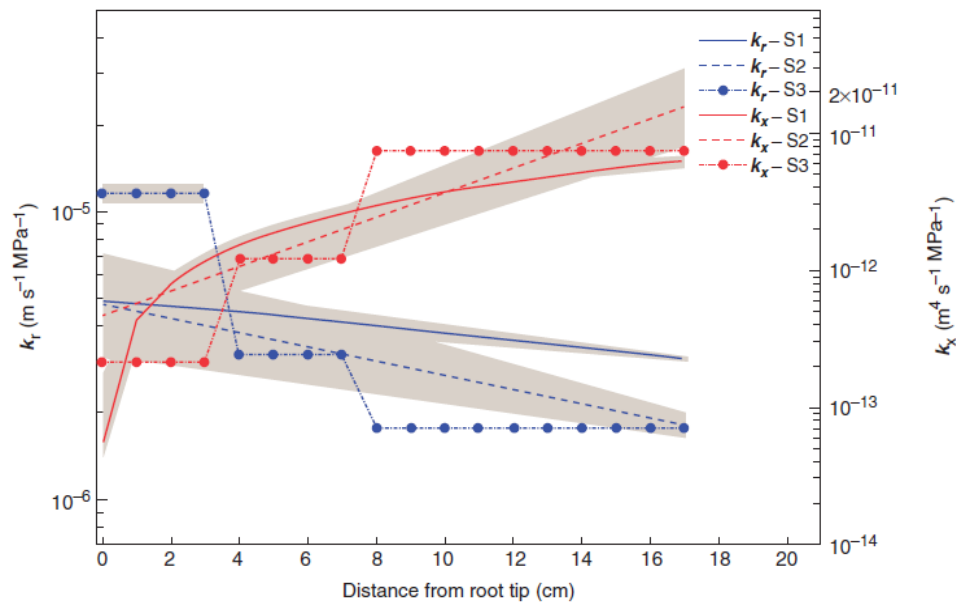


Figure 24: Profil des conductivités hydrauliques en fonction de la distance à l'extrémité des racines pour une racine latérale de lupin âgé de 3 semaines (Zarebanadkouki et al. 2016). Trois scénarios différents ont été utilisés pour estimer le profil des conductivités. Dans les scénarios 1 et 2 (S1 et S2), respectivement, une fonction linéaire et une fonction exponentielle sont utilisées pour estimer les profils des conductivités. Dans le scénario 3 (S3), une fonction en escalier a été utilisée. Les bandes grises représentent l'intervalle de confiance à 95 % autour des conductivités estimées.

Les résultats montrent une décroissance de la conductivité radiale k_r avec la distance par rapport au tip racinaire. On observe un comportement inverse pour le paramètre k_x estimé qui a tendance à augmenter avec la distance. Ces résultats soutiennent donc l'hypothèse selon laquelle le développement des propriétés anatomiques de la racine (évolution du xylème et différenciation des tissus endodermiques) détermine le profil d'évolution des conductivités hydrauliques le long de la racine. En gardant en tête les fortes variations entre les espèces, ces données peuvent néanmoins nous aiguiller sur le comportement hydraulique d'une racine de colza.

3. Objectifs du mémoire

L'objectif principal de mon mémoire est de caractériser l'architecture hydraulique du colza afin d'étudier l'efficacité de ses racines dans la prise d'eau du sol.

- Un premier objectif consiste à caractériser l'architecture du système racinaire qui se représente par des paramètres géométriques (architecturaux) : nombre de racines primaires, angle des secondaires, distance entre les latérales, etc.
- Un second objectif consiste à déterminer l'hydraulique qui se représente par les propriétés hydrauliques du xylème (k_x) et radiales (k_r) en fonction de l'âge et de l'ordre de la racine.

Par ailleurs, nous traiterons aussi deux objectifs méthodologiques dans le cadre de ce mémoire. Premièrement, nous évaluerons l'existence d'une relation entre le diamètre de la stèle et la conductance du xylème K_x chez le colza. Ensuite, nous comparerons l'évaluation de la conductance axiale par méthode HPFM et par estimation via l'équation de Poiseuille.

Pour mener à bien ces objectifs, nous ferons l'hypothèse que les paramètres architecturaux et hydrauliques du système racinaire ne changent pas en fonction de son milieu ou de ses conditions de croissance (pas de plasticité). Cette hypothèse sera discutée en fin de travail.

4. Matériel et méthodes

4.1 Expérience des tours

Le projet dans lequel s'intègre mon mémoire a débuté en 2019 avec la mise en place de l'expérience des tours du Dr Rasmussen. Mes expériences de mémoire complètent donc l'étude plus globale et plus complexe des systèmes racinaires profonds qui a lieu dans le centre de recherche de l'Université de Copenhague à Taastrup (Danemark) dans le cadre du projet « Deep Frontier » (<https://projects.au.dk/deepfrontier/research-facilities/>).

L'expérience des tours consiste en 12 rhizotrons de quatre mètres de hauteur dans lesquelles les racines se développent et peuvent atteindre des profondeurs naturelles (voir figure 23). Chaque tour étant elle-même séparée en 2 compartiments. L'un appelé chambre « w » (en référence à son orientation vers l'ouest (« west » en anglais)) et l'autre chambre « e », pour « east » en anglais). Les 12 tours et leurs 24 compartiments sont donc alloués à l'observation des systèmes racinaires profonds des végétaux étudiés.

Les panneaux acryliques transparents qui couvrent les tours permettent l'observation des systèmes racinaires à l'interface sol-rhizotron de chaque compartiment (figure 25). Ils permettent également un accès direct à la colonne de sol, pour l'échantillonnage et l'insertion de matériel (traceurs hydrologiques et scanneurs). Des abris d'irrigation et de pluie contrôlés permettent de réguler l'apport en eau de chaque compartiment. La teneur en eau du sol est mesurée en permanence à quatre profondeurs à l'aide de capteurs TDR et le potentiel hydrique des feuilles à l'aide de psychromètres foliaires PSY1. Des traceurs hydrologiques sont utilisés pour suivre l'absorption d'eau à des profondeurs spécifiques.

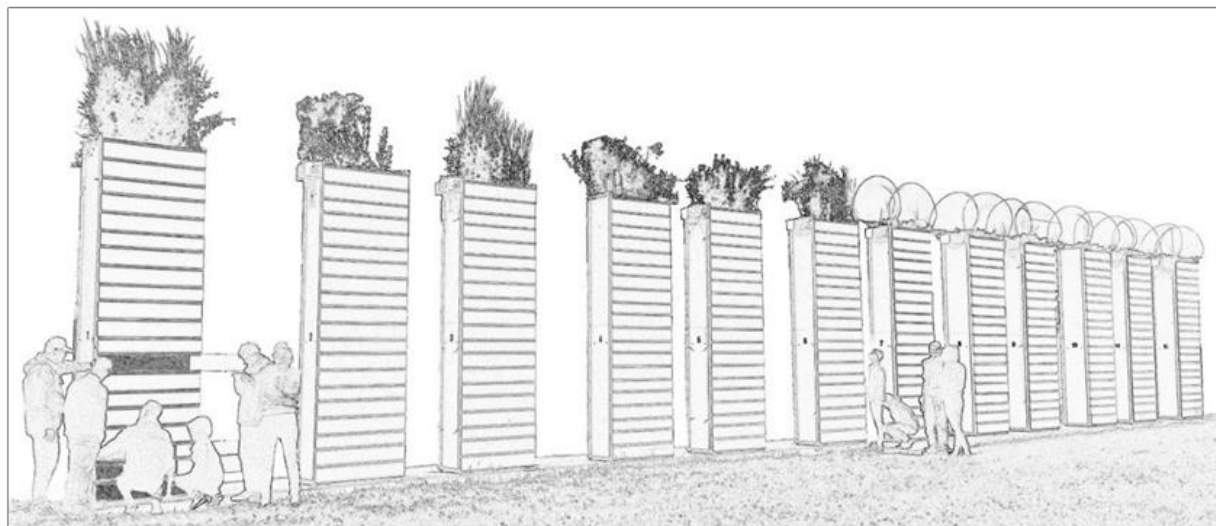


Figure 25: Expérience des tours à Taastrup. L'installation consiste en 12 rhizotrons de 4 m de hauteur, remplis de sol et chacun divisé en deux compartiments.

Les trois espèces à racines profondes étudiées dans les tours sont l'agropyre intermédiaire (*Thinopyrum intermedium*), la luzerne (*Medicago sativa*) et le colza (*Brassica napus*). Ce sont principalement les données récoltées sur cette dernière qui seront traitées et qui feront l'objet d'une analyse plus approfondie dans le cadre de ce travail. Les douze plantes de colza ont été introduites à la fin de l'été 2018 dans 12 compartiments des six tours du Dr

Rasmussen (les six autres tours étant allouées à l'observation des autres espèces à racines profondes). Les données principales qui seront utilisées dans ce mémoire sont les photographies de la surface du rhizotrons et les analyses d'échantillons réalisées dans les différentes chambres. Ces données seront majoritairement allouées à la détermination de l'architecture racinaire du colza.

4.2 Expérience en colonnes

Afin de caractériser l'architecture hydraulique du système racinaire du colza plus en détail, une expérience en colonnes a été réalisée de mai à septembre 2020 dans le centre de recherche de Taastrup au Danemark. C'est sur ces colonnes que j'ai pu travailler avec le Dr Rasmussen lors de mon séjour en août 2020. Les différentes mesures qui ont été réalisées sont les suivantes :

- Caractérisation des traits architecturaux (valeur moyenne et écart-type) en fonction de l'ordre de la racine et de son âge.
- Mesures du profil de densité racinaire par analyse d'images.
- Détermination de la conductance hydraulique racinaire par mesures HPFM⁵ (1) à l'échelle globale du système racinaire (K_{rs}) et (2) pour différentes sous-parties du système racinaire total ($K_{rs,i}$). Avec i qui représente l'indice correspondant à la profondeur dans le système racinaire (plus de détail à la section 4.2.7).
- Détermination, par mesures HPFM, de la conductance hydraulique racinaire K_{seg} à l'échelle du segment racinaire pour des racines d'ordres et d'âge différents.
- Échantillonnage du système racinaire pour des analyses laboratoires de sections transversales de racines.

4.2.2 Dispositif expérimental

Les plantes de colza (*Brassica Napus L.*) ont été semées dans 12 tubes remplis de terre ; 10 tubes opaques et 2 tubes transparents. L'intérêt d'un tel design expérimental est qu'il permet d'observer et de mesurer le système racinaire « intact » une fois les tubes retirés et la terre lessivée. Comme le montre la figure 26, les dimensions des colonnes sont de 160 cm de hauteur et de 10 cm de diamètre (sauf pour les deux colonnes avec des tubes transparents qui sont de 2 m de hauteur). Pour faciliter l'accès lors de l'ouverture des colonnes, les tubes ont été séparés longitudinalement et sont maintenus ensemble via du ruban adhésif.

Après tamisage dans un tamis de 20 mm, chaque colonne a été remplie avec du sol issu de champs de cultures propres à la région de Taastrup. Le même sol que celui de l'expérience des tours a été utilisé pour l'expérience en colonnes. Le remplissage des tubes a respecté la succession des différents horizons dans le profil du sol. Les 25 premiers centimètres

⁵« High Pressure Flowmeter ». Voir détails dans la section 4.2.4 de ce mémoire.

représentent la couche de sol superficielle (« *topsoil* » en anglais) correspondant aux horizons O et A, respectivement les horizons organique et organominéral. Les 135 derniers centimètres représentent la couche de sol sous-superficielle (« *subsoil* » en anglais) avec les horizons de profondeur. L'analyse texturale pour chacun des deux types de sols se trouve en annexe A.

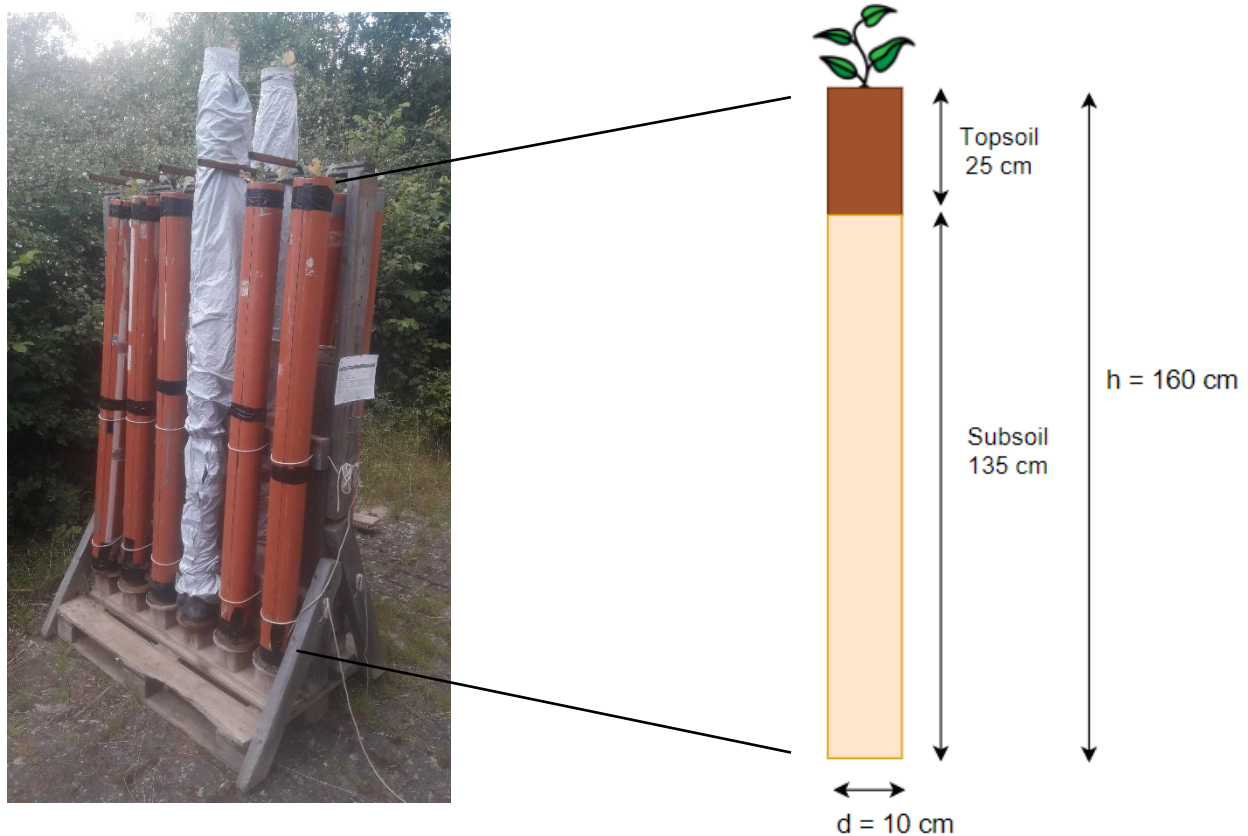


Figure 26: Dispositif expérimental, expérience en colonnes (été 2020).

Un système d'irrigation goutte à goutte a été mis en place au sommet des colonnes pour permettre l'irrigation des plantes. Les colonnes de sol sont restées humides pendant toute durée de l'expérience pour assurer le bon développement des plantes. L'utilisation de tubes PVC opaque a permis d'isoler les racines de la lumière du jour afin de reproduire le plus fidèlement possible les conditions de culture en champ. Puisque la validité des mesures dépend de la maturité du système racinaire, les 2 tubes transparents ont permis le suivi de la croissance des racines afin d'évaluer avec justesse le timing opportun à l'ouverture des colonnes.

4.2.3 Protocole expérimental

Chaque colonne a été ensemencée avec 5 graines de colza le 7 mai 2020 (voir figure 27). Chaque graine est issue de la même variété de colza : du colza oléagineux hivernal. On ne s'attend donc pas à de grandes différences phénotypiques au niveau des systèmes racinaires des individus observés. Après une éclaircie le 26 mai, chaque tube contenait une plante de colza oléagineux. Le 1^{er} juin chaque tube a été fertilisé avec 50 kg ha⁻¹ de fertilisant NPK 5-1-4 (composition : 5% d'azote, 1% de phosphore et 4% de potassium).

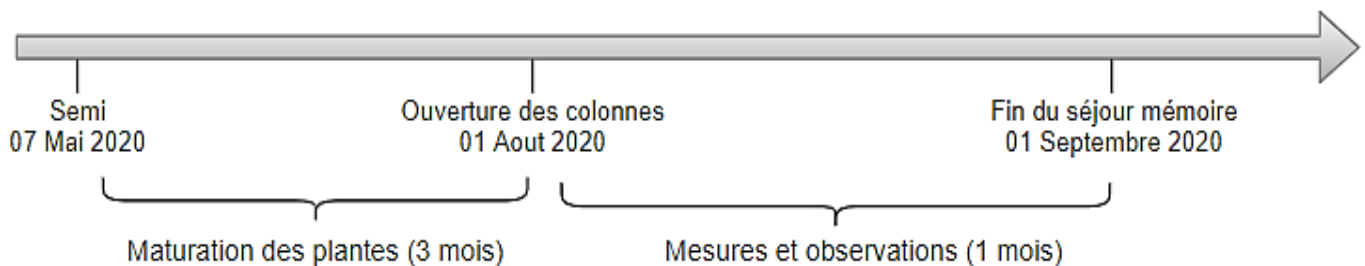


Figure 27: Ligne du temps de l'expérience en colonnes (été 2020).

Une fois le système racinaire des plantes arrivé à maturité (aout 2020), les colonnes ont été ouvertes, une par une, et la terre lessivée scrupuleusement au moyen d'un tuyau d'arrosage à faible débit. Les analyses sur les colonnes ont été effectuées tout le long du mois d'aout en procédant de la manière suivante : chaque fois qu'une colonne était ouverte, l'ensemble des analyses qui lui étaient destinées était réalisé avant l'ouverture de la suivante. Le tableau en annexe C reprend les mesures associées à chaque colonne et leurs dates d'ouverture respectives.

La première colonne a été utilisée pour tester le bon fonctionnement des appareils de mesures (HPFM et scanner) et pour se faire une première idée de l'architecture racinaire. La majorité des colonnes (7 sur 10) ont été utilisées pour des mesures HPFM. Deux des 12 colonnes ont été échantillonnées pour permettre des analyses postérieures de section transversale en salle de microscopie à l'Université de Louvain-La-Neuve. Les différentes mesures effectuées et leur pertinence dans l'étude de l'architecture hydraulique du système racinaire sont expliquées dans la suite des sections.

4.2.4 Hydraulique racinaire : mesures HPFM

L'étude de l'hydraulique racinaire est effectuée via HPFM (« *High Pressure Flow Meter* » ou débitmètre à haute pression en français). Les objectifs des mesures HPFM sont :

- (1) Détermination de la conductance hydraulique racinaire (1) à l'échelle du système racinaire (K_{rs}) et (2) pour différentes sous-parties du système racinaire ($K_{rs,i}$).
- (2) Détermination de la conductance hydraulique K_{seg} à l'échelle du segment racinaire le long de la racine principale du colza.

4.2.4.1 Dispositif expérimental

Le dispositif utilisé lors de cette expérience est l'HPFM-Gen3 du groupe DYNAMAX (figure 28). L'HPFM est une méthode de mesure de la conductance hydraulique K_h ($L^3T^{-1}P^{-1}$) d'une plante. Elle peut être utilisée pour mesurer la conductance racinaire K_{rs} ou la conductance de la tige K_{shoot} . Seule son application pour la mesure du K_{rs} nous intéresse dans le cadre de ce travail.

Le principe de fonctionnement consiste à injecter de l'eau par le collet dans le système racinaire et d'enregistrer le flux d'eau en fonction de la pression appliquée au système ; le paramètre K_{rs} est calculé directement via la pente de la régression linéaire du flux d'eau en fonction de la pression appliquée. C'est donc le gradient de pression induit par l'HPFM qui génère le flux d'eau à travers la plante depuis le collet vers le tip racinaire.



Figure 28: Dispositif HPFM-Gen-3 (groupe DYNAMAX).

La conductance hydraulique étant inversement proportionnelle à la viscosité de l'eau et la viscosité de l'eau variant d'environ 2,3 % par °C (Tyree et al 1995), une calibration de HPFM est nécessaire avant la prise de mesures. Les étapes pour la calibration sont reprises dans le manuel d'utilisation fourni par le producteur DYNAMAX.

L'HPFM peut fonctionner selon différents modes : *quasi-steady state*, *dynamic* or *transient* (respectivement : mode quasi stable, dynamique ou transitoire). Dans le système racinaire, le flux d'eau générée par l'HPFM s'écoule dans la direction opposée du flux de transpiration. Certaines études (Tyree et al., 1995; Bogeat-Triboulot et al. 2002) ont comparé les différents modes de l'HPFM et ont montré les problèmes qui peuvent survenir dans les mesures de K_h . Parmi eux, on retrouve l'accumulation des ions dans le xylème en raison du flux inverse, l'apparition de bulles dans le système et le comportement élastique de certaines racines mises sous pression. En considérant, ces facteurs il a été conclu que c'est le mode « transient » (ou transitoire en français) qui était le plus adapté pour la mesure de K_h . C'est donc ce mode que nous avons utilisé.

4.2.4.2 Protocol expérimentale : mesures du K_{rs} et du K_{seg}

Les mesures de conductance hydraulique racinaire ont été effectuées (1) à l'échelle du système racinaire (K_{rs}) et (2) pour différentes sous-parties du système racinaire le long de la racine principale ($K_{rs,i}$). Entre deux mesures de $K_{rs,i}$ et $K_{rs,i-1}$, les mesures de conductance sur segment racinaire (K_{seg}) ont été réalisées. Les différentes étapes et leurs explications sont reprises ci-dessous :

- 1 La première mesure de conductance hydraulique s'effectue à partir du collet sur le système racinaire intact toujours « confiné » dans la colonne de sol. Les différentes étapes jusqu'à l'obtention du K_{rs} sont les suivantes :
 - 1.1 Une première étape consiste donc à couper la partie supérieure au collet de la plante.
 - 1.2 Ensuite, il est nécessaire de connecter l'appareil au niveau du collet (figure 29, image de gauche). C'est l'une des étapes les plus fastidieuses de tout le processus. Il faut penser à enlever l'écorce de la tige, lubrifier l'anneau de compression et ajouter le joint en caoutchouc. Différentes gammes d'épaisseur du dispositif de connexion existent pour différentes épaisseurs de racines et/ou de tiges.
 - 1.3 L'étape 3 consiste à l'assurer de l'étanchéité du dispositif de connexion (figure 29, image de droite). Une mauvaise connexion entre la plante et l'appareil, qui se traduit par une fuite dans le système, induit automatiquement une erreur sur les mesures. Assurer l'étanchéité de la connexion entre la racine et la machine constituant le facteur limitant majoritaire dans la faisabilité expérimentale de la mesure HPFM, on se limite aux mesures sur des racines dont l'épaisseur n'est pas inférieure à 1 mm de diamètre (la gamme d'utilisation de la machine allant de 1mm à 50 mm de diamètre).
 - 1.4 Une fois la connexion établie et vérifiée, la mesure HPFM avec le mode transitoire peut être effectuée. Le mode transitoire implique une augmentation progressive de la pression appliquée au collet au fur et à mesure que le flux d'eau dans la plante est enregistré.



Figure 29: Illustrations du protocole d'utilisation de l'HPFM (images issues du manuel d'utilisation de l'HPFM fourni par le producteur DYNAMAX).

- 2 La seconde mesure HPFM s'effectue après l'ouverture de la colonne et le lessivage du sol. Le lessivage est effectué au moyen d'un tuyau d'arrosage à faible débit en essayant d'éviter le plus possible d'endommager le système racinaire de la plante. C'est une étape très délicate qui nécessite d'agir avec beaucoup de précautions pour ne pas endommager l'échantillon. Une fois excavé, le système racinaire est conservé à « nu » dans un bac d'eau pour éviter son assèchement à l'air libre (figure 30). Les étapes à respecter pour la suite des mesures HPFM sont les suivantes :

- 2.1 On reconnecte tout d'abord l'HPFM sur la partie proximale (au niveau du collet). Les mêmes étapes qu'au point 1 sont répétées jusqu'à l'obtention de la mesure de conductance hydraulique.

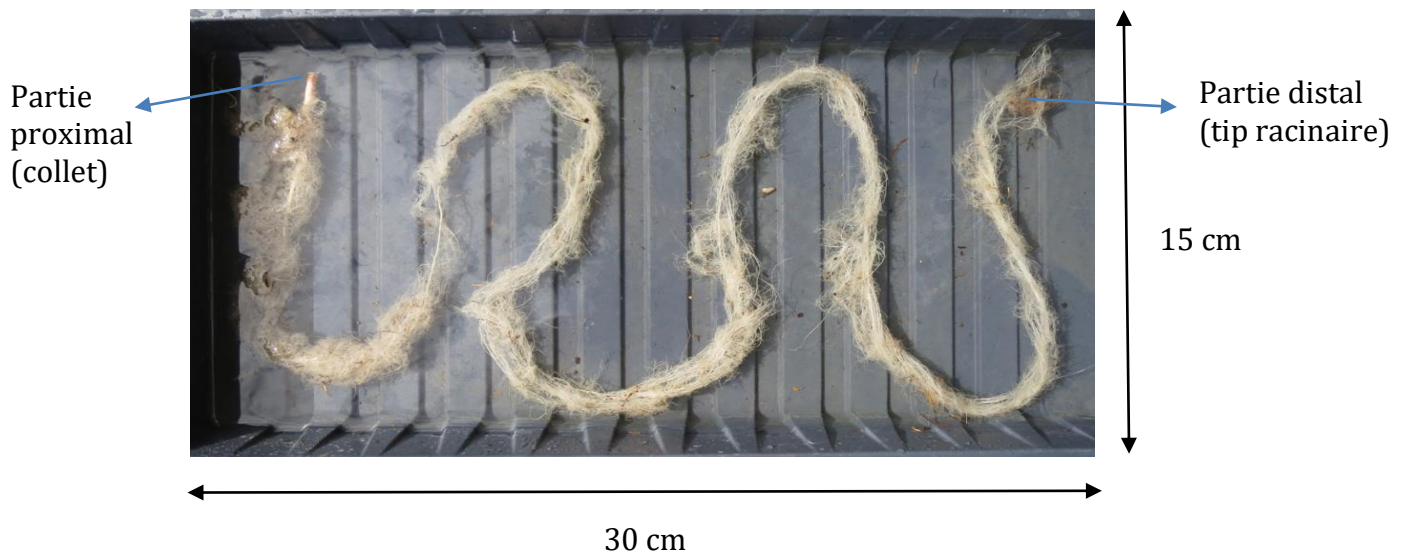


Figure 30: Racine de colza, expérience en colonnes (été 2020).

- 2.2 La première mesure de conductance obtenue, on coupe 5 cm en dessous du point de connexion le long de la racine principale. On obtient donc un segment de racine principale long de 5 cm et toujours connecté à l'HPFM au niveau de son extrémité proximale. On répète ensuite la mesure HPFM sur ce segment de racine et on obtient la mesure de conductance hydraulique K_{seg} du segment en question. Une hypothèse sous-jacente à cette mesure consiste à considérer la valeur de K_{seg} comme étant égal à la valeur du K_x du segment étudié. De fait, lorsque le xylème est non limitant et/ou la racine très petite (voir démonstration mathématique à la section 4.2.7), on peut approximer le K_x par la valeur de K_{seg} (équation 4.1) :

$$K_{seg} \cong \frac{k_x}{l} \cong K_x \quad (4.1)$$

- 2.3 Lorsque la mesure de K_{seg} est terminée, on reconnecte l'HPFM à la racine principale sur le reste du système racinaire (c.-à-d. le système racinaire initial auquel on a soustrait les 5 premiers centimètres de racines le long de la principale) et on recommence l'opération jusqu'au bout de la racine.

La figure 31 schématise les différentes étapes reprises ci-dessus. Ce schéma simplifié ne considère que 2 incréments de pressions induits par le dispositif HPFM dans la partie proximale (représenté par ψ_1 , ψ_2 et ψ_3). En pratique, la pression appliquée (en pression relative) augmente de 0 kPa à 500 kPa par des incréments de pressions allant de 5 à 15 kPa toutes les 2 secondes. La durée totale d'une mesure varie entre 1 et 1 minute 30 secondes. La racine baignant dans l'eau à pression à atmosphérique, le potentiel hydrique tout le long de la racine est uniforme et équivaut à la pression atmosphérique représenté par ψ_0 .

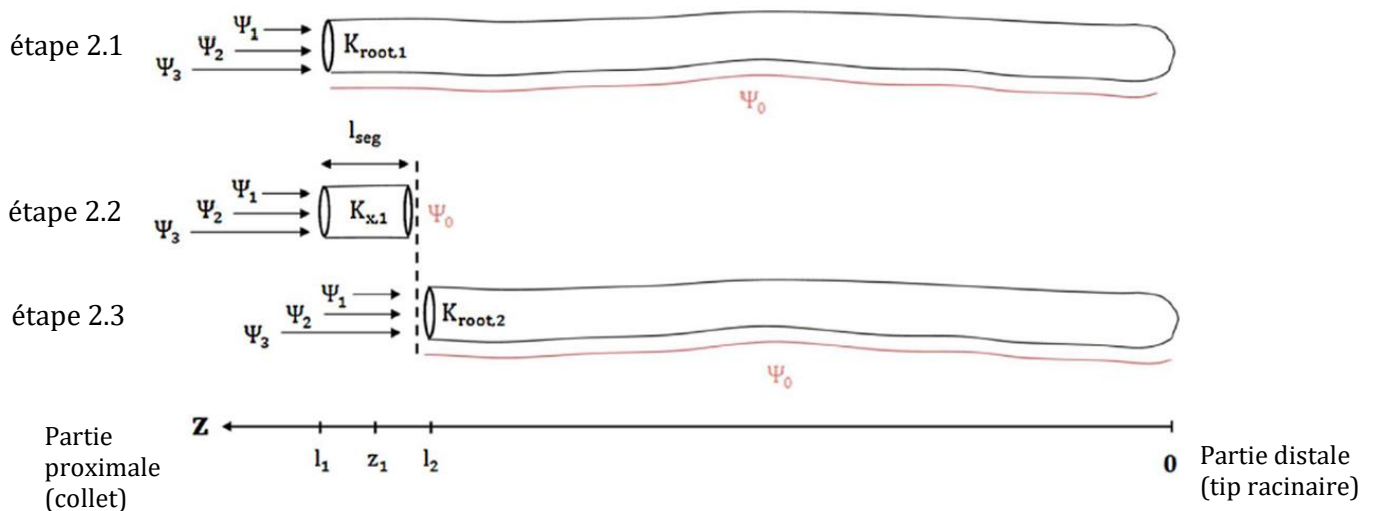


Figure 31: Schéma de principe de l'utilisation de l'HPFM le long d'une racine intacte lors de l'expérience en colonnes (été 2020). Inspiré du dessin original de Meunier et al. (2018).

En répétant les mesures HPFM le long de la racine principale jusqu'à son extrémité, on obtient une succession de mesures de conductance hydraulique en fonction de la profondeur (1) pour différentes sous-parties du système racinaire et (2) pour différents segments racinaires le long de la racine principale. En pratique, nous avons été limités aux 150 premiers cm de longueur racinaires sur la racine principale. À partir de cette profondeur, l'épaisseur de la racine devient trop petite pour être mesurée avec cette méthode. Il en va de même pour les racines latérales qui n'ont pas pu être caractérisées par mesures HPFM. L'annexe D illustre comment obtenir la valeur de la conductance hydraulique racinaire directement à partir de la pente de la droite de régression entre le flux d'eau mesurée et la pression appliquée par l'HPFM.

4.2.5 Analyse de section transversale

L'objectif des analyses de sections transversales consiste en la modélisation du flux d'eau au sein des éléments conducteurs du xylème dans une racine de colza. Cet objectif sera réalisé via:

- (1) Estimation de la conductance hydraulique axiale K_x via la loi de Poiseuille le long d'une racine principale de colza.
- (2) Établissement du lien entre le diamètre de la stèle et la conductance K_x estimée.

4.2.5.1 Protocole et dispositif expérimental

L'analyse de section transversale de racine (« *root cross section analysis* » en anglais) a été réalisée sur des échantillons de système racinaire de colza issus de l'expérience en colonnes. Ces analyses ont été effectuées en salle de microscopie pendant les mois d'octobre et de novembre 2020. Les images des coupes transversales ont été acquises avec le microscope à fluorescence SM-LUX et les photos ont été prises avec une caméra Leica dfc320.

Puisque le calcul du K_x via la loi de Poiseuille nécessite l'estimation de la surface des vaisseaux xylémiens au sein de la racine, nous avons utilisé des colorants spécifiques pour mettre en évidence les parois du xylème sous l'effet de la fluorescence. Les colorants utilisés sont issus de la technique de Brundrett et al. (1998) et consistent en (1) l'aniline bleue (du bleu de méthylène dilué dans l'eau) et (2) la berbérine (un alcaloïde solide jaunâtre). Tous deux réagissent à la fluorescence pour mettre en évidence les tissus anatomiques qui nous intéressent (voir figure 33) :

- ➔ L'aniline bleue par la coloration verte/bleu des parois des cellules du cortex et de la stèle.
- ➔ La berbérine par la coloration jaune des parois lignifiées et subérisées des vaisseaux de xylème et de l'endoderme (cadre de Caspary).

On observe sur la figure 33 la répartition des éléments de vaisseaux en fonction de leurs niveaux de maturation ; les vaisseaux les plus matures (métaxylème) au centre de la stèle et les vaisseaux les plus jeunes (protoxylème) situés plus en périphérie.

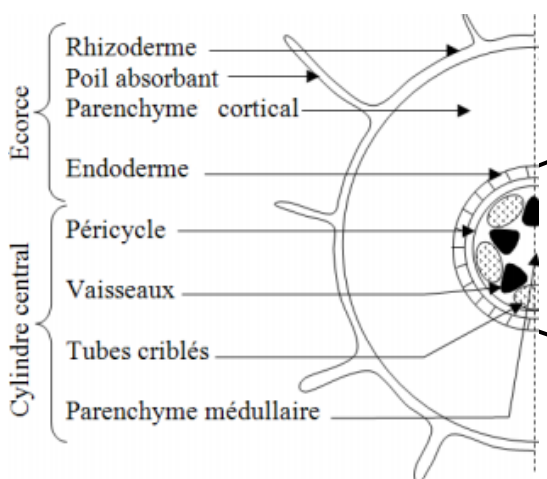


Figure 32 : Anatomie d'une demi-coupe transversale théorique d'une racine de dicotylédone (source : ac-grenoble.fr).

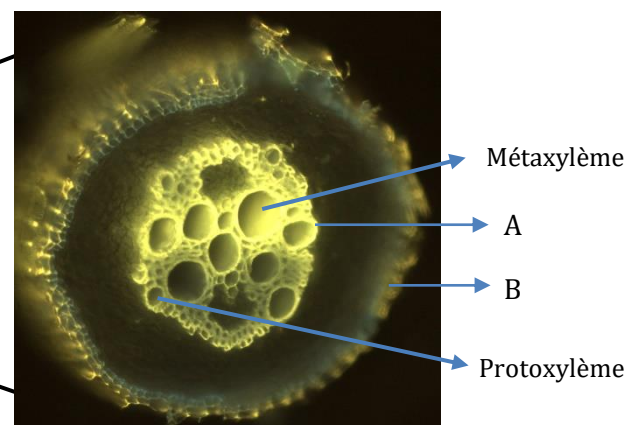


Figure 33: Coupe transversale d'endoderme d'une racine de colza (racine principale à 80 cm de profondeur en partant du collet) au microscope à fluorescence ($G = 100\times$). (A) Tuyaux de xylèmes (parois lignifiées) mis en évidence par la coloration aniline bleue/berbérine. (B) Dépôt de subérine (cadre de Caspary) au niveau de l'endoderme.

La figure 34 illustre le protocole qui a été suivi pour obtenir une photographie telle que présentée ci-dessus :

- ➔ Les coupes transversales de racine sont réalisées à la main à l'aide d'un cutteur de précision. Les coupes sont effectuées le long de la racine principale tous les 10 cm de profondeur à partir du collet jusqu'à 145 cm de profondeur. Au-delà de 145 cm, la racine devient trop fine pour être caractérisée expérimentalement via la technique des coupes « à la main ».
- ➔ Après isolement des tranches de racines, elles vont baigner dans une solution d'eau déminéralisée dans laquelle on dissout la berbérine solide (1 g /L). Les coupes de racines baignent dans la solution pendant 1 heure.
- ➔ Les coupes sont ensuite transvasées dans une autre berlin contenant l'aniline bleue diluée dans l'eau déminéralisée (5 g/L). La solution repose pendant 30 minutes avant d'être prête pour les analyses microscope.

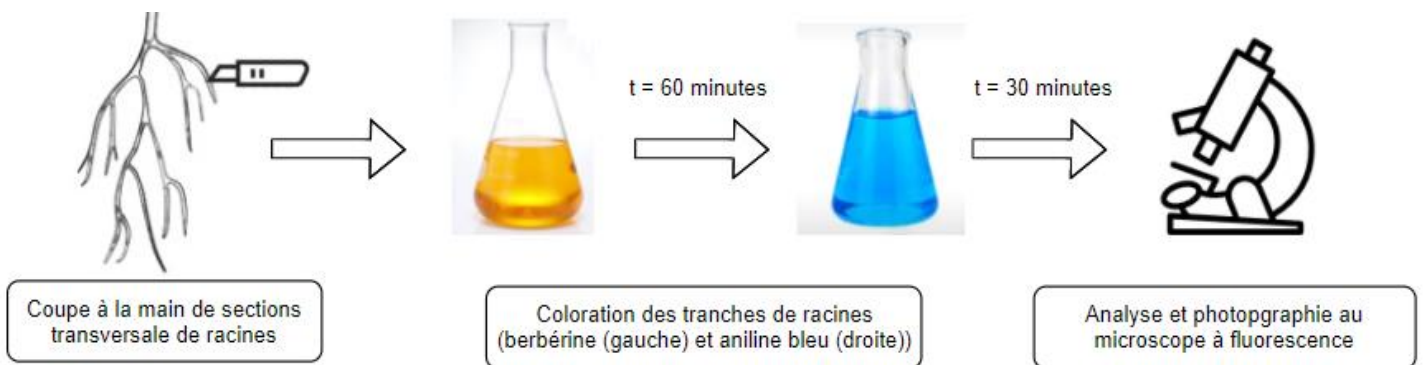


Figure 34: Protocoles expérimentaux analyse microscopique de sections transversales. Expérience en colonnes, été 2020.

4.2.5.2 Estimation du K_x via Poiseuille

En considérant les tuyaux de xylème comme des capillaires lisses de section transversale parfaitement circulaire et de longueur infinie, on peut modéliser le flux d'eau via la loi de Poiseuille (Tyree et Zimmermann 2002). La loi de Poiseuille décrit l'écoulement laminaire (non turbulent) d'un liquide visqueux dans un capillaire et nous permet de calculer la conductivité axiale de ce capillaire.

L'équation du flux volumétrique dans une conduite cylindrique obtenue à partir de l'équation de Poiseuille est la suivante :

$$J_x = - \frac{A^2}{8 \pi \mu} \frac{dp}{dx} \quad (4.2)$$

Avec J_x le flux volumétrique ($L^3 T^{-1}$), μ la viscosité dynamique de l'eau (1.002×10^{-9} MPa s à 20°C), p la pression (P) et A la surface de passage (L^2).

Dès lors, par analogie, la conductivité hydraulique axiale d'un seul tuyau de xylème k_{x_i} est donnée par la formule suivante :

$$k_{x_i} = \frac{A_i^2}{8 \pi \mu} \quad (4.3)$$

Les tuyaux de xylèmes étant parallèles au flux, la conductivité axiale est théoriquement égale à la somme des conductivités de chacun des vaisseaux et est donnée par :

$$k_x = \frac{\sum A_i^2}{8 \pi \mu} \quad (4.4)$$

Avec A_i = l'aire du i^e tuyau de xylème sur la coupe transversale. Une autre manière d'écrire l'équation (4.3) est la suivante :

$$k_x = \left(\frac{\pi}{128 \mu} \right) \times \sum_{i=1}^n d_i^4 \quad (4.5)$$

Où k_x représente la conductivité hydraulique axiale théorique ($m^4 s^{-1} MPa^{-1}$), μ représente la viscosité dynamique de l'eau ($1.002 \times 10^{-9} MPa s$ à $20^\circ C$), d_i représente le diamètre interne du i^e vaisseau (m), et n représente le nombre d'éléments de xylèmes en parallèle.

Le paramètre k_x étant fonction du nombre et de la taille des vaisseaux de xylème, en pratique on ne considèrera que les tuyaux de xylèmes les plus larges (meta-xylème) pour modéliser le flux d'eau dans le système vasculaire. Cette hypothèse est acceptable dans la mesure où : comme l'équation (4.4) le montre, l'augmentation d'un facteur 2 du diamètre d'un élément conducteur augmente sa conductivité d'un facteur 16 (2^4) ; ce sont les vaisseaux de grande taille, pourtant minoritaires au sein de la stèle, qui participent le plus au flux dans la plante (Tyree et al. 1994).

En pratique, pour déterminer les dimensions des tuyaux de xylème, nous avons utilisé le logiciel d'analyse d'image *ImageJ* (open source). Ce dernier a permis l'estimation des dimensions moyennant une appréciation manuelle de l'aire pour chaque tuyau de xylème pour chaque image analysée. La figure 35 illustre l'utilisation du logiciel pour une racine de colza. On obtient, dès lors, l'aire de chaque tuyau de xylème (ici exprimé en μm^2) qu'on peut intégrer dans l'équation (4.3) pour obtenir le paramètre k_x .

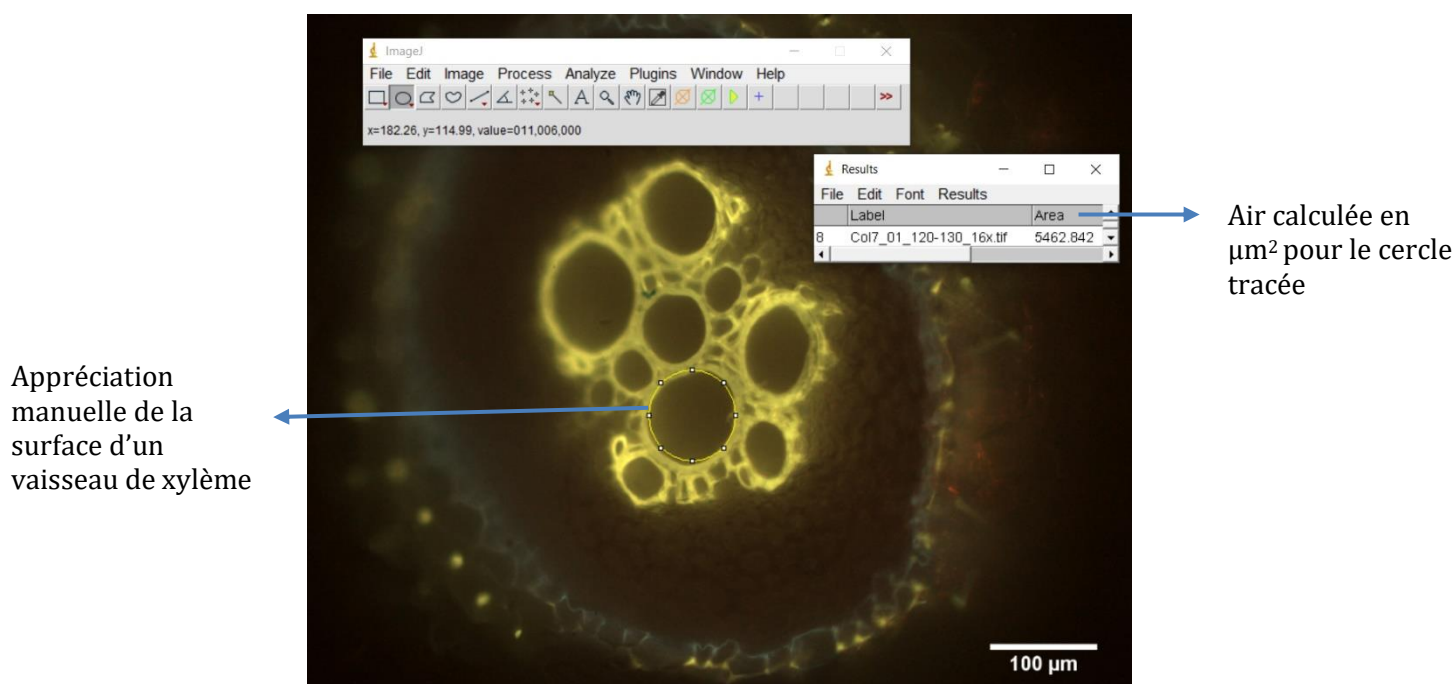


Figure 35: Illustration de l'utilisation du logiciel ImageJ pour déterminer l'aire d'un tuyau de xylème sur une image de coupe transversale d'une racine de colza. L'air est exprimé en μm^2 .

4.2.6 Modélisation de l'architecture racinaire

L'objectif de cette partie consiste en la création d'un système racinaire virtuel de colza. Le modèle architectural utilisé pour réaliser cette tâche est celui de CrootBox. Les données nécessaires pour déterminer les paramètres architecturaux à implémenter dans le modèle CRootBox sont tirées, d'une part, des scans du système racinaire et, d'autre part, des photographies des tours. Ces données vont permettre :

- (1) La caractérisation des traits architecturaux (valeur moyenne et écart-type) en fonction de l'ordre et de l'âge de la racine.
- (2) La mesure du profil de densité de longueur racinaire (RLD).

Les scans de systèmes racinaires ont été analysés via les logiciels SmartRoot⁶ et WhinRHIZO. Tous deux sont des logiciels d'analyse d'images spécialement conçus pour caractériser l'architecture racinaire. Une illustration de l'utilisation de WhinRHIZO et de SmartRoot en analyse d'image est donnée en annexe E de ce travail.

⁶ Développé par G. Lobet et al. (2011), SmartRoot est un logiciel d'analyse d'images semi-automatique qui permet l'analyse quantitative de l'architecture de systèmes racinaires via un puissant algorithme de traçage.

4.2.6.1 Modèle architectural de CRootBox

Le modèle CRootBox (Schnepf et al. 2018) permet la représentation en 2 dimensions de l'architecture du système racinaire. Dans ce type de modèle, le système racinaire est représenté comme un ensemble de segments interconnectés. Pour faire fonctionner le modèle, il est nécessaire de déterminer (1) les aspects topologiques et (2) les paramètres architecturaux du système racinaire qu'on tente de modéliser. La section 2.5.2 reprend la théorie sous-jacente à ces différents concepts.

- (1) *Aspect topologique* : La topologie a été caractérisée à partir de nos observations sur base de scans du système racinaire (voir figure 36). Le scanner utilisé est le EPSON V750 Pro. L'analyse des scans nous a permis d'identifier les différents types de racines (on entend ici par « type de racines », l'ordre de ramification associé à chaque racine) et d'y associer des traits architecturaux. Le modèle CRootBox permet en effet d'associer des paramètres architecturaux spécifiques pour chaque type racinaire.

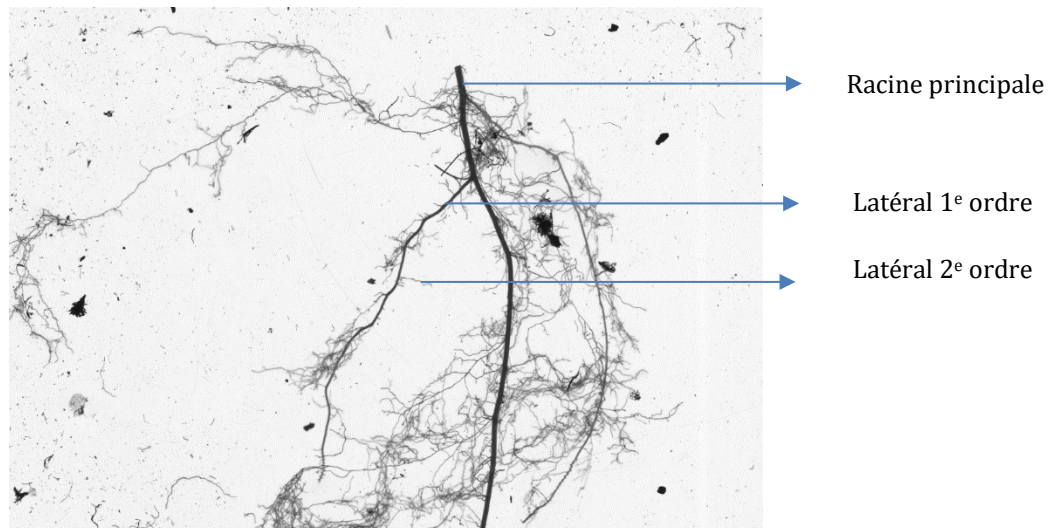


Figure 36: Scan d'une racine de colza, expérience en colonnes (été 2020).
Le scanner utilisé est le EPSON V750 Pro.

- (2) *Paramètres architecturaux* :

- *La distance inter-latérales* : Ce paramètre a été déterminé via SmartRoot. Puisque la distance inter-latérale peut varier en fonction du type de racine, elle doit être, dans la mesure du possible, caractérisée pour chaque type racinaire. Un challenge apparaît dès lors, lorsque les racines sont trop fines pour être détectées par le logiciel de traçage SmartRoot. L'évaluation de ce paramètre va donc être négligée pour les racines d'ordre important (supérieur à 2) et approximée en fonction de l'évaluation de la distance internodale pour les racines d'ordres plus facilement quantifiables.
- *Le rayon racinaire* : Tout comme la distance inter-latérales, ce paramètre doit être implémenté pour chaque type de racines. L'analyse d'images via le logiciel WhinRHIZO permet d'évaluer ce paramètre morphologique et d'établir des classes de diamètres (voir

annexe E). En effectuant cette opération sur tout le profil, on obtient un profil de classes de diamètre pour chaque profondeur dans le système racinaire. Ces résultats vous seront présentés dans la section 5.1.1.

- *Tropisme racinaire* : Une fois le type de tropisme défini dans CRootBox (par le paramètre *tropism type*), CRootBox intègre 2 paramètres de tropisme racinaire : σ , la variation angulaire aléatoire (« *Standard deviation of random angular change* » en anglais) et le paramètre N (pour « *number of trials* »). La déviation standard σ décrit l'amplitude de variation possible de la direction du tip racinaire lors de l'apparition d'un nouveau segment racinaire. Ce paramètre s'exprime en degré par unité de longueur de racine (degré/cm). Il peut être calculé en suivant l'axe d'une même racine au cours de son développement. Le paramètre N contrôle l'intensité avec laquelle la direction du tip racinaire est influencée par le type de tropisme implémenté. Il décrit donc la « force » du tropisme racinaire pour chaque type de racine.

Puisque le tropisme racinaire est directement lié à la structure initiale et naturelle du système racinaire dans le sol, on ne peut pas le caractériser par analyse d'image une fois le sol lessivé et le système racinaire manipulé. En plus de cela, la géométrie du dispositif expérimental (expérience en colonnes) influence ce paramètre puisque les racines sont limitées dans leurs expansions horizontales du sol. Le tropisme sera caractérisé à partir des photographies des tours et sur base de la littérature.

- *Vitesse de croissance* : Le modèle CRootBox intègre une vitesse de croissance pour chaque type racinaire. Puisque les systèmes racinaires dans l'expérience en colonnes ont été observés une fois arrivés à maturité, à partir des scans seulement, on ne dispose pas d'informations sur la vitesse de croissance. Ce paramètre sera caractérisé par modélisation inverse à partir du profil de densité racinaire et estimé à partir des vitesses de croissance observées dans l'expérience des tours.
- *L'angle d'insertion* : Ce paramètre a été déterminé par analyse d'images via les scans racinaires et les photographies des tours et comparé aux données présentes dans la littérature.

Le paramètre macroscopique de longueur ou densité racinaire totale a été déterminé à l'aide du software WhinRHIZO à partir des scans et des photographies des tours. De manière assez descriptive, en analysant le nombre de pixels « racines » présent sur chaque scan ou photographie, on détermine la longueur totale de racines observée à une profondeur donnée. En effectuant cette opération sur tout le profil du système racinaire, on obtient la longueur totale de racines (en cm). On peut dès lors calculer la RLD (cm/cm³) en la divisant par le volume de sol considéré et la RLSD (cm/cm²) en la divisant par la surface totale de l'image analysée.

Le tableau 1 reprend les différents paramètres principaux de CRootBox, leurs unités et les méthodes utilisées pour les mesurer. Ces paramètres sont à implémenter pour chaque type de racines. Notons que pour chaque paramètre, le modèle intègre une valeur moyenne (« *mean* ») et une valeur d'écart-type (SD, pour « *standard déviation* »). Le modèle génère donc de façon stochastique l'architecture racinaire sur base de la valeur moyenne et de l'écart-type associé à chacun des paramètres.

Tableau 1 : Liste des paramètres de CRootBox à intégrer pour chaque type de racines.

	Mean	SD	Description	Unités	Méthode(s) utilisée(s)
Paramètres architecturaux CRootBox	l_b	l_{bs}	Longueur de la zone basale	cm	Analyse d'image (SmartRoot/WhinRHIZO)
	l_a	l_{as}	Longueur de la zone apicale	cm	Analyse d'image (SmartRoot/WhinRHIZO)
	l_n	l_{ns}	Distance inter-latérales	cm	Analyse d'image (SmartRoot/WhinRHIZO)
	l_{max}	l_{maxs}	Longueur maximale	cm	Mesures directes et littérature
	a	a_s	Rayon racinaire	cm	Analyse d'image (SmartRoot/WhinRHIZO)
	v	v_s	Vitesse de croissance	cm.d ⁻¹	Photographies des tours, modélisation inverse et littérature
	θ	θ_s	Angle d'insertion	degré	Photographies des tours, analyse d'images et littérature
	$type$		Type de tropisme racinaire	{0,1,2,3} ¹	Littérature
	σ		Tropisme paramètre 1	degré/cm	Photographies des tours et Littérature
	N		Tropisme paramètre 2	adim.	Photographies des tours et littérature

¹Les différents types de tropismes prédéfinis dans CRootBox sont plagio-, gravi, chemo- et hydrotropisme.

4.2.7 Modélisation inverse

L'outil de modélisation inverse sera utilisé pour déterminer :

- 1) La vitesse de croissance pour chaque type racinaire: paramètres v_p et v_s (respectivement, vitesse de croissance de la racine principale et vitesse de croissance des racines secondaires). Notre hypothèse consiste ici à ne poser qu'une seule vitesse de croissance pour toutes les racines latérales qui seront modélisées.

Le modèle utilisé sera celui de CRootBox et les données observées seront celles de la TRL (pour « total root length » en anglais). Ces données sont issues des analyses d'images à partir des scans racinaires. Comme le montre la figure 37, la méthode consiste à comparer des données observées avec celles estimées par le modèle en vue de minimiser l'écart entre ces deux résultats (fonction d'erreur) dans le but d'optimiser les paramètres d'intérêts qui déterminent cette fonction d'erreur.

La fonction d'erreur utilisée dans cet exercice de modélisation est de type RMSE (pour « root mean square error » en anglais) :

$$RMSE = \sqrt{\sum (Y_i - M_i)^2}$$

avec Y_i les données simulées et M_i les données observées.

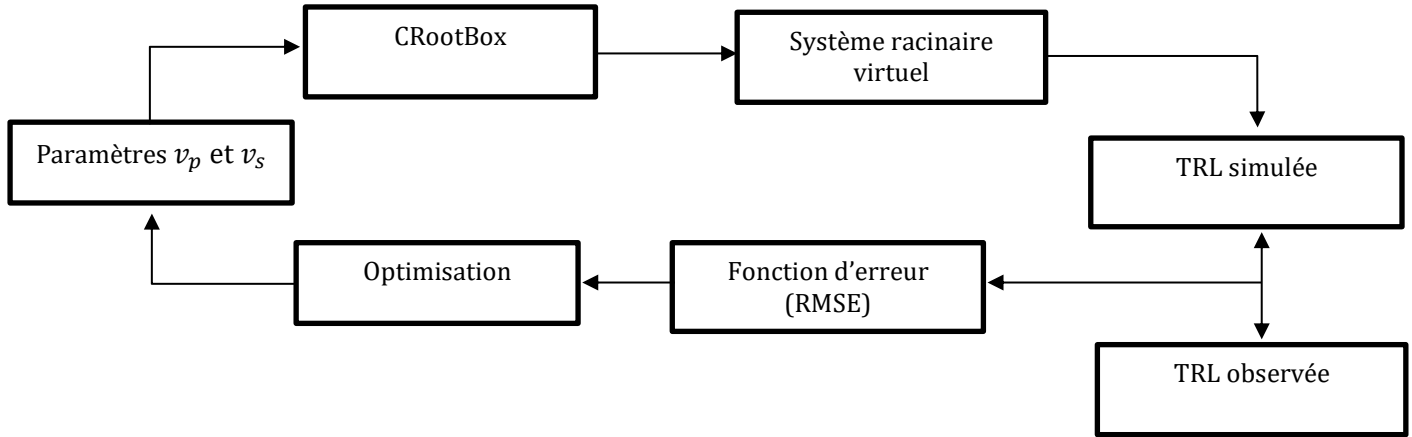


Figure 37: Modélisation inverse de CRootBox. Expérience en colonnes, été 2020. Paramètres v_p et v_s , respectivement, vitesse de croissance de la racine principale et vitesse de croissance des racines secondaires. TRL signifie « total root length ». La fonction d'erreur est de type RMSE (pour « root mean square error »).

- 2) Les paramètres hydrauliques k_x et k_r à partir des données de conductances hydrauliques par mesures HPFM. Les modèles utilisés pour l'optimisation sont issus de la solution générale de l'équation du bilan de masse dans une racine ouverte en considérant des conditions aux limites propres à l'HPFM. Voir section 2.4.1 pour plus de détails sur ces équations.

$$\frac{dJ_x}{dz} = -2\pi r k_r (\Psi_x - \Psi_{soil}) \quad (4.6)$$

$$J_x = -k_x \frac{d\Psi_x}{dx} \quad (4.7)$$

Solution générale (Landsberg, 1978) :

$$\Psi_x(z) = \Psi_{sr} + c_1 \cosh(\tau z) + c_2 \sinh(\tau z) \quad (4.8)$$

Avec $\tau = \sqrt{\frac{2\pi r k_r}{k_x}} \text{ (L}^{-1}\text{)}$

En combinant les équations 4.7 et 4.8, on obtient la solution générale pour le flux :

$$J_x(z) = -k_x \cdot \tau (c_1 \sinh(\tau z) + c_2 \cosh(\tau z)) \quad (4.9)$$

Les conditions aux limites de type potentiel propre à l'HPFM sont :

$$\begin{cases} \Psi_x(z = 0) = \Psi_{soil} \\ \Psi_x(z = l) = \Psi_{collar} \end{cases} \quad (4.10)$$

En intégrant ces conditions aux limites dans l'équation 4.8 cela donne:

$$c_1 = 0 \quad (4.11)$$

$$c_2 = \frac{\Psi_{\text{collar}} - \Psi_{\text{soil}}}{\sinh(\tau l)} \quad (4.12)$$

En intégrant 4.11 et 4.12 dans l'équation 4.8, la solution générale devient :

$$\Psi_x = \Psi_{\text{soil}} + (\Psi_{\text{collar}} - \Psi_{\text{soil}}) \frac{\sinh(\tau z)}{\sinh(\tau l)} \quad (4.13)$$

Et l'équation 4.9 devient :

$$J_x = -\kappa (\Psi_{\text{collar}} - \Psi_{\text{soil}}) \left(\frac{\cosh(\tau z)}{\sinh(\tau l)} \right) \quad (4.14)$$

Avec $\kappa = \tau k_x = \sqrt{2 \pi r k_r k_x} \quad (\text{L}^3 \text{P}^{-1} \text{T}^{-1})$

À partir de l'équation 4.14, on montre que le flux au tip racinaire ($z = 0$) est donné par :

$$J_x(z = 0) = -\frac{\kappa}{\sinh(\tau l)} (\Psi_{\text{collar}} - \Psi_{\text{soil}}) \quad (4.15)$$

- Le flux sortant (tip) est proportionnel à la pression appliquée au collet.
- Si la racine est très petite et/ou le k_x n'est pas limitant alors :

$$\tau l_{\text{root}} \ll 1 \Leftrightarrow \sinh(\tau l_{\text{root}}) \simeq \tau l_{\text{root}} \quad (4.16)$$

Le flux axial à l'extrémité tend vers $\frac{-k_x}{l}$ soit K_x .

L'équation 4.15 peut aussi s'écrire tel que :

$$K_{\text{segment}} = -\frac{\kappa}{\sinh(\tau l)} \quad (4.17)$$

L'équation du flux d'eau dans une racine fermée aux propriétés hydrauliques hétérogènes (Meunier et al., 2017) (voir section 2.4.3.2 pour plus de détails sur cette équation) nous donne :

$$K_{rs,i} = \kappa_i \left[\tanh(\tau_i l_{\text{root},i}) + \frac{K_{rs,i-1}}{\cosh(\tau_i l_{\text{root},i}) (K_{rs,i-1} \sinh(\tau_i l_{\text{root},i}) + \kappa_i \cosh(\tau_i l_{\text{root},i}))} \right] \quad (4.18)$$

Avec i qui représente l'indice du segment de longueur l_{root} le long de la racine caractérisée.

Les équations 4.17 et 4.18 nous permettent d'estimer les paramètres k_x et k_r via un système de deux équations à deux inconnues ; les paramètres k_x et k_r (intégrés dans les variables κ et τ) étant les deux inconnues du système. Calculer ces deux paramètres revient à estimer les propriétés hydrauliques du segment racinaire de la racine principale à la profondeur considérée.

Par modélisation inverse, en utilisant les données HPFM et via un algorithme d'optimisation, on peut résoudre ce système. Le principe est le même que pour le point précédent : l'algorithme fait varier les paramètres k_x et k_r jusqu'à minimisation de la fonction objective totale : c'est-à-dire la somme des deux fonctions objectives (FO1 et FO2) propres à chacune des deux équations du système (voir figure 38). Les deux fonctions objectives du système sont définies telles que :

$$FO1 = \sqrt{\sum (K_{segment_sim} - K_{segment_obs})^2} \text{ et } FO2 = \sqrt{\sum (K_{rs,i_sim} - K_{rs,i_obs})^2}$$

Il est important de préciser que les valeurs de k_x et k_r estimés ici sont à considérer comme des valeurs de k_x et k_r apparentes (notées telles que $\langle k_x \rangle$ et $\langle k_r \rangle$). De fait, les mesures HPFM utilisées dans cet exercice d'optimisation capturent à travers les valeurs de conductance hydraulique ($K_{r_segment}$, $K_{rs,i}$ et $K_{rs,i-1}$) l'ensemble des racines latérales présentes aux différentes profondeurs considérées. La présence de celles-ci impacte bien évidemment les mesures de conductance hydraulique obtenues (en augmentant considérablement la surface racinaire) qui influencent à leurs tours les valeurs du k_x et de k_r obtenues par modélisation inverse. Ce point sera discuté plus en détail à la fin de ce travail.

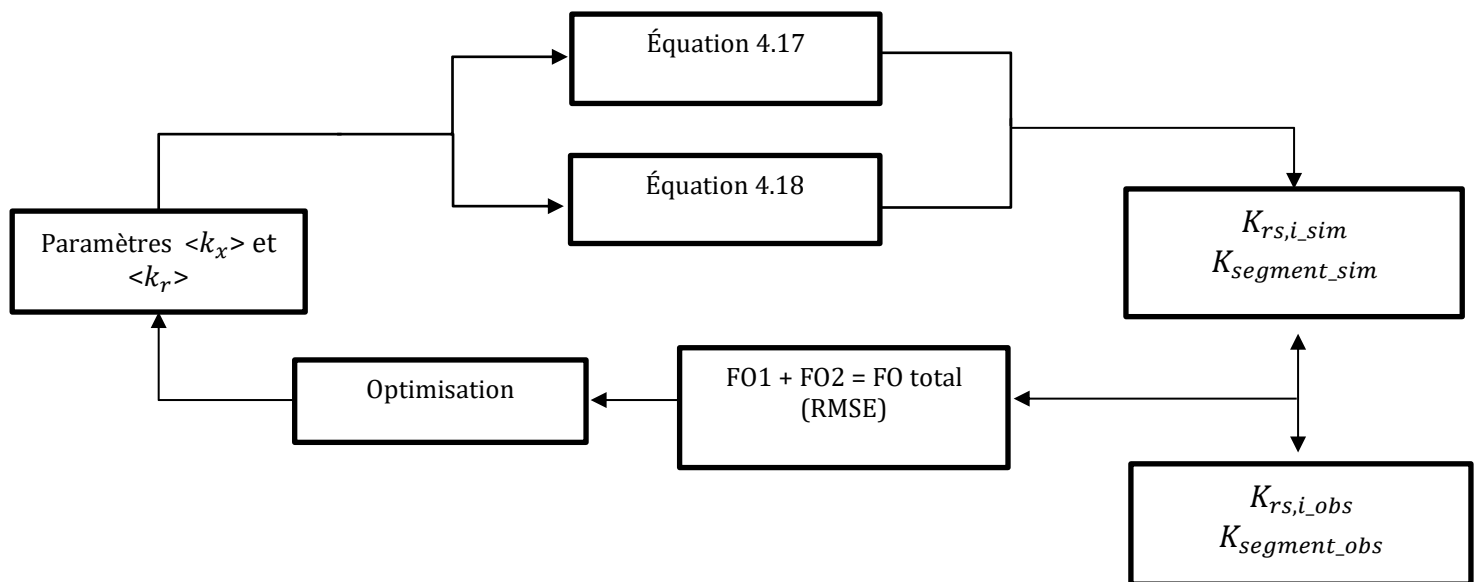


Figure 38: Modélisation inverse de k_x et k_r . Expérience en colonnes, été 2020. Paramètres $\langle k_x \rangle$ et $\langle k_r \rangle$, respectivement, la conductance axiale apparente ($L^4 T^{-1} P^{-1}$) et la conductivité radiale apparente ($L^1 T^{-1} P^{-1}$). $K_{rs,i}$ et $K_{segment}$ correspondent aux valeurs de conductances hydrauliques ($L^3 T^{-1} P^{-1}$) simulées par les modèles ou mesurées via HPFM. Les deux fonctions d'erreur sont de type RMSE (pour « root mean square error »).

5. Résultats et discussion

Une première partie des résultats concerne l'analyse de l'architecture racinaire via le logiciel de modélisation CRootBox. Une seconde partie concerne l'étude des propriétés hydrauliques d'une racine de colza à partir des mesures de conductance réalisées via l'HPFM. Enfin, nous discuterons les résultats obtenus en les comparant à ceux de la littérature et nous questionnerons la validité des hypothèses établies. Les résultats seront présentés majoritairement sous forme graphique. La mesure de dispersion utilisée (sauf précision) est l'écart-type. Les résultats apparaîtront dès lors de la forme : moyenne ± 1 x écarts-types (68 % de la distribution de la variable mesurée autour de sa moyenne étant considérés).

5.1 Architecture racinaire

5.1.1 Profil de densité de longueur racinaire (RLD)

Le profil de densité de longueur racinaire, la RLD, a été déterminé, d'une part, via les données issues de l'expérience des tours et, d'autre part, via celles issues de l'expérience en colonnes. Les analyses d'images ont été effectuées au moyen du logiciel WhinRHIZO.

L'expérience des tours : Le graphique ci-dessous présente le profil de densité racinaire moyen observé pour douze plantes de colza. Chaque chambre des 6 tours (12 chambres au total) a été dédiée à l'étude de l'évolution du système racinaire des plantes depuis l'hiver 2019 jusqu'à l'été 2020. Par souci de lisibilité, le même graphique avec les barres d'erreurs correspondantes à chaque mesure est donné en annexe F.

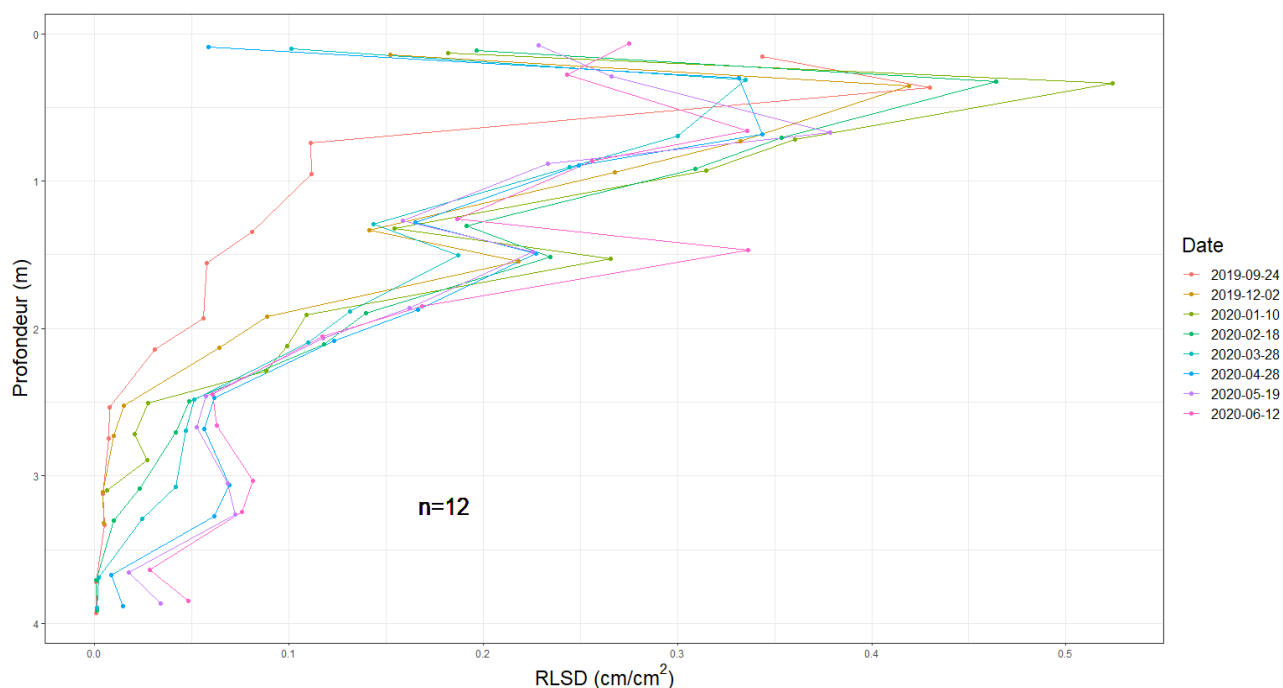


Figure 39: Profil de densité de longueur racinaire du colza, expérience des tours (2019-2020). Les différentes couleurs correspondent aux différentes dates d'observations. Le nombre de réplicas est de 12.

On observe une augmentation de la densité racinaire au fil du temps. La densité racinaire est maximale dans le premier mètre de profondeur et tend à diminuer jusqu'à l'apex. On notera que l'axe des x représente la RLD (pour « *Root Length Surface Density* ») qui s'exprime ici en cm par cm^2 . Cette expression de la densité racinaire va à l'encontre de la définition communément admise de la RLD en cm par cm^3 . Nous discuterons plus tard cette hypothèse d'approximation de la RLD par la RLSD.

L'expérience en colonnes : les graphiques de la figure 40 présentent les profils de densité racinaire observés pour 4 colonnes différentes (colonnes 4, 6, 9 et 11).

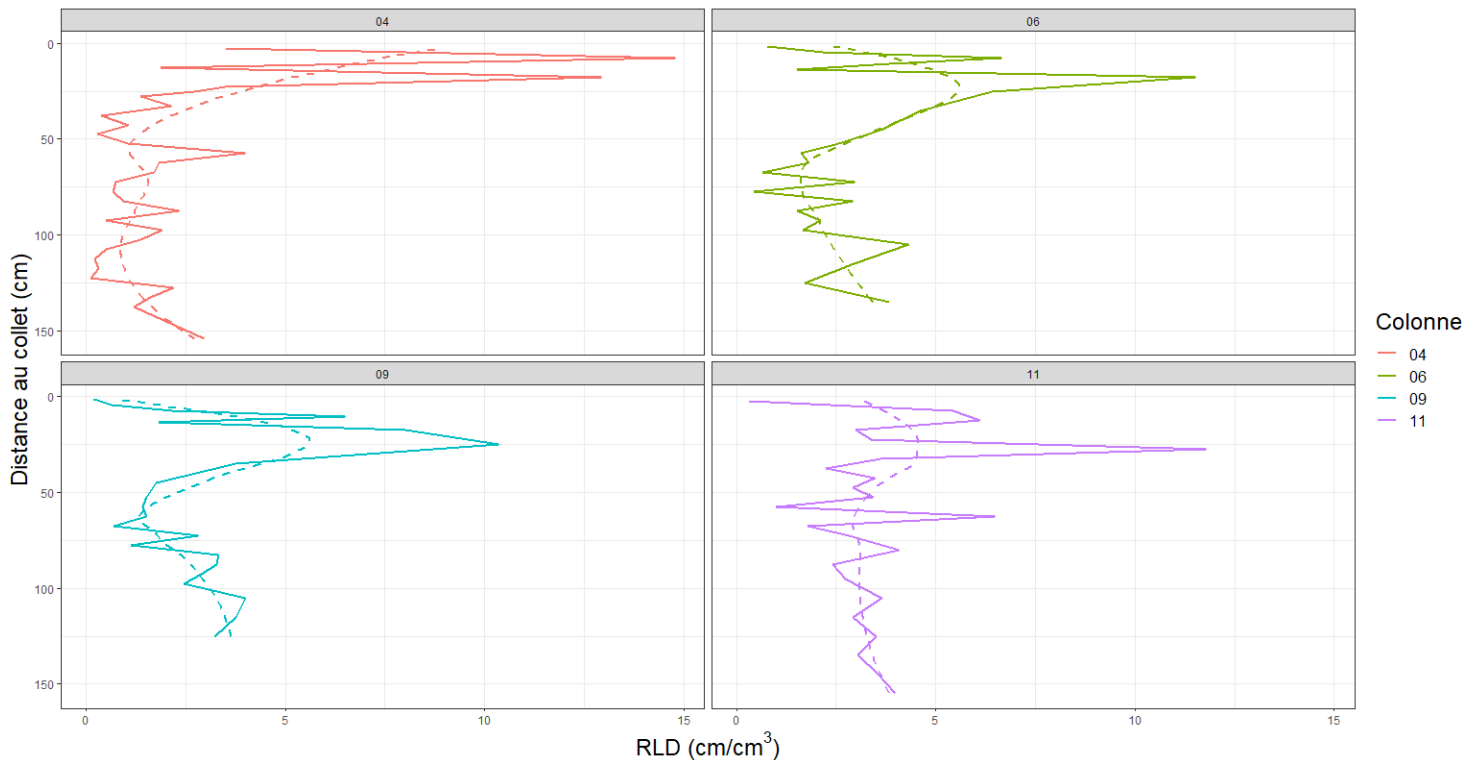


Figure 40: Profil de densité de longueur racinaire du colza, expérience en colonnes (été 2020). La courbe de tendance pour chaque profil est représentée en pointillés. Données obtenues via le logiciel WhinRHIZO.

Les colonnes 4 et 11 présentent une profondeur racinaire (définie ici comme la distance maximale de la racine principale par rapport au collet) plus importante que celle des colonnes 6 et 9. Cette différence affecte bien entendu les résultats du profil mesuré ; son origine sera discutée plus tard dans ce travail.

Bien que les profils de densité racinaire observés diffèrent légèrement entre eux, on observe une tendance générale selon laquelle la densité racinaire, assez faible dans les premiers centimètres, a tendance à augmenter rapidement pour atteindre un maximum au niveau de la partie proximale (proche du collet) avant de diminuer au fur et à mesure qu'on se rapproche de l'extrémité racinaire. On observe néanmoins, une réaugmentation de la densité racinaire au niveau de la partie la plus distale du système racinaire, ce qui donne au profil une allure globale en forme de « s » inversé (voir figure 40 : profils des tubes 6, 9 et 11).

Une analyse plus poussée via le logiciel WhinRHIZO nous donne le profil de densité racinaire et les classes de diamètres pour chaque racine observée (voir figure 41). On observe que les racines les plus épaisses (diamètre supérieur à 0.8 mm) se trouvent au niveau de la partie proximale et que la classe de diamètre la plus abondante sur tout le profil correspond aux racines de diamètres compris entre 0.1 et 0.2 mm.

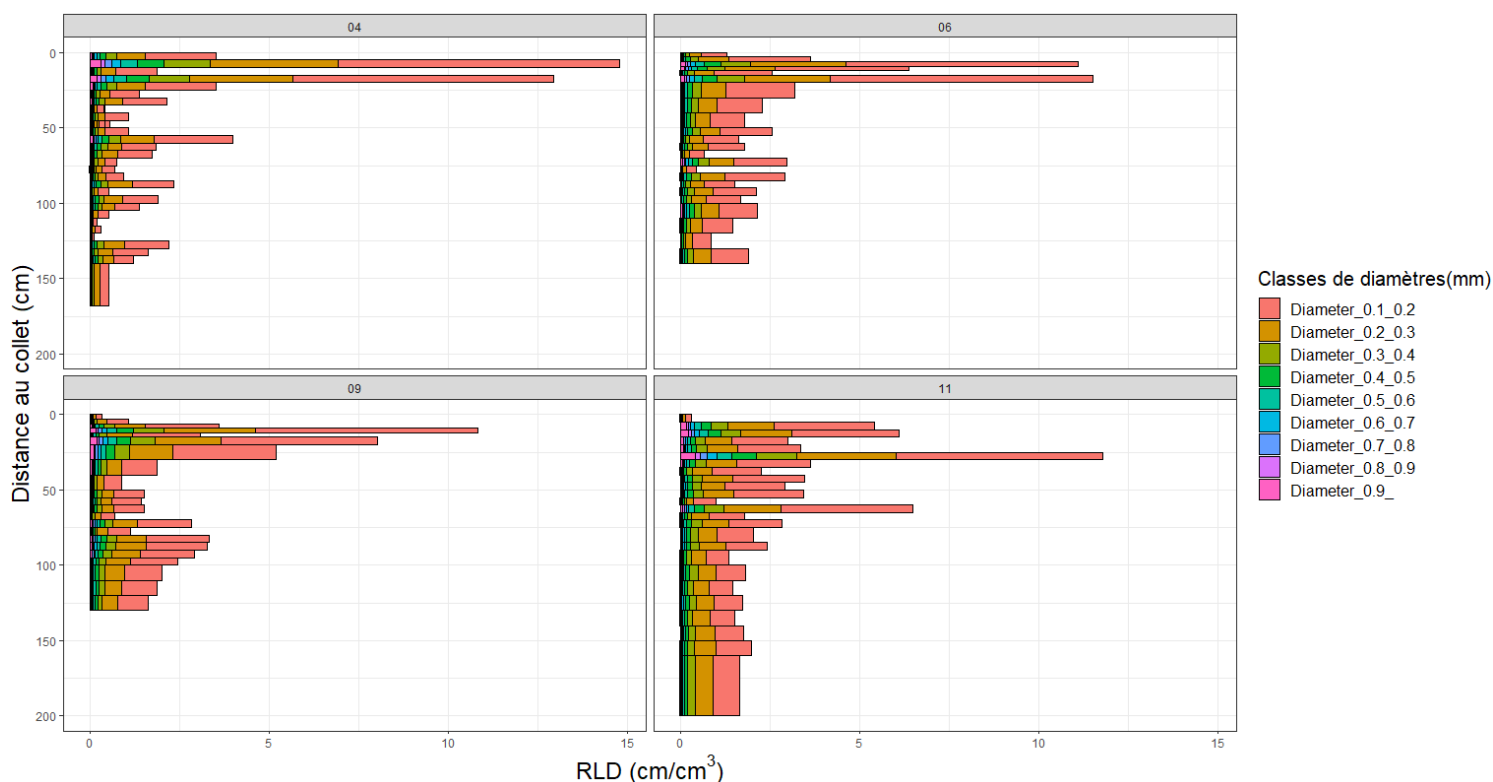


Figure 41: Profil de densité de longueur racinaire et classes de diamètres d'une racine de colza, expérience en colonnes (été 2020). Données obtenues via le logiciel WhinRHIZO.

Comme le montrent les figures 40 et 41, tout le profil du système racinaire n'a pas pu être caractérisé au niveau de la RLD. À partir d'une certaine profondeur (dépendamment des colonnes), il n'était plus possible de suivre la racine principale qui se confondait avec les racines latérales. La caractérisation du profil de RLD s'arrête donc à cette limite, bien que la profondeur réellement atteinte par le système racinaire dépasse cette distance par rapport au collet. On a mesuré en effet, une profondeur racinaire moyenne pour chaque tube de 182 ± 12 cm.

En intégrant les profils de longueur racinaire (figure 40) sur toute la profondeur, on obtient la valeur de longueur totale racinaire pour chaque colonne. Ces résultats sont présentés à la figure 42 (avec TRL, pour « total root length »). La valeur moyenne de longueur totale racinaire obtenue est de $32\,459 \pm 3\,777$ cm (n=4). Puisque la colonne 11 est de 200 cm de profondeur et les 3 autres de 160 cm, il est préférable d'utiliser une mesure de longueur totale racinaire pondérée par la longueur de chaque colonne pour pouvoir comparer ces données. Le graphe de droite montre les résultats d'une telle pondération en considérant un poids de 1 pour une longueur de colonne égale à 160 cm. Après pondération, la valeur moyenne de longueur totale racinaire observée est de $30\,566 \pm 1\,162$ cm.

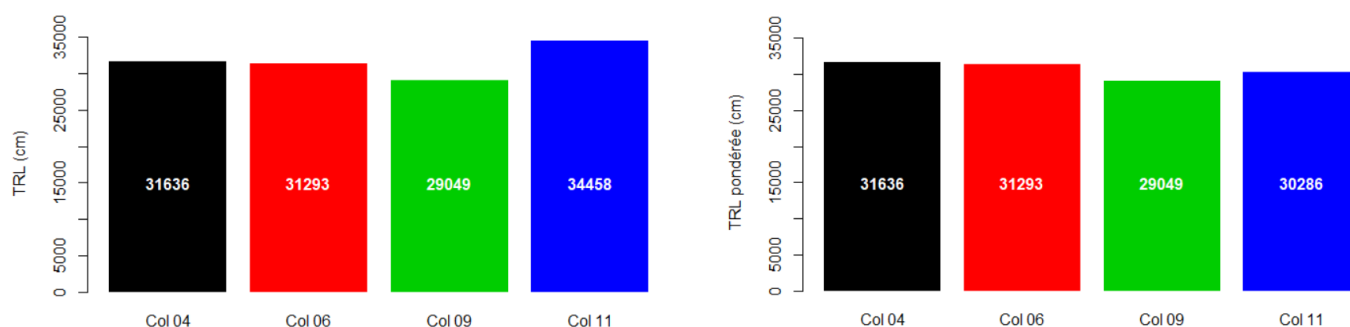


Figure 42: Longueur totale racinaire (TRL) observée pour 4 colonnes différentes (via WhinRHIZO) ; à gauche, les données brutes observées, à droite, les données pondérées par la longueur de chaque colonne.

Une fois le modèle paramétrisé, les données présentées ci-dessus (de RLD et TRL) seront comparées à celles prédites par le modèle CRootBox et permettront de juger de la qualité de la représentation théorique de l'architecture racinaire simulée par CRootBox.

5.1.2 Paramétrisation du modèle

L'architecture racinaire a été modélisée explicitement via le modèle architectural CRootBox. Les résultats des étapes clés qui ont permis la paramétrisation du modèle sont repris dans les sections qui suivent.

5.1.2.1 Paramètres architecturaux

1) Vitesse de croissance

La vitesse de croissance a été estimée à partir des photographies des tours. En suivant l'évolution par photographies d'une racine observable à travers la paroi du rhizotron, on peut estimer sa vitesse de croissance. Les photographies qui ont permis cette analyse sont reprises en annexe G. La vitesse de croissance estimée à partir de cette méthode est de $2,31 \pm 0,75$ cm/jour. Néanmoins, cette méthode ne permet pas d'associer le paramètre estimé avec un type racinaire particulier. De fait, il est impossible, à partir d'une photographie seulement, de déterminer les aspects topologiques du système racinaire étudié : la racine observée pourrait être une racine principale ou secondaire de 1^{er}, 2^e ou 3^e ordre. Il s'agit donc de considérer cette valeur comme un indicateur global de la vitesse de croissance observée, tous types de racines confondus.

Nous nous sommes appuyés sur les données de la littérature pour déterminer le paramètre de vitesse de croissance. Les données proviennent du modèle paramétrique de Leitner et al. (2010) qui ont modélisé l'architecture racinaire en essayant de reproduire les dessins à la main de systèmes racinaires excavés réalisés par L. Kutschera (1960). Le tableau complet de leur paramétrisation pour le colza est repris en annexe H.

Dans cette section, nous nous intéresserons uniquement aux paramètres relatifs à la vitesse de croissance, notés. r (cm/jour), repris dans le tableau ci-dessous :

Tableau 2: Paramètre de vitesse de croissance selon l'ordre racinaire pour le colza, d'après Leitner et al. (2010).

Ordre racinaire	Vitesse de croissance : r (cm/jour)	Écart-type : r_s (cm/jour)
0*	4	0
1	2	0.2
2	2	0.2
3	2	0.2

*L'ordre 0 correspond à la racine principale

Dans un premier temps, nous paramétriserons notre modèle CRootBox en utilisant les mêmes valeurs de vitesse de croissance que celles reprises dans le tableau 3. Une fois les autres paramètres architecturaux déterminés, nous utiliserons l'outil de modélisation inverse pour optimiser les paramètres de vitesse de croissance pour chaque type racinaire: paramètres v_p et v_s (respectivement, vitesse de croissance de la racine principale et vitesse de croissance des racines secondaires). Notre hypothèse consiste ici à ne poser qu'une seule vitesse de croissance pour toutes les latérales d'ordres différents.

2) Tropisme racinaire

Le type de tropisme implémenté dans CRootBox pour chaque ordre racinaire correspond à un gravitropisme. Cette paramétrisation s'effectue, dans CRootBox, en allouant une valeur de 1 au paramètre « *tropism type* ».

L'intensité avec laquelle le gravitropisme influence la direction de croissance pour chaque racine est défini par le paramètre adimensionnel N (« *number of trials* » en anglais). Les valeurs de ce paramètre sont inspirées du tableau de paramétrisation du colza réalisé par Leitner et al., 2010 (annexe F). Cette paramétrisation correspond à un gravitropisme important pour la racine principale ($N=5$) et plus au moins faible pour les racines latérales ($N=2$).

Le paramètre σ (« *standard deviation of random angular change* » en anglais) a été déterminé pour chaque type de racine à partir des mêmes données que le paramètre précédent et comparé à aux résultats des analyses d'images des photographies des tours via SmartRoot. Le tableau 3 reprend les valeurs estimées pour les deux paramètres de tropisme de chaque ordre racinaire:

Tableau 3: Paramétrisation du tropisme par topologie racinaire dans CRootBox. D'après Leitner et al., (2010) et par analyse d'images via SmartRoot.

Ordre racinaire	Paramètre σ (degré/cm)	Paramètre N
0	18	5*
1	12	2
2	60	2
3	60	2

*Fort gravitropisme

3) L'angle d'insertion des racines latérales

Ce paramètre a été déterminé par analyse d'images (via SmartRoot) des scans racinaires de l'expérience en colonnes et des photographies des tours. Notons que, tout comme pour la vitesse de croissance, l'analyse d'images à partir des photographies des tours ne permet pas d'associer le type racinaire au paramètre estimé. Ces données ont ensuite été comparées à celles estimées par Leitner et al. (2010). Le tableau 4 reprend les valeurs estimées (moyennes et écart-type) du paramètre. θ par les différentes méthodes pour chaque ordre racinaire :

Tableau 4 : Comparaison des différentes méthodes d'estimation du paramètre θ (angle d'insertion des racines latérales).

Ordre racinaire	Paramètre θ (degré) pour différentes méthodes		
	Expérience en colonnes	Expérience des tours *	Leitner et al. (2010)
1	67 ± 21	84 ± 13	80 ± 4
2	56 ± 16	84 ± 13	68 ± 15
3	Non mesuré	84 ± 13	68 ± 15

*Même valeur considérée pour chaque type racinaire.

On observe que les valeurs estimées d'angle d'insertion par les différentes méthodes sont relativement proches les unes des autres. Néanmoins, l'expérience en colonnes, avec sa configuration plus contraignante pour le système racinaire, présente des angles d'insertion plus faibles que ceux des autres méthodes. Dès lors, on s'accordera sur les valeurs fournies par Leitner et al. (2010) pour caractériser le paramètre θ dans CRootBox.

Le tableau 5 reprend la suite des paramètres architecturaux de CRootBox pour chaque ordre racinaire. Ces paramètres ont été déterminés par mesure directe et/ou par analyse d'images via les logiciels SmartRoot et WhinRHIZO. Il est important de préciser que nous paramétrisons expérimentalement le modèle jusqu'aux racines latérales de 2^e ordre. Les ordres supérieurs étant trop laborieux à caractériser par analyse d'images, on considèrera des valeurs de paramètres similaires à ceux calculés pour les racines latérales d'ordre deux.

Tableau 5: Suite de l'estimation des paramètres architecturaux pour CRootBox.

Paramètre	Description	Unités	Ordre racinaire		
			0	1	2
l_b	Longueur de la zone basale	cm	3 ± 0,25	3 ± 0,3	0,4 ± 0,04
l_a	Longueur de la zone apicale	cm	12 ± 3	1 ± 0,1	0,4 ± 0,04
l_n	Distance inter-latérales	cm	6,5 ± 3,4	2 ± 0,2	5 ± 3,6
l_{max}	Longueur maximale *	cm	185 ± 12	160,7 ± 18,1	10 ± 2,6
a	Rayon racinaire	cm	0.05 ± 0,01	0.03 ± 0.01	0,02 ± 0,007

*Ce paramètre peut varier en fonction de la géométrie du milieu (ici on considère la profondeur maximale observée dans les différents systèmes racinaires des 12 colonnes)

5.1.2.2 Étape d'optimisation par modélisation inverse

L'outil de modélisation inverse a été utilisé pour déterminer la vitesse de croissance (cm/jour) pour chaque type racinaire : paramètres v_p et v_s (respectivement, vitesse de croissance de la racine principale et vitesse de croissance des racines secondaires). Notre hypothèse consistait ici à ne poser qu'une seule vitesse de croissance pour toutes les latérales d'ordres différents. Le tableau 6 reprend l'ensemble des valeurs estimées des paramètres du modèle CRootBox avant optimisation.

Tableau 6 : Valeurs des paramètres CRootBox pour le colza (avant optimisation). Avec l_b la longueur de la zone basale (cm), l_a la longueur de la zone apicale (cm), l_n la distance inter-latérales (cm), l_{max} la longueur maximale (cm), a le rayon racinaire (cm), v la vitesse de croissance (cm/jour), θ l'angle d'insertion ($^\circ$), σ le paramètre de tropisme 1 ($^\circ/\text{cm}$), N le paramètre de tropisme 2 (adim.) et « type » le type de tropisme.

Ordre	l_b	l_a	l_n	l_{max}	a	v	θ^*	σ^*	N^*	$type^*$
0	$3 \pm 0,25$	12 ± 3	$6,5 \pm 3,4$	185 ± 12	$0.05 \pm 0,01$	4 ± 0	—	18	5	1
1	$3 \pm 0,3$	$1 \pm 0,1$	$5 \pm 0,2$	$160,7 \pm 18,1$	0.03 ± 0.01	$2 \pm 0,2$	80 ± 4	12	2	1
2	$0,4 \pm 0,04$	$0,4 \pm 0,04$	$4 \pm 3,6$	$10 \pm 2,6$	$0,02 \pm 0,007$	$2 \pm 0,2$	68 ± 15	60	2	1
3	$0,4 \pm 0,04$	$0,4 \pm 0,04$	$4 \pm 3,6$	$10 \pm 2,6$	$0,02 \pm 0,007$	$2 \pm 0,2$	68 ± 15	60	2	1

*Déterminé d'après la paramétrisation de Leitner et al. (2010).

Une fois le modèle CRootBox paramétrisé à l'aide des données du tableau 6, les mesures expérimentales de longueur totale racinaire (TRL) vont permettre de « fitter » le modèle théorique avec les données observées. La longueur totale racinaire moyenne attendue étant de 30 566 cm (voir figure 42), en faisant varier les paramètres v_p et v_s , nous analyserons plusieurs simulations CRootBox et nous retiendrons celle dont la longueur totale racinaire se rapproche le plus de la valeur expérimentale observée.

Pour que la variabilité entre les simulations CRootBox soit induite uniquement par la modification des paramètres v_p et v_s qu'on tente d'optimiser, les simulations se font en omettant toute stochasticité. En d'autres termes, tous les paramètres, hormis v_p et v_s , sont fixés. Cela se réalise en les paramétrisant tous avec un écart-type égal à 0. À titre d'illustration, le graphique de la figure 43 nous montre le profil de longueur racinaire pour différents scénarios (9 au total) de paramètres v_p (axe horizontal) et v_s (axe vertical).

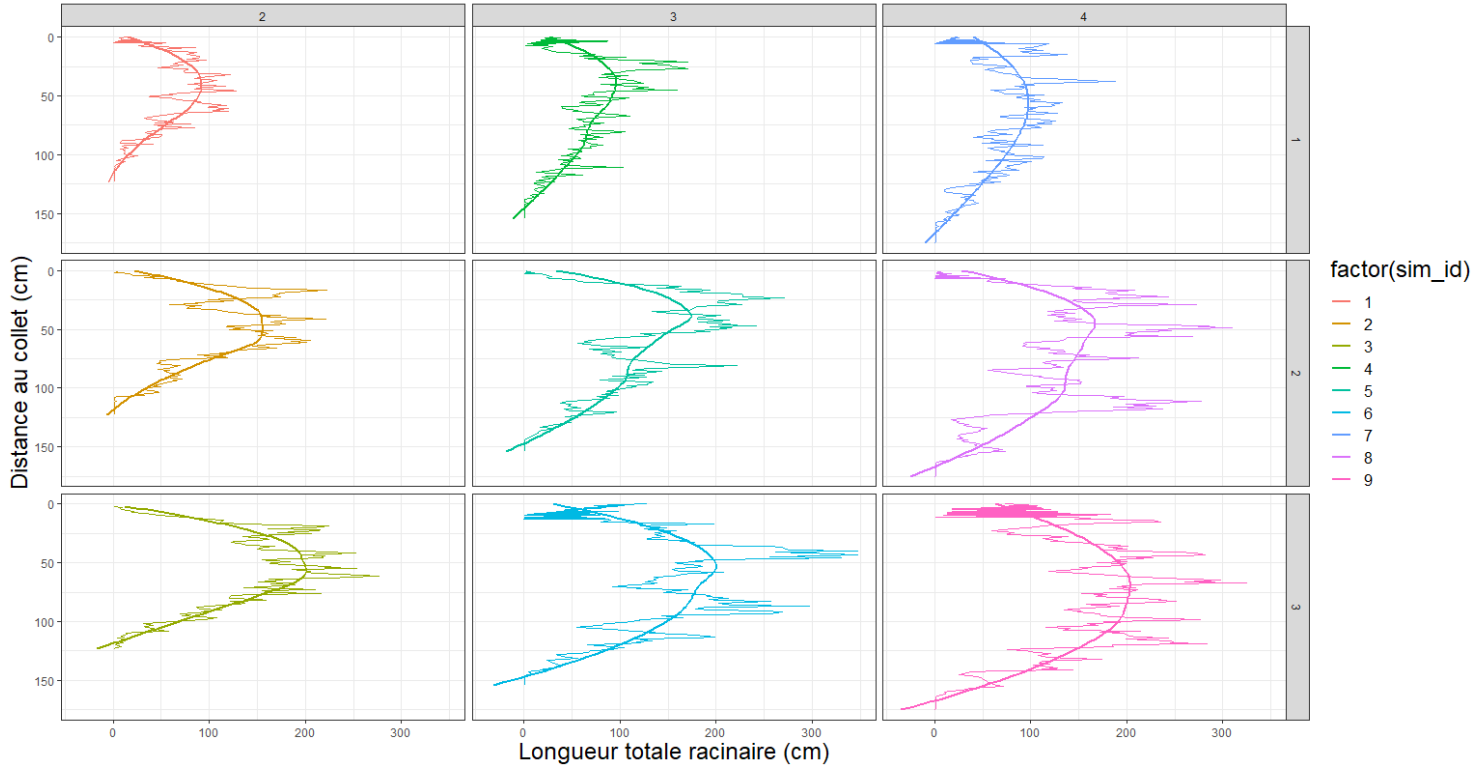


Figure 43: Profil de longueur totale racinaire en fonction des paramètres v_p (selon l'axe horizontal) et v_s (selon l'axe vertical). Modèle : CRooTBox. Avec v_p et v_s , respectivement, la vitesse de croissance de la racine principale et la vitesse de croissance des racines secondaires.

On observe que les profils de longueur totale racinaire (équivalent au profil de densité racinaire) sont relativement faibles dans la zone proximale, puis ont tendance à augmenter avec la profondeur pour atteindre une valeur maximum à mi-distance par rapport au collet avant de diminuer jusqu'au tip racinaire et atteindre une valeur minimale.

En effectuant la même opération sur 10 valeurs différentes pour chaque paramètre v_p et v_s (100 simulations au total), on obtient les résultats présentés en annexe I. En faisant tourner l'algorithme d'optimisation sur un nombre encore plus important de valeurs pour les paramètres v_p et v_s (400 simulations au total), on obtient la fonction objective tel que présenté à la figure 44. Avec FO définie telle que :

$$FO = RMSE = \left(L_{tot,sim}^2 - L_{tot,obs}^2 \right)^{\frac{1}{2}}$$

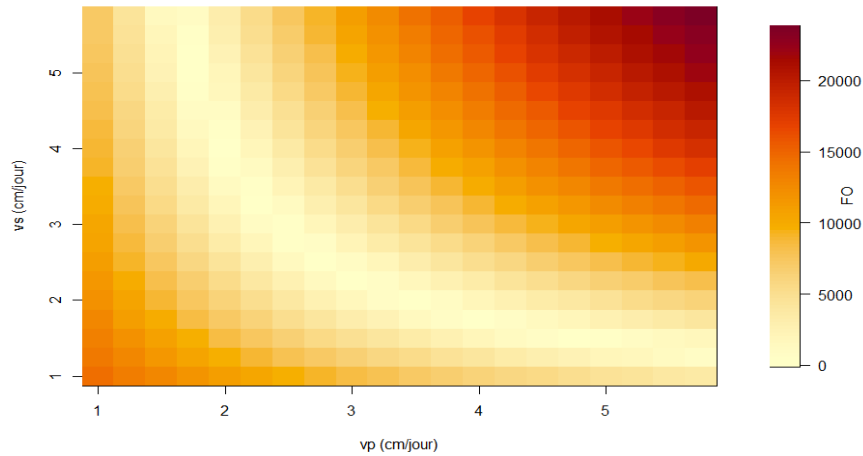


Figure 44: Valeur de la FO en fonction des paramètres v_p et v_s (400 simulations au total). Modèle : CRootBox.

Cette fonction présente plusieurs minimums et semble ne pas converger. Une courbe de pente négative lie l'ensemble des minimums de la FO. Les résultats de cet exercice d'optimisation montrent que les paramètres v_p et v_s sont liés de manière inversement proportionnelle (ou corrélés négativement).

En utilisant les données de longueur racinaire de l'expérience en colonne, et en considérant les 90 jours de maturation nécessaires au système racinaire pour atteindre sa profondeur moyenne maximale ($185 \text{ cm} \pm 12$), on trouve une valeur de vitesse de croissance pour la racine principale de $\pm 2 \text{ cm/jour}$. En fixant cette valeur sur le graphique de la figure 44, on obtient la valeur de v_s qui minimise la FO (voir figure 45).

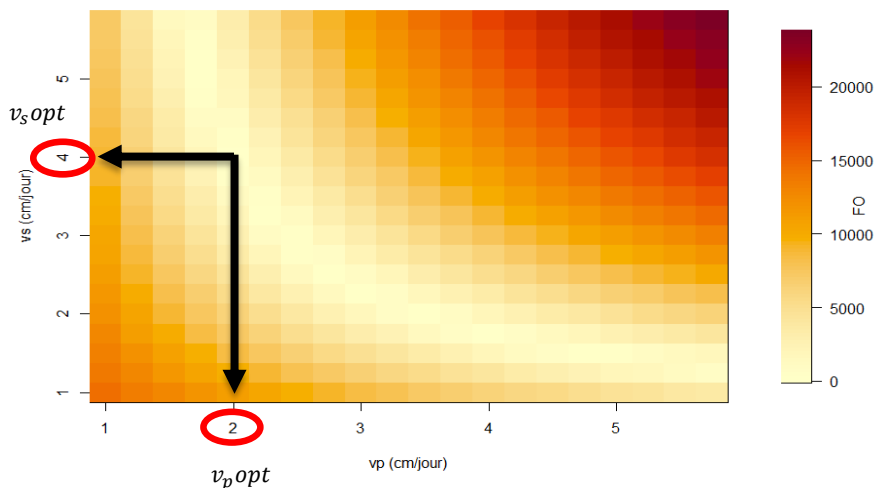


Figure 45: Valeur de la FO en fonction des paramètres v_p et v_s (400 simulations au total). v_s^{opt} et v_p^{opt} sont les valeurs des paramètres qui seront retenues dans la paramétrisation finale.

Les valeurs des paramètres de vitesse de croissance qui seront retenues pour notre paramétrisation finale sont notées v_s^{opt} , v_p^{opt} et correspondent aux suivantes: $v_p = 2 \text{ cm/s}$ et $v_s = 4 \text{ cm/s}$.

Le tableau 7 présenté ci-dessous reprend l'ensemble des valeurs des paramètres CRootBox après optimisation.

Tableau 7 : Valeurs des paramètres CRootBox pour le colza (après optimisation). Avec l_b la longueur de la zone basale (cm), l_a la longueur de la zone apicale (cm), l_n la distance inter-latérales (cm), l_{max} la longueur maximale (cm), a le rayon racinaire (cm), v la vitesse de croissance (cm/jour), θ l'angle d'insertion ($^\circ$), σ le paramètre de tropisme 1 ($^\circ/\text{cm}$), N le paramètre de tropisme 2 (adim.) et « type » le type de tropisme.

Ordre	l_b	l_a	l_n	l_{max}	a	v^*	θ	σ	N	type
0	$3 \pm 0,25$	12 ± 3	$6,5 \pm 3,4$	185 ± 12	$0.05 \pm 0,01$	2	—	18	5	1
1	$3 \pm 0,3$	$1 \pm 0,1$	$5 \pm 0,2$	$160,7 \pm 18,1$	0.03 ± 0.01	4	80 ± 4	12	2	1
2	$0,4 \pm 0,04$	$0,4 \pm 0,04$	$4 \pm 3,6$	$10 \pm 2,6$	$0,02 \pm 0,007$	4	68 ± 15	60	2	1
3	$0,4 \pm 0,04$	$0,4 \pm 0,04$	$4 \pm 3,6$	$10 \pm 2,6$	$0,02 \pm 0,007$	4	68 ± 15	60	2	1

*Paramètre modifié après optimisation.

Après optimisation, la valeur de v_p est pratiquement 2 fois plus faible que la valeur initialement établie, tandis que la valeur de v_s est deux fois plus élevées (voir tableau 7). Une hypothèse qui explique cette diminution de v_p et cette augmentation de v_s pourrait être liée à la configuration de l'expérience. De fait, la géométrie en colonnes limite l'expansion verticale de la racine principale et favorise la croissance des racines secondaires pour explorer ce milieu restreint de fond en comble.

Rappelons ici que d'autres paramètres (considérés comme fixes dans notre exercice d'optimisation) peuvent jouer un rôle important sur la longueur racinaire totale (la variable expérimentale à « fitter »). De fait, des paramètres tels que la distance inter-latérales (l_n) et la longueur racinaire maximale (l_{max}) influencent grandement la valeur de la longueur totale racinaire simulée. Il s'agit donc de prendre ces résultats d'optimisation avec précaution en gardant en tête que de nombreuses variables, autres que les vitesses de croissances, sont à considérer dans une telle simulation. Finalement, cet exercice de modélisation inverse souligne l'importance du « problème » d'équifinalité entre paramètres pour des modèles multiparamétrisés tel que CRootBox.

5.1.3 Résultat final de la modélisation

La figure 46 montre les résultats des simulations CRootBox obtenus à partir des paramètres du tableau 8. Cette figure représente l'architecture racinaire du colza : à gauche, dans une géométrie du milieu propre à l'expérience en colonnes ; à droite, en croissance libre.

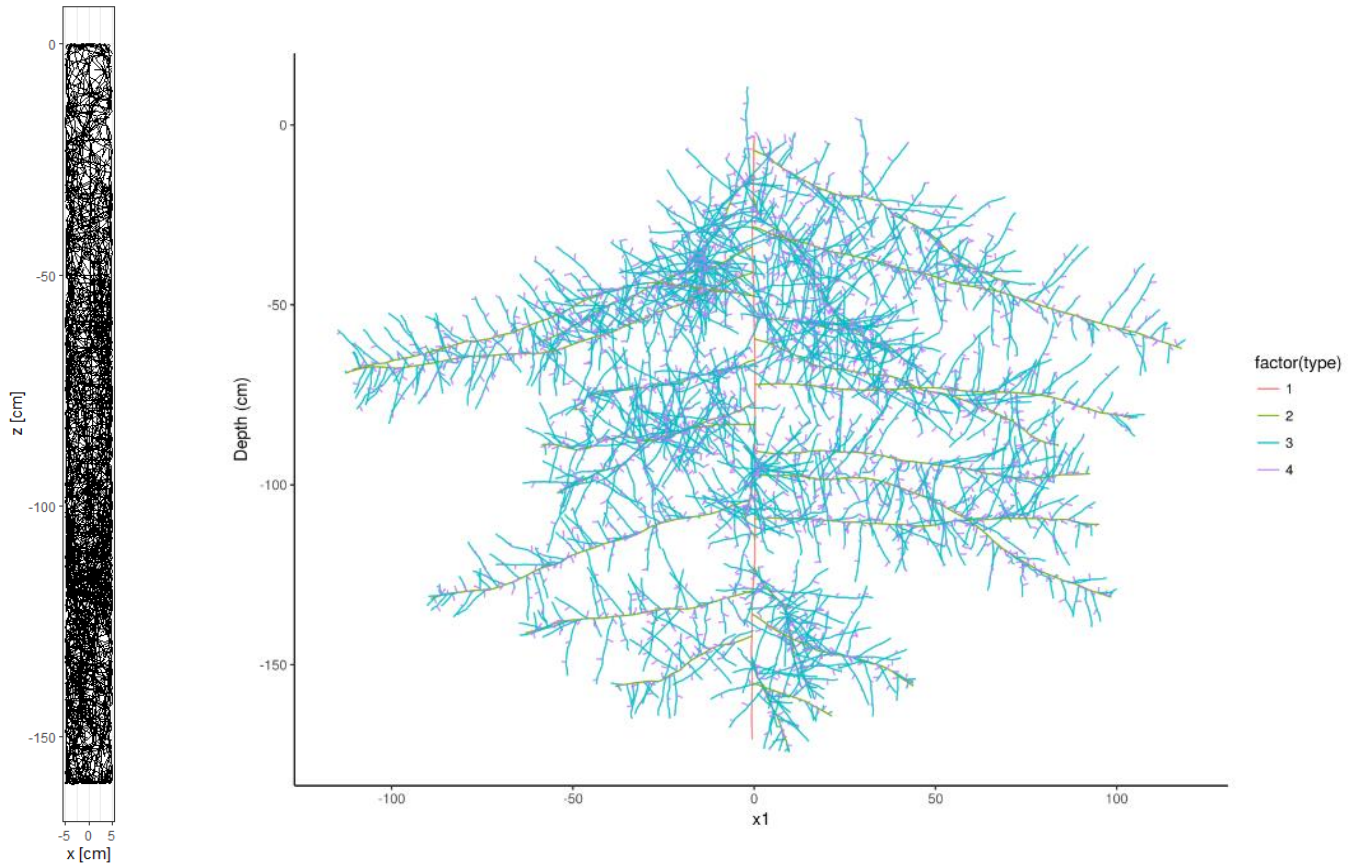


Figure 46: Modélisation de l'architecture racinaire du colza dans CRootBox. À gauche dans une géométrie propre à l'expérience en colonnes, à droite en croissance libre. Les différentes couleurs dans le graphique de droite représentent l'ordre de chaque racine.

5.2 Hydraulique racinaire

5.2.1 Analyse microscopique de sections transversales

Les analyses de sections transversales ont permis la modélisation du flux d'eau au sein des éléments conducteurs du xylème via la loi de Poiseuille. Des illustrations des coupes racinaires obtenues ainsi que les résultats de l'estimation de k_x en fonction de l'âge de la racine sont présentés dans les sections suivantes. Les vitesses de croissance estimées précédemment permettent de lier la distance au tip racinaire avec l'âge de la racine.

5.2.1.1 Propriétés anatomiques en fonction de l'âge de la racine

Une série de photographies de coupes transversales sont présentées pour mettre en évidence l'évolution des propriétés anatomiques de l'endoderme en fonction de l'âge de la racine (*donc* en fonction de la distance par rapport au tip racinaire). Les coupes présentées à la figure 47 ont été réalisées sur une racine principale de colza d'une longueur de 186 cm. Les vitesses de croissance (estimées précédemment) permettent de lier la distance au tip racinaire à l'âge de la racine. Les âges des racines correspondants à chaque image sont les suivants : **A** = 88 jours, **B** = 73 jours, **C** = 58 jours, **D** = 43 jours, **E** = 25 jours, **F** = 13 jours.

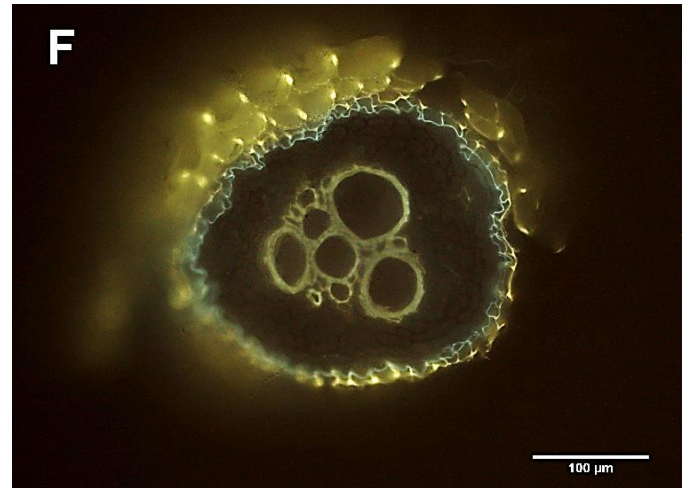
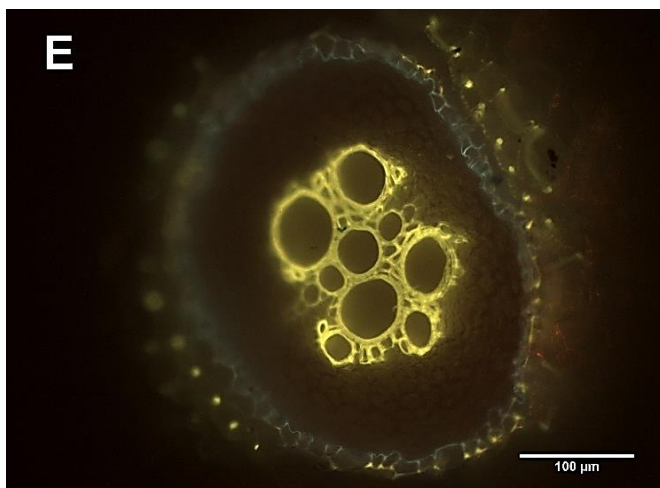
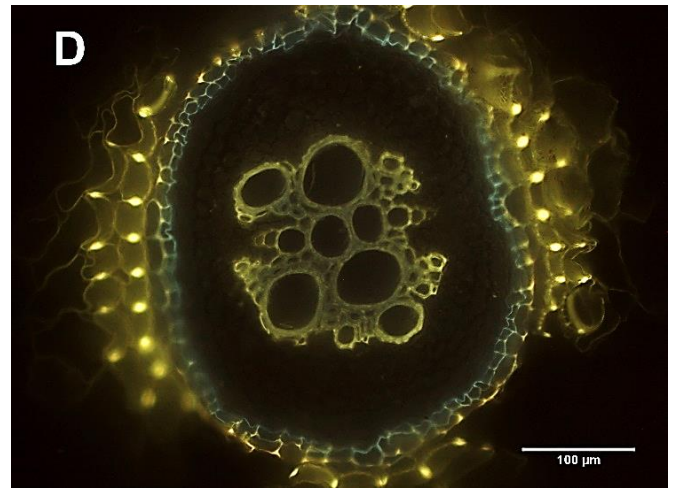
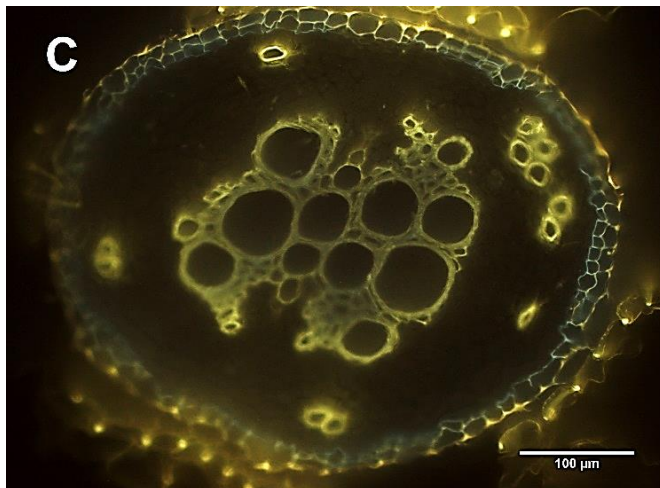
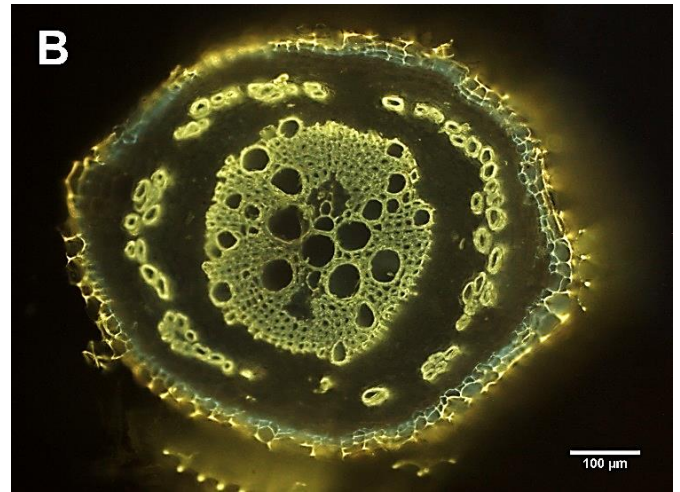


Figure 47: Coupes transversales du colza pour différents âge de la racine principale (expérience en colonnes). A = 88 jours, B = 73 jours, C = 58 jours, D = 43 jours, E = 25 jours, F = 13 jours.

Les coupes réalisées mettent en évidence l'endoderme d'une racine de colza. Les structures lignifiées et/ou subérisées (cadre de Caspary et parois du xylème) sont mises en évidence par la coloration sous l'effet de la fluorescence. L'évolution des propriétés anatomiques avec l'âge de la racine est mise en évidence par l'augmentation du nombre et de la taille des vaisseaux de xylèmes. Comme le montrent les images B et C de la figure 46, la densité des tuyaux de xylèmes est plus importante pour les parties les plus âgées par rapport aux parties les plus jeunes (images E et F).

Au niveau des parties les plus âgées, et plus particulièrement de la moelle, outre les tuyaux de xylèmes, on observe des cellules de parenchyme sclérifié (images B,C et D). Ce type de différenciation provient de la lignification des parois de cellules parenchymateuses et indique un début de croissance secondaire. C'est pourquoi le parenchyme sclérifié est abondant dans les parties âgées et quasiment absent dans les parties les plus jeunes. Sur l'image A, la croissance secondaire a bien eu lieu et on peut observer du xylème primaire au niveau de la moelle et, autour de lui, la formation de xylème secondaire et de fibres.

La structure particulière qui apparaît entre l'endoderme et le réseau de xylème au niveau des parties les plus âgées (voir images A, B et C) fait penser à un anneau discontinu de fibres. Puisqu'il n'y a en général pas de fibres dans une racine en croissance primaire, son apparition pourrait être liée à un début de croissance secondaire marqué par une différenciation du cambium en fibres avant de former du bois « classique ». Ceci est une hypothèse et une analyse plus complète de la coupe histologique semble être nécessaire pour pouvoir être validée.

5.2.1.2 Estimations du k_x via Poiseuille

Le graphique de la figure 48 présente l'évolution de la conductivité hydraulique k_x ($L^4 P^{-1} T^{-1}$) estimée par Poiseuille en fonction de la distance au collet (L). Les estimations ont été effectuées à partir de l'analyse des coupes transversales de la racine principale de colza pour 3 colonnes différentes ($n = 3$). L'axe des ordonnées de gauche présente les résultats en $cm^4 MPa^{-1} s^{-1}$ et l'axe de droite en $m^4 MPa^{-1} s^{-1}$.

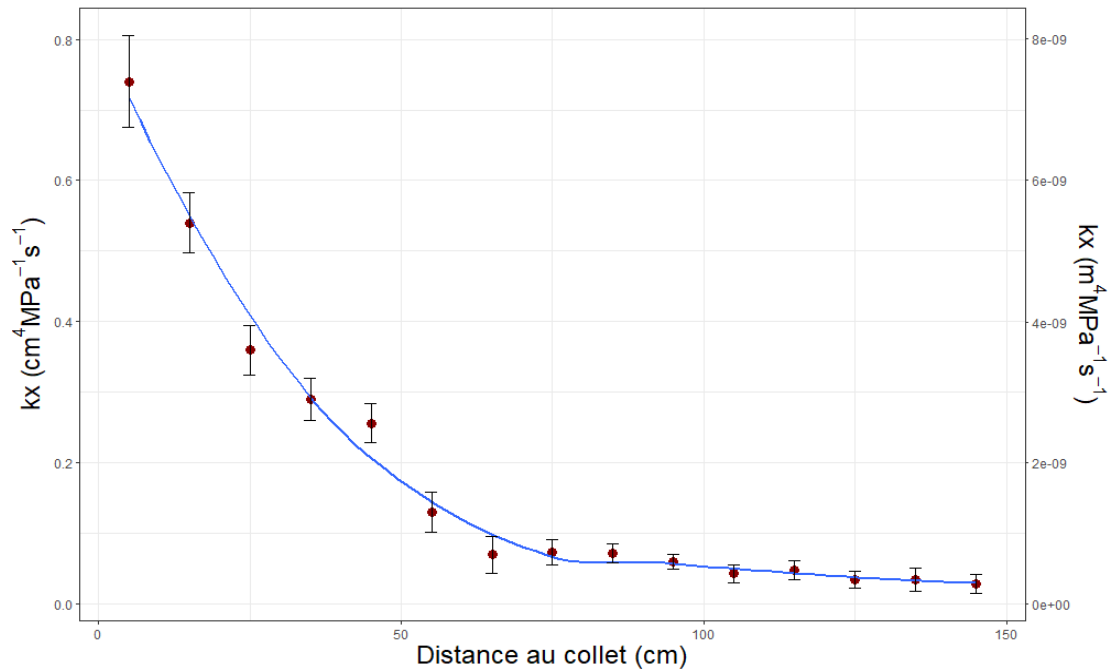


Figure 48: Estimation du k_x (cm⁴ MPa⁻¹ s⁻¹) via la loi de Poiseuille en fonction de la distance au collet (cm). Les mesures sont effectuées sur la racine principale du colza et le nombre de réplicas est de 3.

Le graphique de la figure 48, montre que le k_x diminue avec la profondeur le long de la racine principale du colza. Dans la partie proximale (avant les 50 premiers centimètres), la diminution du k_x avec la profondeur est plus importante que pour les 100 derniers centimètres. La figure 49 présente un « zoom » sur le comportement du k_x pour les profondeurs entre 50 et 150 cm.

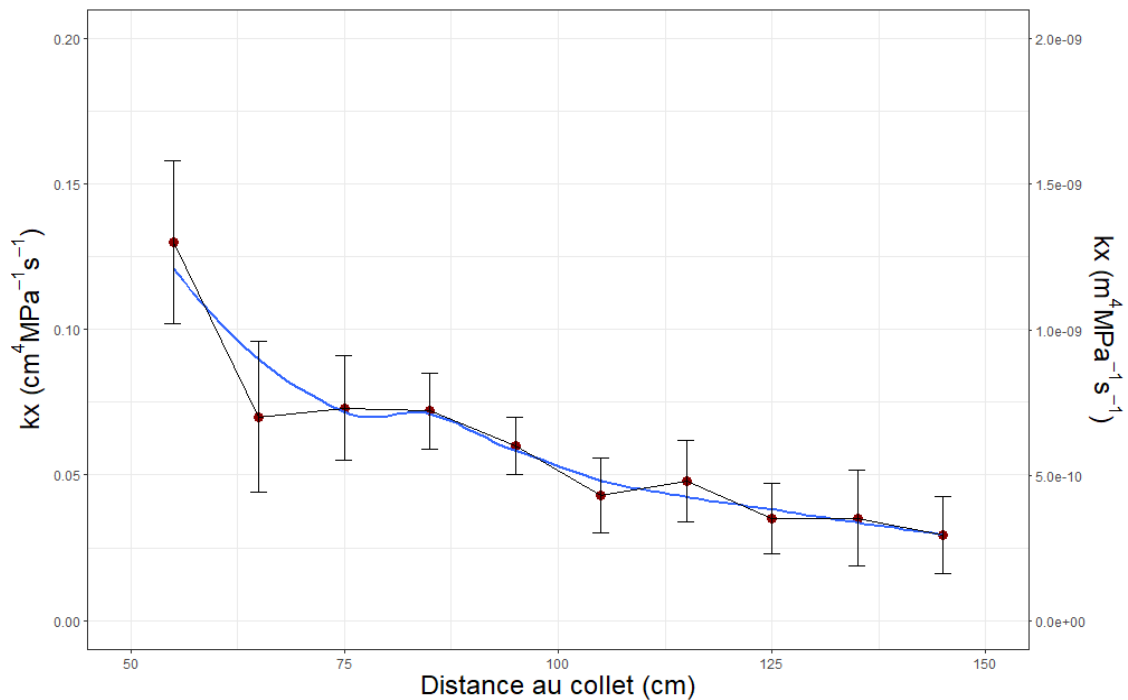


Figure 49: Évolution du k_x estimé via Poiseuille en fonction de la distance au collet (cm). Les données sont présentées pour les profondeurs entre 50 et 150 cm le long de la racine principale du colza. Le nombre de réplicas est de 3.

Le graphique de la figure 50 met en évidence le lien entre les estimations du k_x ($L^4 P^{-1} T^{-1}$) via Poiseuille et le diamètre de la stèle (L) mesuré à différentes profondeurs le long de la racine principale du colza.

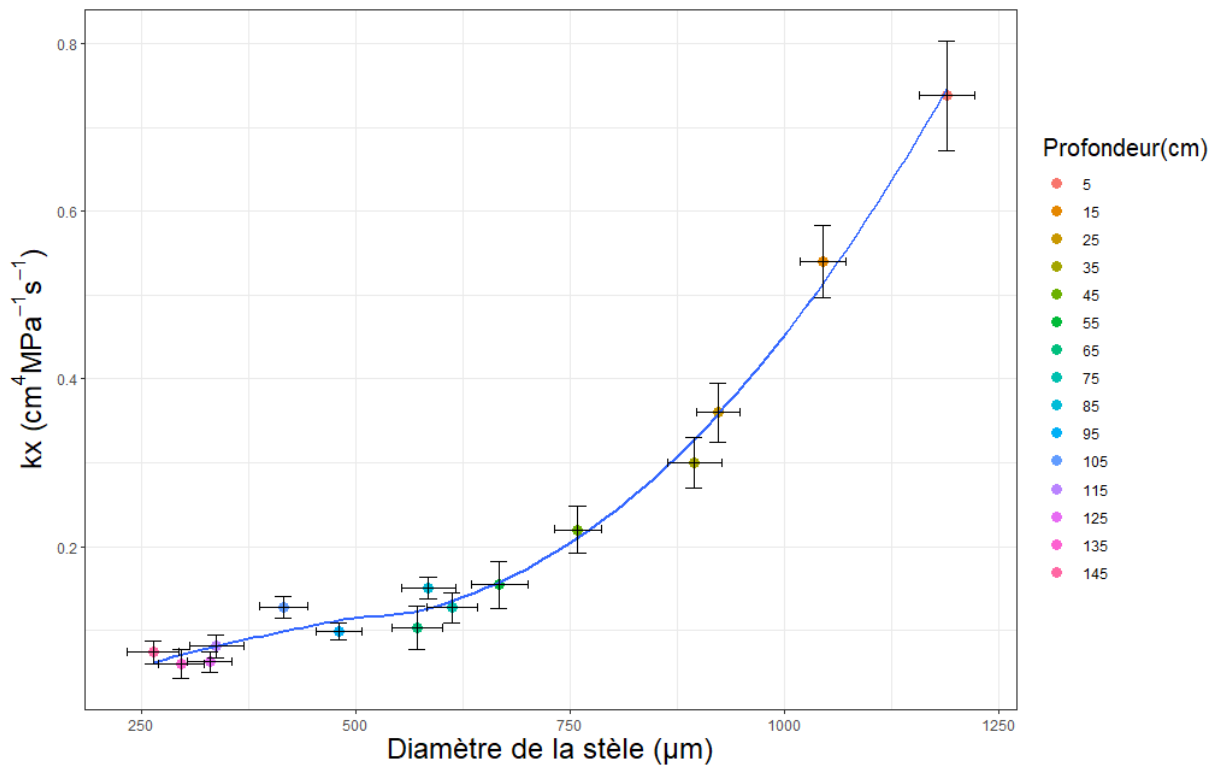


Figure 50: Établissement du lien entre le k_x ($L^4 P^{-1} T^{-1}$) estimé via Poiseuille et le diamètre de la stèle (L). Les mesures sont effectuées à différentes profondeurs le long de la racine principale du colza. Le nombre de réplicas est de 3.

On observe que le k_x augmente de façon exponentielle avec le diamètre de la stèle qui, lui-même, diminue avec la profondeur. La nature du lien exponentielle entre le k_x et le diamètre de la stèle n'est pas surprenante puisque, dans l'équation de Poiseuille, le diamètre des tuyaux du xylème est élevé à la puissance 4. Ce sont donc les vaisseaux de grande taille, pourtant minoritaires au sein de la stèle, qui participent le plus au flux dans la plante. Dès lors, l'allure du graphe semble expliquer un lien entre le diamètre de la stèle et le diamètre des plus grands tuyaux de xylème. L'épaisseur de la stèle peut dès lors être un indicateur du degré de différenciation du réseau vasculaire : ce dernier voit en effet le nombre et la taille de ses vaisseaux augmenter avec l'âge de la racine.

Notons néanmoins que l'estimation via Poiseuille a tendance à surestimer la valeur de k_x . En outre, la méthode par analyse d'images sur laquelle elle repose ne permet pas de prendre en compte l'exclusion des tuyaux de xylème qui, bien que déjà formés, ne sont pas fonctionnels pour le transport de l'eau dans la plante. Les limites de l'équation de Poiseuille seront discutées plus en détail à la fin de ce travail.

5.2.2 Mesures HPFM

Les mesures de conductance hydraulique totale racinaire ont été effectuées le long de la racine principale de colza sur plusieurs profondeurs (1) à l'échelle du système racinaire « intact » ($K_{rs,i}$) et (2) à l'échelle du segment ouvert ($K_{segment,i}$). Avec i qui indique la profondeur dans le système racinaire le long de la racine principale. Les mesures HPFM ont été utilisées en modélisation inverse pour estimer les paramètres hydrauliques apparents $\langle k_r \rangle$ et $\langle k_x \rangle$ dans l'objectif de connaître l'architecture hydraulique de la racine.

5.2.2.1 Profil de conductance hydraulique totale à l'échelle du système racinaire « intact »

Le graphique ci-dessous présente l'évolution de la conductance hydraulique totale avec la profondeur (K_{rs} ($L^3T^{-1}P^{-1}$)) pour 5 colonnes différentes ($n=5$). Pour les mêmes données, le graphique de la figure 52 reprend les valeurs moyennes et leur dispersion (écart-type). Les deux axes en ordonnées (à gauche et à droite) permettent d'afficher les résultats dans deux types d'unités différentes. Ceci, dans le but de faciliter la discussion des résultats avec d'autres études (voir section 5.3).

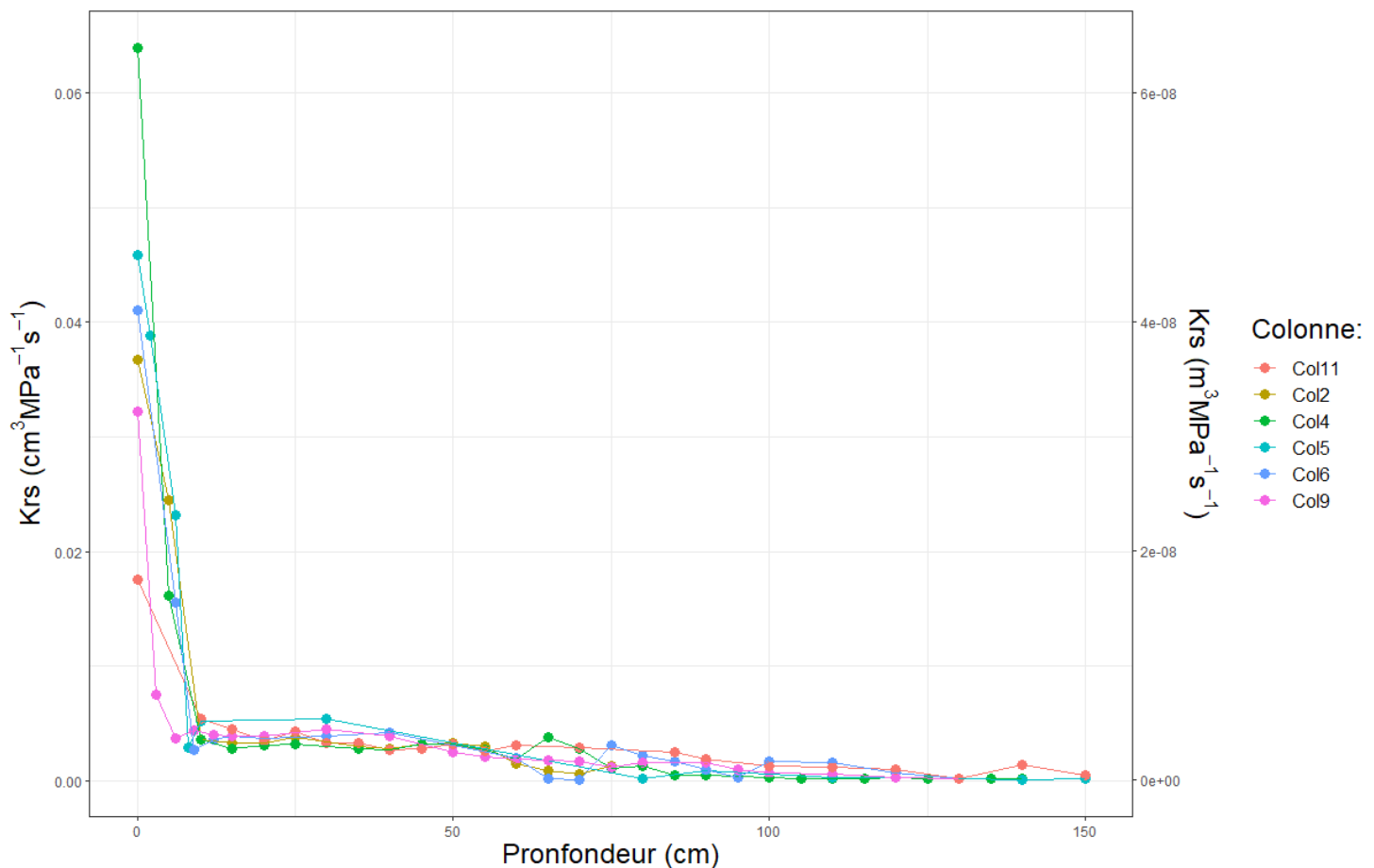


Figure 51: Évolution de la conductance hydraulique totale K_{rs} ($L^3T^{-1}P^{-1}$) avec la profondeur. La valeur de K_{rs} correspond à la mesure effectuée sur le système racinaire « intact » coupé à différentes profondeurs le long de la racine principale. Le nombre de colonnes observées est de 6.

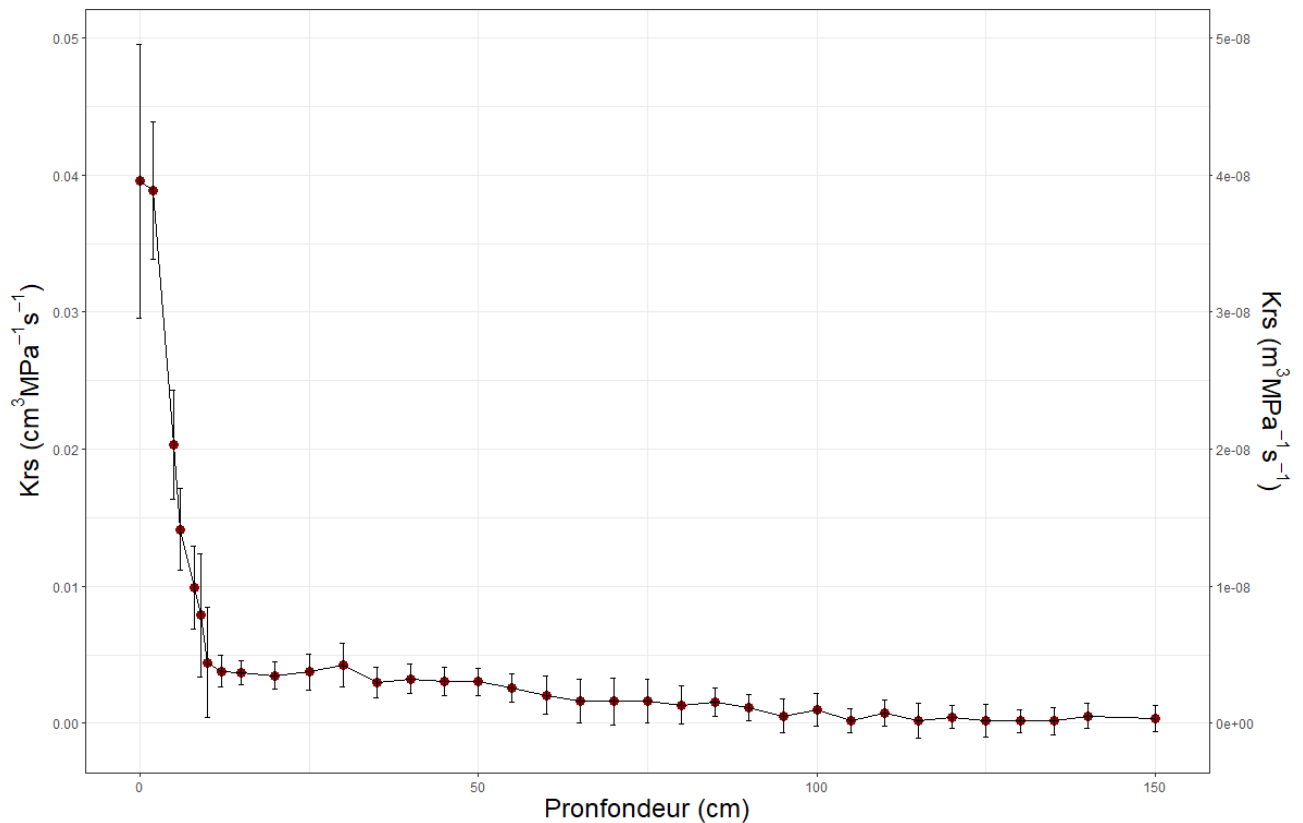


Figure 52: Évolution de la conductance hydraulique totale K_{rs} ($\text{L}^3\text{T}^{-1}\text{P}^{-1}$) avec la profondeur. La valeur de K_{rs} correspond à la mesure effectuée sur le système racinaire « intact » coupé à différentes profondeurs le long de la racine principale. Le nombre de répliques est de 6 et la mesure de dispersion utilisée est l'écart-type.

L'allure du graphique 52 montre une décroissance de la conductance hydraulique totale avec la profondeur. Les valeurs de K_{rs} sont nettement supérieures (jusqu'à 2 ordres de grandeur) à proximité du collet par rapport à la zone racinaire la plus distale. Le profil d'évolution montre une rapide décroissance du K_{rs} dans les premiers centimètres, qui s'atténue après les 10 premiers centimètres de profondeur. Le graphique de la figure 53 propose un « zoom » en deçà des 10 premiers centimètres de profondeur pour une visualisation plus détaillée de l'évolution du K_{rs} dans la partie distale.

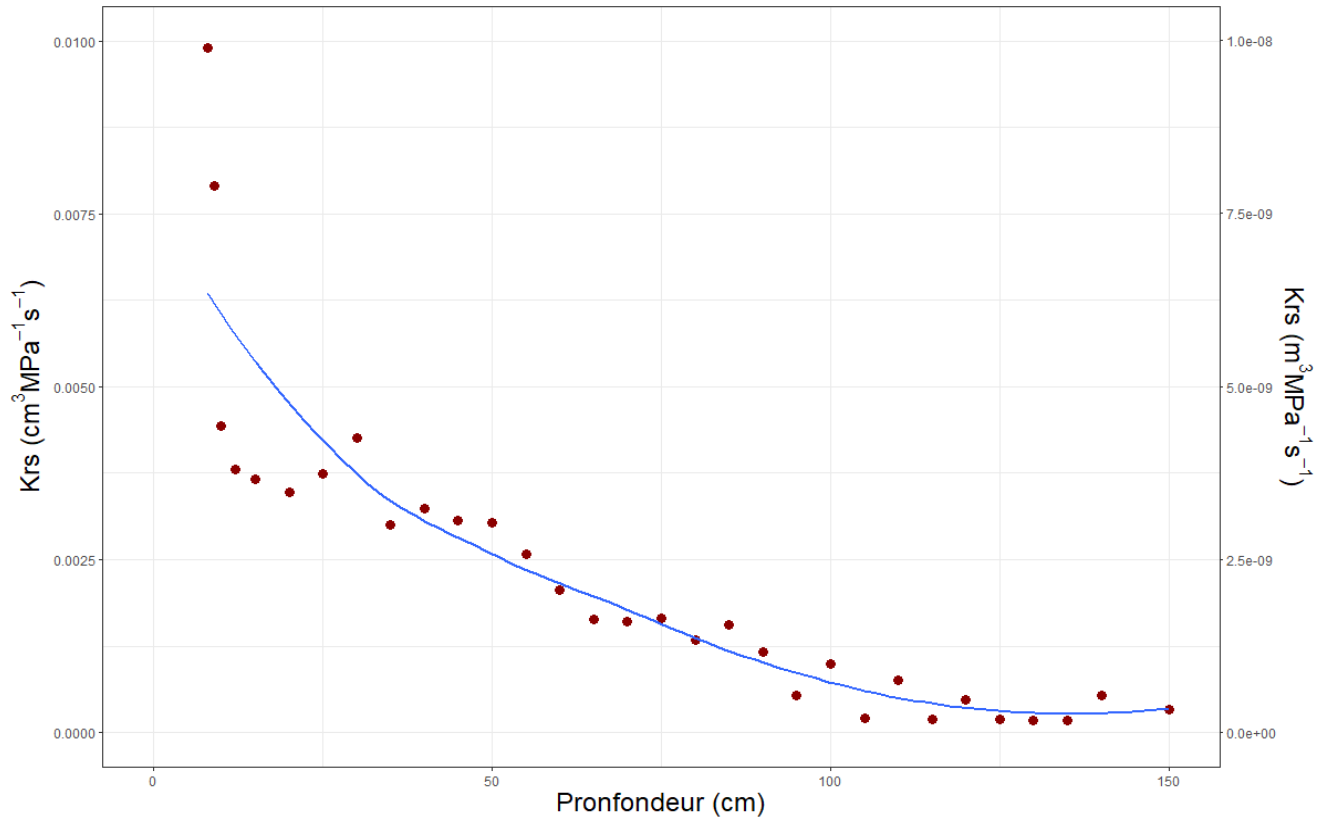


Figure 53: Évolution de la conductance hydraulique totale K_{rs} ($L^3T^{-1}P^{-1}$) avec la profondeur. Les données sont présentées pour les profondeurs entre 10 et 150 cm le long de la racine principale du colza. Le nombre de réplicas est de 6.

5.2.2.2 Profil de conductance hydraulique totale sur segments ouverts

Les mesures de conductance hydraulique totale à l'échelle du segment racinaire ($K_{segment}$ ($L^3T^{-1}P^{-1}$)) le long de la racine principale de colza sont présentées aux figures 54 et 55. La longueur des segments racinaires ($l_{root,i}$) est de 5 cm. Les mesures sur segments ont été effectuées sur 3 colonnes différentes ($n=3$). La figure 54 présente les mesures obtenues sur chaque colonne et la figure 55 les moyennes des valeurs avec leur dispersion (écart-type).

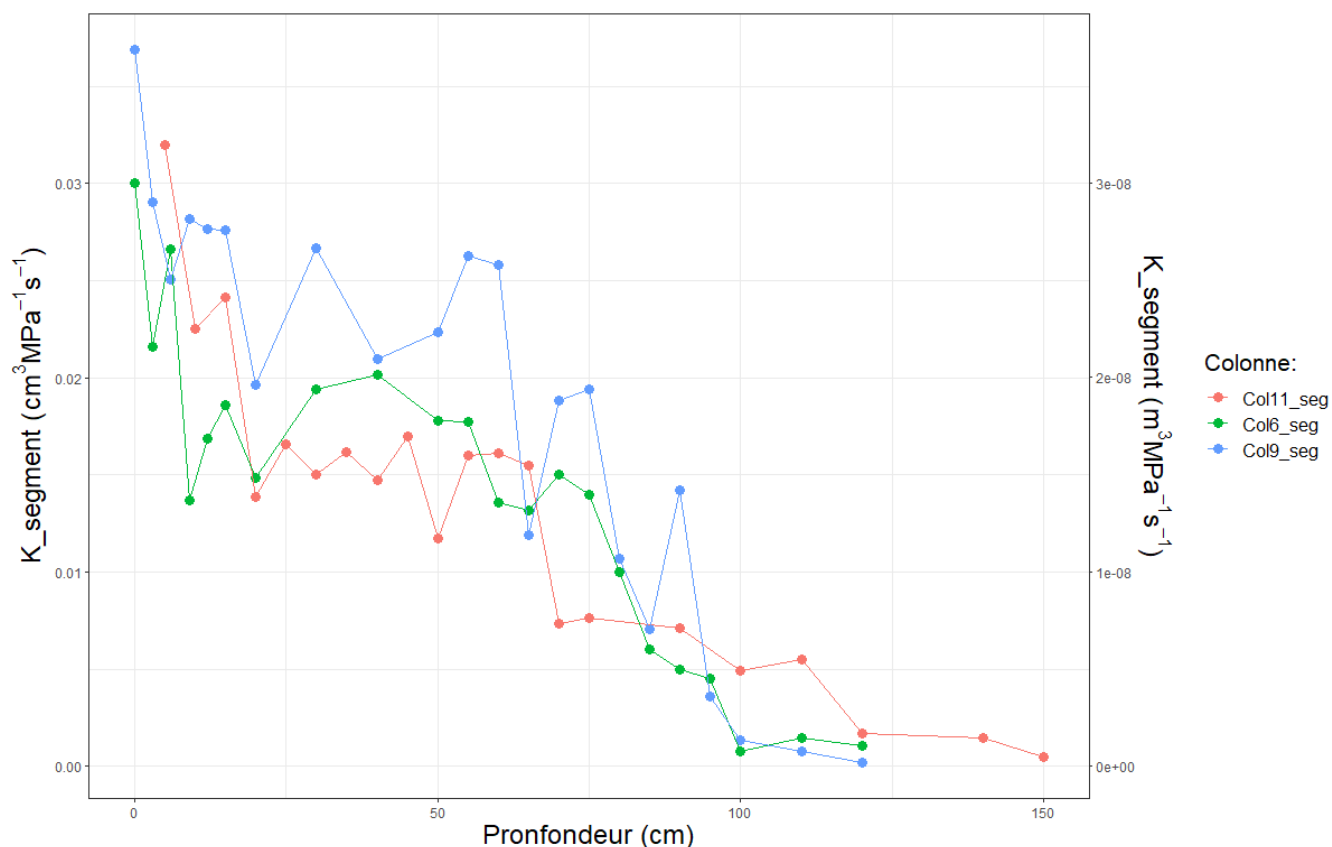


Figure 54: Évolution de la conductance hydraulique totale sur segment $K_{segment}$ ($\text{L}^3\text{T}^{-1}\text{P}^{-1}$) avec la profondeur. Les mesures sont effectuées le long de la racine principale de colza pour 3 colonnes différentes.

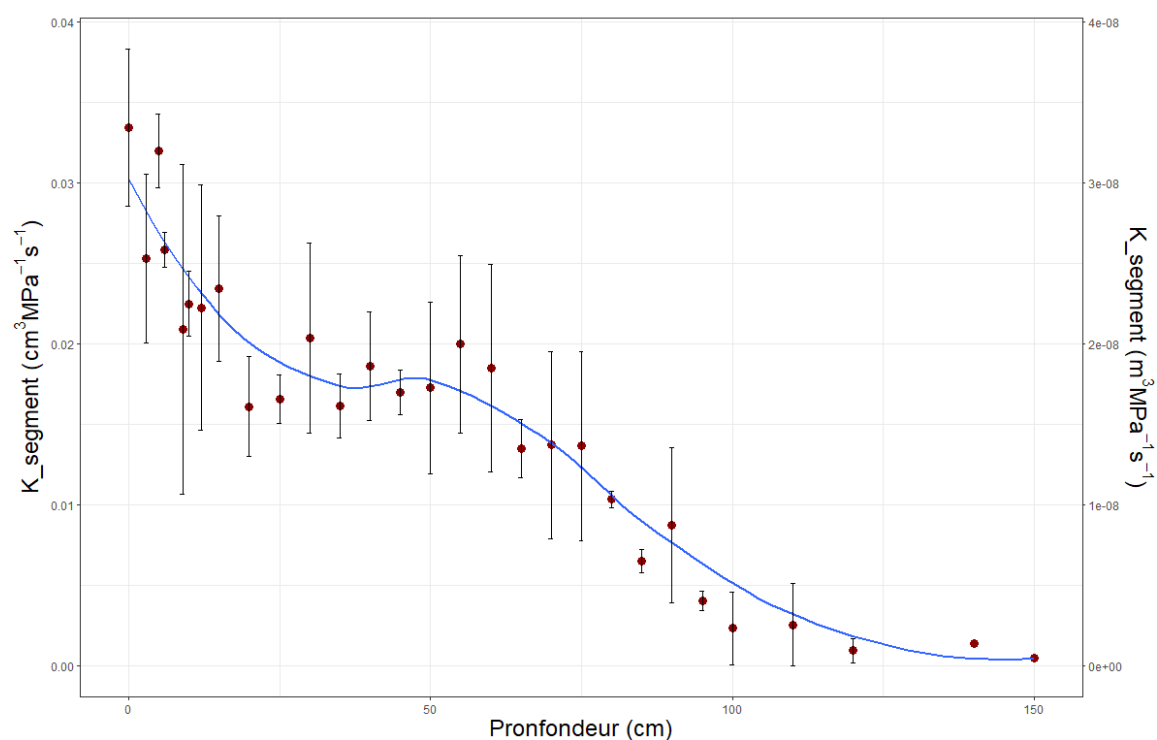


Figure 55: Évolution de la conductance hydraulique totale sur segment $K_{segment}$ ($\text{L}^3\text{T}^{-1}\text{P}^{-1}$) avec la profondeur. Les mesures sont effectuées le long de la racine principale de colza. Le nombre de répliques est de 3 et la mesure de dispersion utilisée est l'écart-type.

La figure 56 compare les profils d'évolution de la conductance hydraulique totale à l'échelle du système racinaire « intact », à gauche, et sur segment racinaire, à droite.

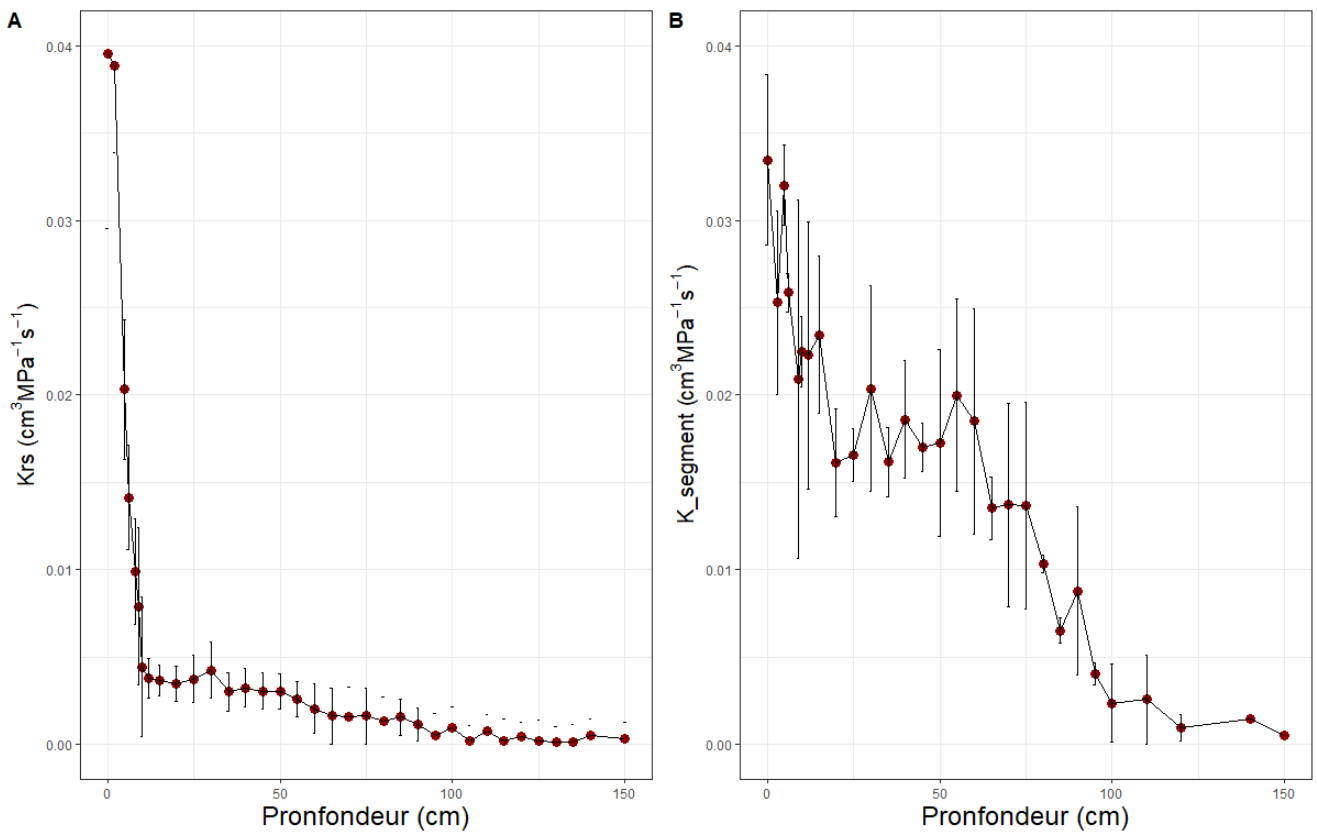


Figure 56: Évolution des profils de conductance hydraulique totale, à gauche sur système racinaire « intact » (K_{rs} ($L^3T^{-1}P^{-1}$)), à droite sur segments ouverts ($K_{segment}$ ($L^3T^{-1}P^{-1}$)). Les mesures sont effectuées le long de la racine principale du colza. Le nombre de réplicas est de 6 et 3, respectivement pour le graphe de gauche et de droite. La mesure de dispersion utilisée est l'écart-type.

La comparaison des 2 graphes nous montre que les mesures de conductance sur segments sont supérieures aux mesures de conductance sur système racinaire « intact » (1 à 2 ordres de grandeur) pour la quasi-totalité des profondeurs caractérisées (sauf pour les mesures effectuées à proximité immédiate du collet). Bien qu'une tendance générale à la diminution de la conductivité hydraulique totale avec la profondeur est observée, cette diminution est moins régulière et moins rapide que pour le graphe A. De plus, les mesures de $K_{segment}$ présentent une disparité bien plus importante entre les différentes colonnes (graphique B, figure 56) que pour les mesures effectuées sur système racinaire « intact ».

5.2.3 Architecture hydraulique

Dans cette section, les données HPFM présentées précédemment sont utilisées pour déterminer les paramètres hydrauliques k_r ($L T^{-1}P^{-1}$) et k_x ($L^4 T^{-1}P^{-1}$). Les paramètres sont déterminés par modélisation inverse à l'échelle du segment racinaire dans le but d'établir le profil de distribution des propriétés hydrauliques d'une racine principale de colza.

5.2.3.1 Optimisation des paramètres hydrauliques k_r et k_x

Les équations du flux en conditions HPFM (voir équations 2.12 et 2.13 section 4.2.7) nous permettent d'optimiser les paramètres k_x et k_r en résolvant ce système de deux équations à deux inconnues. Les paramètres k_x et k_r (intégrés dans les variables κ et τ) étant les deux inconnues du système, toutes les autres variables du système sont connues. Les deux fonctions objectives à minimiser dans cet exercice de modélisation sont définies telles que :

$$FO1 = \sqrt{\sum (K_{\text{segment_sim}} - K_{\text{segment_obs}})^2} \text{ et } FO2 = \sqrt{\sum (K_{\text{rs,i_sim}} - K_{\text{rs,i_obs}})^2}$$

Le graphique de la figure 57 présente la sensibilité des fonctions objectives en relation avec les paramètres k_r et k_x pour un exercice d'optimisation à 30 cm de profondeur le long d'une racine principale de colza.

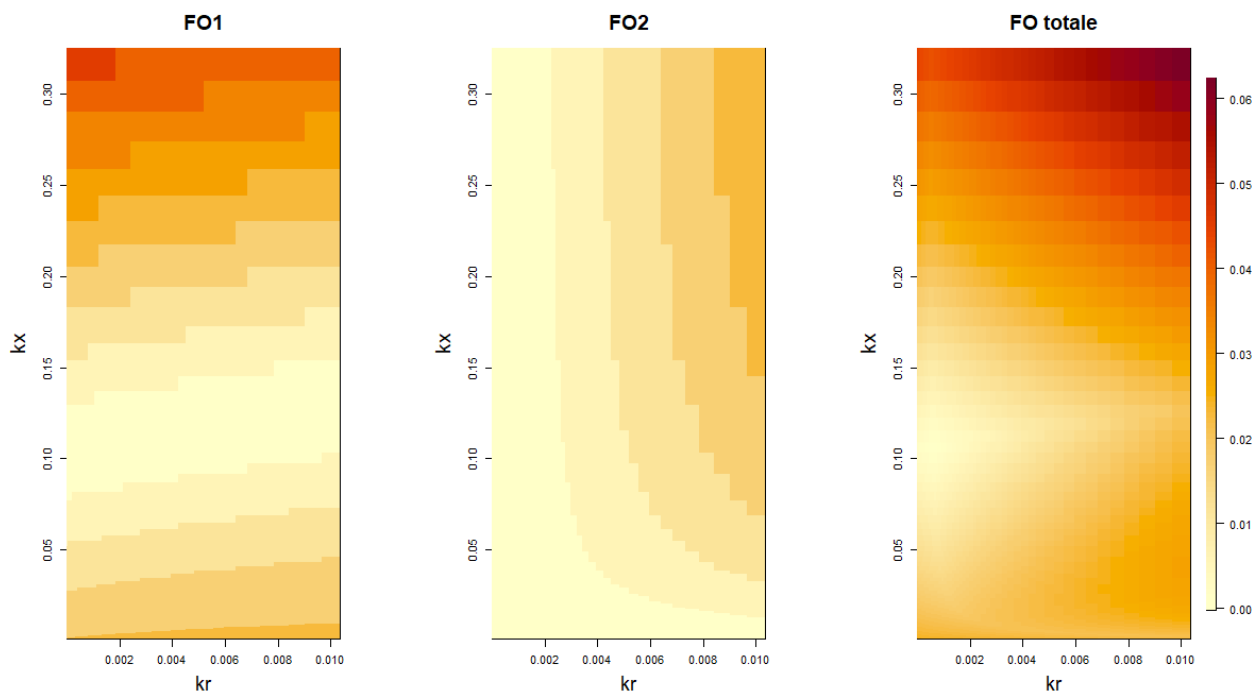


Figure 57: Analyse de sensibilité des fonctions objectives aux paramètres k_r ($L T^{-1} P^{-1}$) et k_x ($L^4 T^{-1} P^{-1}$). Illustration pour un exercice d'optimisation à 30 cm de profondeur le long d'une racine principale de colza. Les fonctions objectives sont de type RMSE.

Le graphique de gauche nous montre que la FO1 est beaucoup moins sensible au k_r qu'au k_x . De fait, derrière la FO1 se cache l'équation du flux d'eau dans une racine ouverte. Or, nous savons que dans une racine ouverte, le xylème est rarement limitant et que la conductance axiale K_x (déterminée par sa valeur intrinsèque k_x), est la composante dominante du flux d'eau dans la racine. Dès lors, la valeur de k_r , la conductivité hydraulique radiale, n'a que peu d'influence sur la conductance totale observée dans une racinaire ouverte.

D'une manière opposée, comme le montre le graphique du centre, la FO2 est, quant à elle, beaucoup plus sensible au k_r qu'au k_x . Cette sensibilité est particulièrement vraie pour des valeurs de k_x supérieures à $0,9 \text{ cm}^3 \text{ MPa}^{-1} \text{ s}^{-1}$. En effet, derrière la FO2 se cache l'équation du

flux d'eau dans une racine intacte. Or dans un tel système, si le xylème n'est pas limitant, la résistance principale au flux d'eau est déterminée principalement par la composante radiale du transport de l'eau. Au vu des équations utilisées, il semble donc cohérent que ce soit le paramètre k_r qui influence le plus la valeur de la FO2 pour des valeurs de k_x non limitantes.

Le graphique de droite montre la valeur de la FO totale qui semble converger vers un minimum global. Ce seront les valeurs de paramètres k_r et k_x associées à ce minimum global qui seront retenues pour cet exercice d'optimisation.

5.2.3.2 Profil de distribution des conductivités apparentes radiales et axiales

Les figures suivantes présentent les profils de distribution des conductivités apparentes axiales $\langle k_x \rangle$ (en bleu) et radiales $\langle k_r \rangle$ (en rouge) obtenus à partir des résultats de l'optimisation sur trois colonnes différentes ($n = 3$). La figure 58 montre les profils de conductivités en fonction de la profondeur (caractérisés jusqu'à 120 cm de profondeur) le long d'une racine principale de colza.

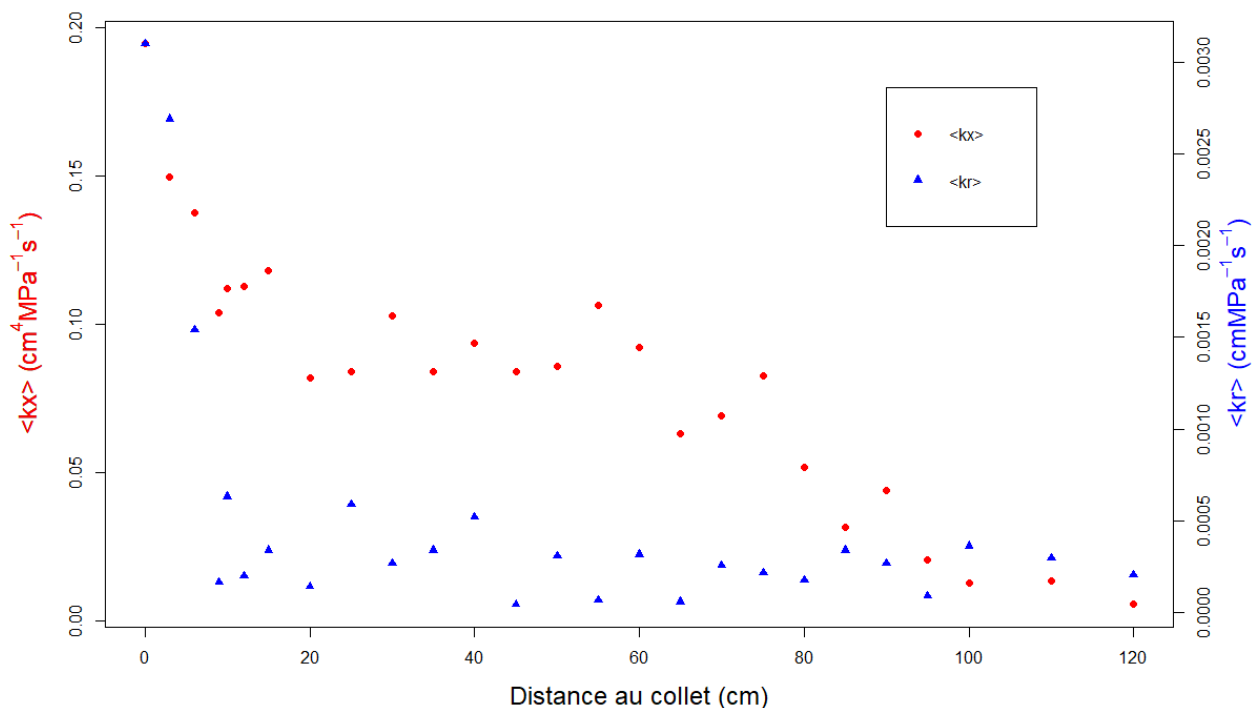


Figure 58: Profils de distributions des conductivités hydrauliques apparentes $\langle k_x \rangle$ ($L^4 T^{-1} P^{-1}$) et $\langle k_r \rangle$ ($L T^{-1} P^{-1}$) en fonction de la distance au collet (L) le long d'une racine principale de colza. Les données affichées correspondent aux valeurs moyennes obtenues par modélisation inverse. Le nombre de réplicas est de 3. Les graphiques qui contiennent les mesures de dispersion propres à chaque estimation sont fournis en annexe J.

Les valeurs estimées de conductivité radiale apparentes $\langle k_r \rangle$ plus élevée dans les premiers 10 cm s'expliquent par la forte densité de racines latérales sur cette partie du profil racinaire. De fait, les mesures HPFM utilisées dans cet exercice de modélisation capturent à travers la mesure de conductance hydraulique totale l'ensemble des racines latérales présentes aux profondeurs caractérisées. C'est pourquoi, les mesures de k_x et de k_r obtenues dans cet exercice de modélisation sont à considérer comme des valeurs de

conductivité hydraulique apparente et non réelle. Puisque la mesure de conductance hydraulique totale sur le système racinaire intact est très sensible au paramètre k_r (voir graphique de sensibilité FO2), il semble cohérent que les valeurs élevées de K_{rs} mesurées à proximité du collet entraînent des valeurs de k_r simulées également plus élevées. D'une autre manière, la sensibilité du paramètre k_x étant principalement liée à la mesure du $K_{segment}$ (voir graphique de sensibilité FO1), l'effet de la présence des racines latérales sur le k_x est moins important.

La figure 59 montre l'évolution des profils des conductivités apparentes le long d'une racine principale de colza en fonction de son âge. La vitesse de croissance considérée est telle qu'elle a été estimée précédemment, soit 2 cm/jour (voir tableau 8).

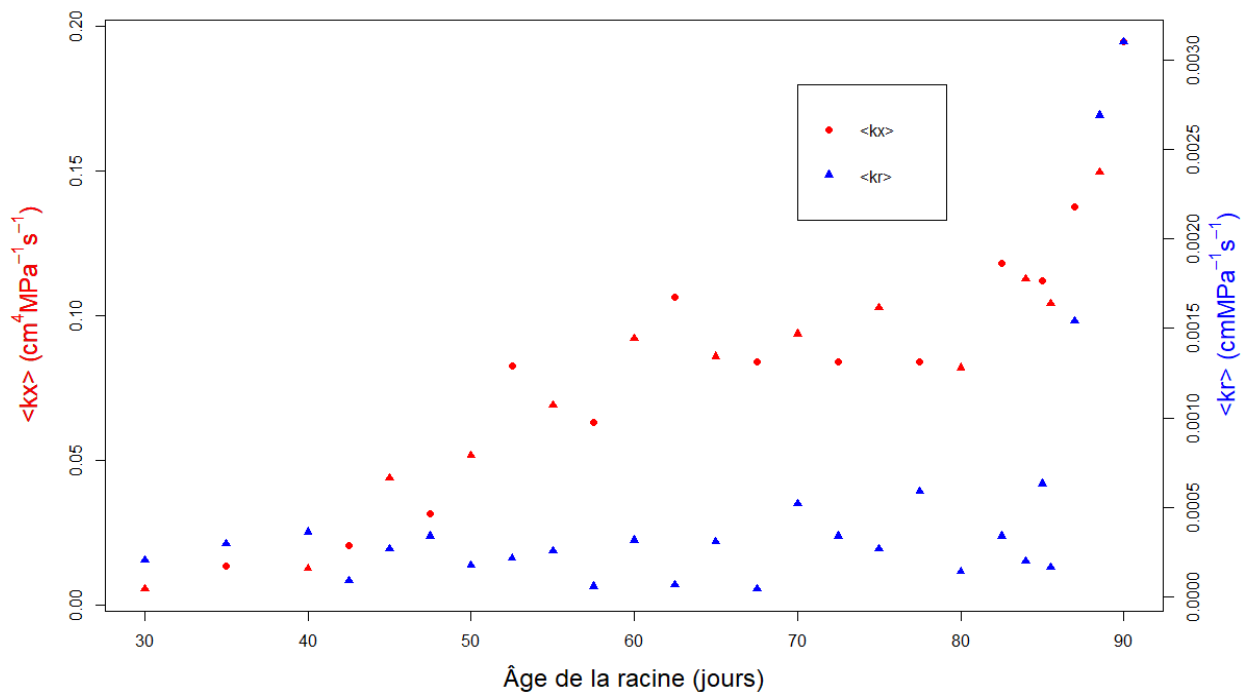


Figure 59: Profil de distribution de la conductivité hydraulique apparente axiale $\langle k_x \rangle$ ($\text{L}^4 \text{T}^{-1} \text{P}^{-1}$) en fonction de l'âge de la profondeur (L) le long d'une racine principale de colza. La vitesse de croissance estimée de la racine est de 2 cm/jour.

On observe une augmentation de la conductivité hydraulique apparente $\langle k_x \rangle$ avec l'âge de la racine. Cette augmentation est plus au moins linéaire entre 30 et 60 jours et atteint un plateau entre 60 et 75 jours pour ensuite réaugmenter dans les zones racinaires les plus âgées. La conductivité hydraulique apparente radiale $\langle k_r \rangle$, quant à elle, est relativement constante à travers tout le profil jusqu'à 85 jours où elle augmente drastiquement jusqu'à 90 jours. Le paramètre $\langle k_r \rangle$ varie de 2 à 3 ordres de grandeur sur le profil tandis que le paramètre $\langle k_x \rangle$ varie au maximum sur 2 ordres de grandeur.

5.3 Discussion générale des résultats

5.3.1 Architecture racinaire

L'utilisation de la RLSD (cm/cm^2), au lieu de la RLD (cm/cm^3), pour estimer le profil de densité racinaire (figure 39) est une hypothèse fortement discutée dans la communauté scientifique. Morandage et al. (2018) ont montré, par modélisation, qu'il n'y a pas de corrélation directe entre ces deux mesures. Selon cette étude, l'approximation de la RLD par la RLSD n'est donc pas valide et dépend fortement de l'orientation des racines au sein du système racinaire, qui peut fortement varier en fonction de la profondeur et de l'espèce observée.

L'analyse des profils de densité racinaire et des classes de diamètres réalisée à partir de l'expérience en colonnes (figure 41) montre que, chez le colza, la majorité de la longueur racinaire totale provient des racines d'ordres les plus élevées (racines les plus fines). La capacité de la plante à faire croître un réseau racinaire dense et profond semble donc être un atout intéressants pour sa survie.

L'exercice de modélisation inverse des paramètres de vitesses de croissance v_p (racine principale) et latérales v_s (racines latérales) souligne l'importance du « problème » d'équifinalité entre paramètres pour des modèles multiparamétrisés tel que CRootBox. De fait, d'autres paramètres (considérés comme fixes dans notre optimisation) peuvent jouer un rôle important sur la variable expérimentale à « fitter » (ici, la longueur racinaire totale). Par exemple, des paramètres tels que la distance inter-latérales (l_n) et la longueur racinaire maximale (l_{max}) influencent grandement la valeur de longueur totale racinaire simulée par le modèle CRootBox. Il s'agit donc de prendre ces résultats d'optimisation avec précaution en gardant à l'esprit que de nombreuses variables, autres que les vitesses de croissance, sont à considérer dans une telle simulation.

La paramétrisation du modèle CRootBox qui a été établie détermine l'architecture d'une racine virtuelle de colza que l'on peut comparer à d'autres représentations issues de la littérature. Les figures 60 illustrent ces différentes représentations pour un système racinaire d'une profondeur de système de 160 cm.

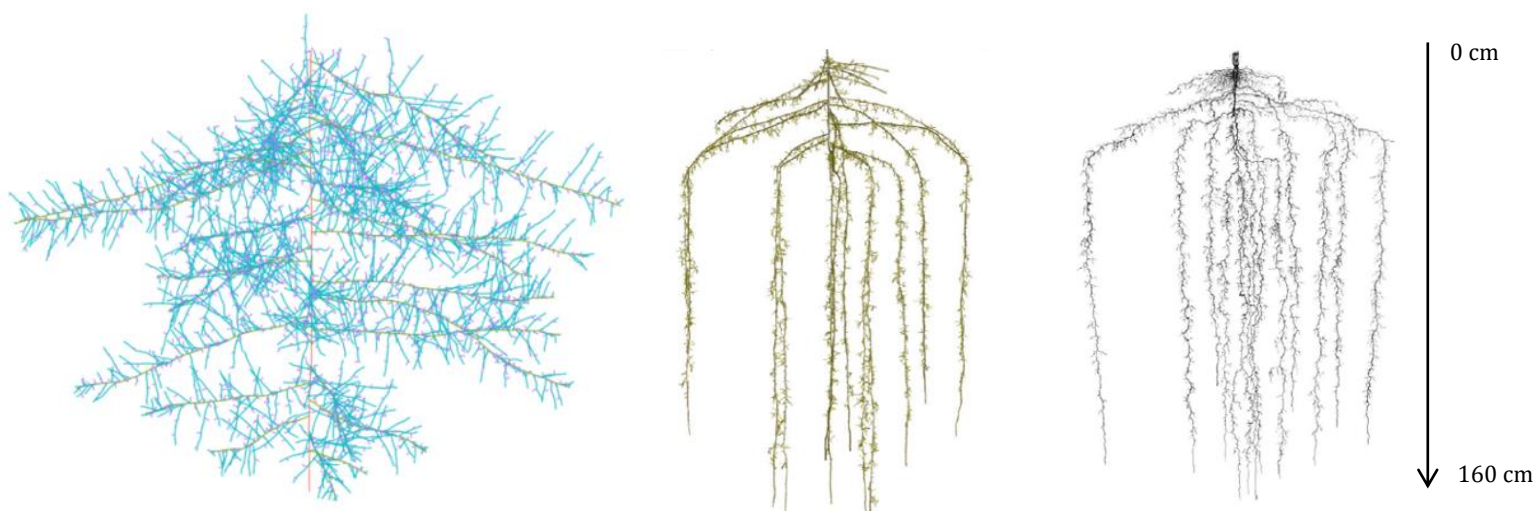


Figure 60: Représentation du système racinaire du colza ; à gauche, via le modèle architecturale CRootBox, au milieu, selon le modèle paramétrique de Leitner et al. 2010, à droite, dessiné à la main par Kutschera (1960).

Les trois systèmes racinaires représentés ci-dessus mettent en évidence la présence de longues latérales qui apparaissent proches du collet pour atteindre une longueur quasi équivalente à la profondeur racinaire maximale atteinte par le colza. Les représentations du milieu (Leitner et al. 2010) et de droite (Kutschera 1960) mettent en évidence deux types de racines latérales. Proches du collet, les racines latérales sont très denses et assez courtes avec un fort plagiotropisme. A l'inverse, les racines latérales dans la partie inférieure sont plus longues et montrent un fort gravitropisme.

5.3.2 Hydraulique racinaire

Les analyses anatomiques de sections transversales réalisées sur une racine principale de colza (figure 46) permettent d'estimer l'apparition de la croissance secondaire en fonction de l'âge de la racine. En prenant comme indicateurs l'apparition des fibres et de parenchyme sclérifié au niveau du cylindre central, on estime le début de croissance secondaire dans les racines de colza à 50 jours. Bien que les traits architecturaux marqués par l'apparition de croissance secondaire concernent principalement l'épaississement en largeur des racines, son influence sur l'hydraulique racinaire est encore très peu connue à l'heure actuelle. Une analyse plus détaillée du lien entre croissance secondaire et hydraulique racinaire pourrait faire l'objet d'études postérieures.

Les mesures directes de conductances hydrauliques par HPFM, comme les estimations via Poiseuille, soutiennent l'hypothèse selon laquelle la plante adapte son développement pour que les zones racinaires en aval ne soient pas limitantes pour le flux d'eau provenant des racines en amont (l'amont étant ici considéré comme l'extrémité racinaire, c'est-à-dire la zone d'absorption de l'eau). En d'autres termes, puisque la conductance hydraulique en aval limite le flux d'eau maximal depuis la zone racinaire en amont, la racine se développerait de telle sorte à ce que K_{rs_aval} soit toujours supérieur au K_{rs_amont} . De cette manière, la plante n'est pas limitée dans son absorption d'eau en situation de demande évaporative élevée et donc de forte transpiration. Cela explique aussi pourquoi les profils de

conductance hydraulique totale mesurés augmentent drastiquement à proximité du collet, où convergent de nombreuses racines latérales vers le réseau xylémien de la racine principale.

Comme le montre la figure 61 l'estimation par Poiseuille a tendance à surestimer la valeur de k_x par rapport à la valeur calculée par optimisation via les mesures HPFM. Cette surestimation est particulièrement importante dans les 50 premiers centimètres de profondeur.

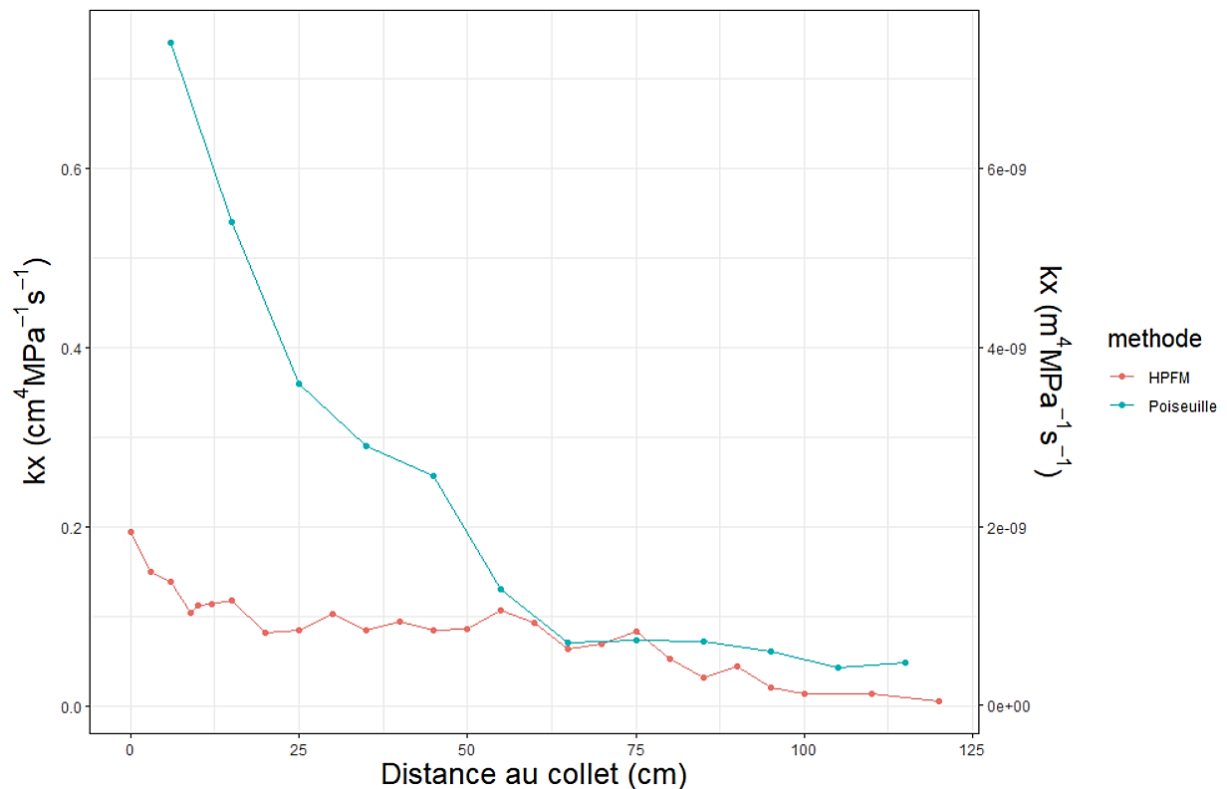


Figure 61: Estimation du profil d'évolution de la conductance axiale intrinsèque k_x ($L^4 L^{-1} T^{-1}$) par Poiseuille (courbe orange) et par optimisation via mesures HPFM (courbe bleue) le long d'une racine principale de colza.

D'autres études ont comparé les mesures de k_x déduites à partir des propriétés des vaisseaux de xylème en section transversale à la conductivité réelle du segment racinaire (Gibson et al. 1985 ; Hargrave et al. 2006)). Les valeurs de k_x théorique et de conductivité réelle sont généralement corrélées, mais il apparaît clairement que k_x théorique surestime la conductivité réelle, d'un facteur dépendant de l'espèce considérée.

Ceci peut s'expliquer facilement du fait que (1) les vaisseaux ne se comportent pas exactement comme des capillaires à géométrie parfaite en section transversale, et (2) les ponctuations au niveau des jonctions entre vaisseaux offrent une résistance considérable au flux xylémien qui n'est pas prise en compte dans le calcul de k_x théorique, les capillaires étant considérés de longueur infinie (Fichot 2010). De plus, des erreurs d'estimation du diamètre des vaisseaux entraînent forcément de grandes erreurs dans le calcul de k_x théorique puisque le diamètre est élevé à la puissance 4. Néanmoins, la loi de Hagen-Poiseuille reste très utile et toujours très employée dans la caractérisation des relations structure-fonction du xylème (Zanne et al. 2010).

Les résultats obtenus en modélisation inverse soutiennent l'hypothèse actuelle selon laquelle l'anatomie et la maturation des racines affectent la conductivité racinaire : au fil du temps, la conductivité axiale augmente en raison du développement et la maturation des vaisseaux conducteurs du xylème (Steudle et Peterson 1998). Néanmoins, à l'inverse des résultats proposés par Doussan et al. (1998) pour une racine de maïs âgée de 43 jours (voir figure 62), l'évolution du k_r dans une racine de colza semble évoluer de manière plus au moins constant avec l'âge de la racine (voir figure 59).

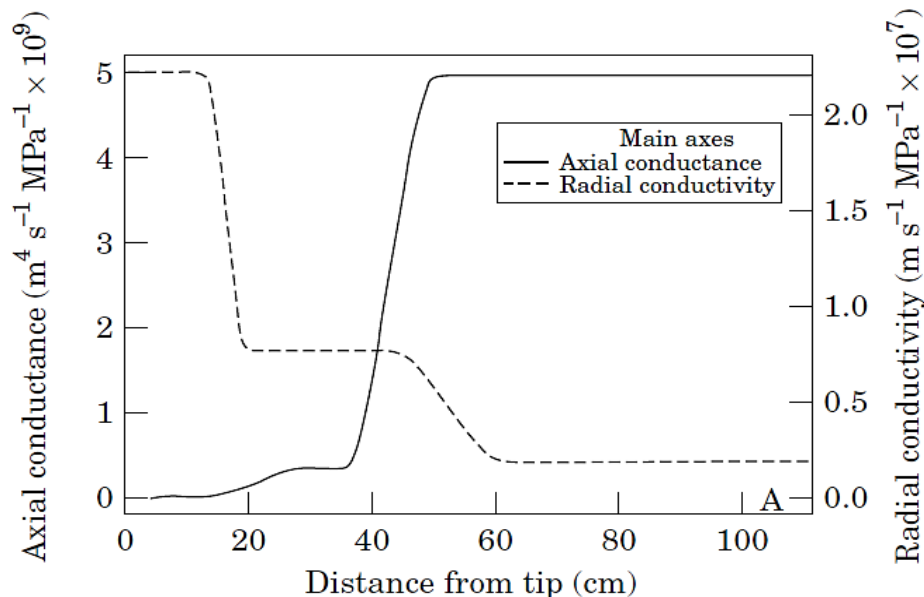


Figure 62: Estimation de l'évolution de la conductance axiale et de la conductivité radiale en fonction de la distance à l'extrémité sur une racine principale de maïs âgée de 43 jours. D'après Doussan et al. (1998).

Une hypothèse qui explique l'allure du profil constant du k_r chez le colza est la suivante : le profil d'évolution du k_r avec l'âge est établi à partir du profil d'évolution du k_r avec la profondeur (figure 58). Ce dernier est caractérisé jusqu'à 120 cm de profondeur (pour une profondeur totale racinaire allant jusqu'à 180 cm) et donc ne permet pas de capturer les variations de ce paramètre hydraulique qui ont lieu dans la zone la plus proche du tip racinaire. Or, il est convenu que la diminution du k_r a lieu majoritairement dans ces zones-là, c'est-à-dire dans les zones racinaires où la différenciation des tissus cellulaires (formation et maturation des bandes caspariennes et des lamelles de subérine) est la plus forte (Enstone et al. 2002).

Les résultats d'une étude qui permettent d'appuyer cette hypothèse sont proposés par Zarebanadkouki et al. (2016), qui ont montré eux aussi, une forte sensibilité des paramètres hydrauliques k_r et k_x dans les premiers centimètres (distance par rapport au tip racinaire) d'une racine de lupin (dicotylédone) âgé de 3 semaines (voir figure 63).

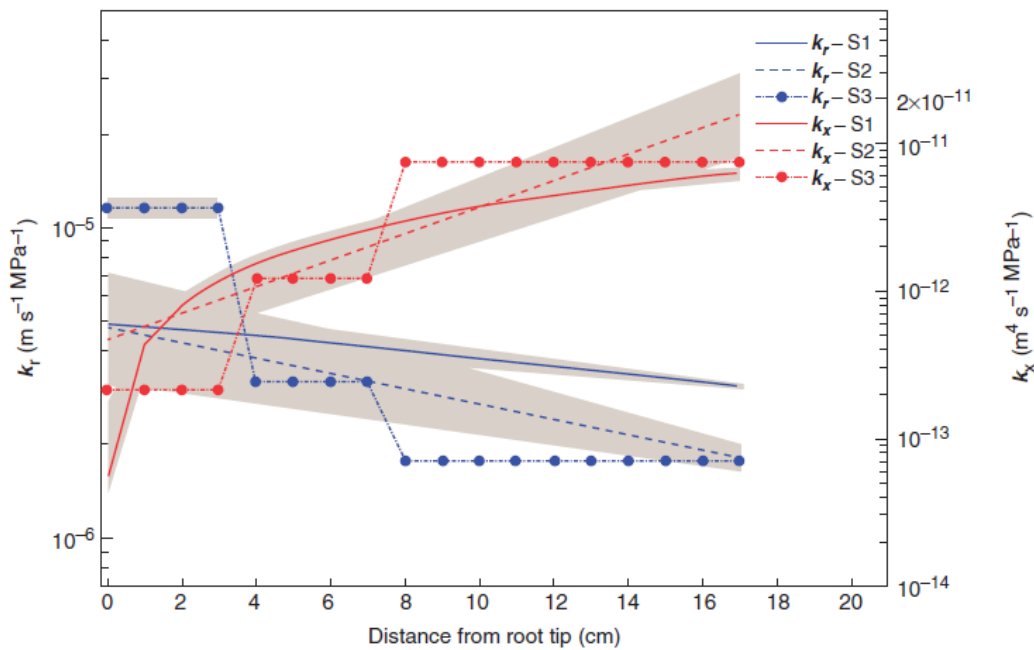


Figure 63: Profil de distribution de k_x et k_r , Zarebanadkouki et al. (2016). L'estimation des profils de conductivités hydrauliques radiales et axiales le long des racines a été effectuée par modélisation inverse sur base des mesures de flux observées par Zarebanadkouki et al. (2013).

Des mesures directes des propriétés hydrauliques du xylème (k_x) et radiales (k_r) pour des racines d'ordres supérieurs à la racine principale n'ont pas pu être réalisées. Néanmoins, les données issues de la corrélation entre le diamètre de la stèle et la conductance hydraulique axiale estimée via Poiseuille (figure 49, section 5.2.1.2) peuvent être utilisées pour estimer les propriétés hydrauliques des racines latérales. Les données nécessaires à une telle estimation seraient donc basées uniquement sur la caractérisation des propriétés architecturales des racines (le diamètre de la stèle), c'est-à-dire des traits racinaires plus facilement observables et quantifiables que les traits fonctionnels propres à l'hydraulique (surtout pour des racines d'ordres élevés de plus en plus fines où les mesures directes deviennent très laborieuses).

Enfin, rappelons ici que les paramètres architecturaux et hydrauliques ont été déterminés majoritairement sur base de l'expérience en colonnes. Or, ces caractéristiques peuvent être influencées, notamment, par la géométrie du milieu de croissance de la plante (ici, des colonnes de 160 cm de hauteur et de 10 cm de diamètre). De fait, la plasticité du système racinaire dans son milieu de croissance peut jouer un rôle sur les traits phénotypiques développés par la plante (Palmer et al. 2012). L'influence de la plasticité racinaire sur les propriétés architecturales et hydrauliques du colza pourrait faire l'objet d'études supplémentaires et complémentaires à ce travail.

Conclusion

La caractérisation de l'architecture hydraulique d'un système racinaire de colza a permis de mettre en évidence l'efficacité de son système racinaire dans la prise d'eau du sol.

L'évaluation du profil de densité racinaire a montré que le colza était capable de développer un système racinaire profond pouvant atteindre les 4 mètres de profondeur dans des conditions de croissance « normale ». Puisque la distribution des racines dans le sol est directement liée à la capacité de la plante à puiser l'eau du sol, la disposition d'un tel système racinaire la prédispose à un accès aux stocks d'eau les plus profonds (au-delà du mètre de profondeur).

La caractérisation des traits architecturaux, établis à partir des données observées, a permis une paramétrisation du modèle CRootBox menant la représentation théorique de l'architecture racinaire du colza. Cette paramétrisation peut être utilisée pour modéliser le développement d'une racine colza dans un milieu donné et selon un temps de simulation déterminé. À partir du modèle établi, différents scénarios peuvent être évalués dans le but de prévoir la dynamique de croissance du colza en fonction de conditions appliquées au modèle pour une situation donnée.

La caractérisation des propriétés hydrauliques du système racinaire soutient l'hypothèse selon laquelle le développement des propriétés anatomiques de la racine (maturation du xylème et différenciation de l'endoderme) est directement en lien avec les besoins hydriques de la plante. Au fur et à mesure du temps, la plante croît et ses besoins en eau croissent également (plus de surface foliaire, donc plus de transpiration). L'élongation, ainsi que la différenciation des tissus anatomiques des racines, sont deux caractéristiques qui vont permettre au système racinaire d'augmenter la capacité de la plante à puiser l'eau dans le milieu afin de combler une demande évaporative de plus en plus élevée et, ce faisant, d'éviter la fermeture stomatique et donc la rupture de la photosynthèse indispensable à sa survie.

Les perspectives d'études supplémentaires relevées par ce mémoire concernent l'étude de la plasticité racinaire en fonction du milieu de croissance et son impact sur les propriétés architecturales et hydrauliques du colza. Une question supplémentaire a été relevée concernant le lien entre croissance secondaire et hydraulique racinaire.

Enfin, une étude complémentaire à ce mémoire peut se pencher sur l'intégration des données architecturales et hydrauliques dans un modèle structure-fonction pour simuler la dynamique d'absorption de l'eau chez le colza. Cet exercice de modélisation intégré d'un système sol-plante n'a, malheureusement, pas pu être réalisé, mais pourrait faire l'objet d'une étude postérieure s'appuyant sur les résultats préliminaires de ce mémoire.

Bibliographie

- Ahmed, M., Zarebanadkouki, M., Meunier, F., Javaux, M., Kaestner, A. et Carminati, A. (2017). Root type matters: Measurement of water uptake by seminal, crown, and lateral roots in maize. *Journal of Experimental Botany*, 69.
- ALM, D. M., CAVELIER, J. et NOBEL, P. S. (1992). A Finite-element Model of Radial and Axial Conductivities for Individual Roots: Development and Validation for Two Desert Succulents. *Annals of Botany*, 69(1), 87-92.
- Aubin, G., Canny, M. et McCully, M. (1986). Living Vessel Elements in the Late Metaxylem of Sheathed Maize Roots. *Annals of Botany*, 58, 577-588.
- Biondini, M. (2008). Allometric scaling laws for water uptake by plant roots. *Journal of theoretical biology*, 251, 35-59.
- Blake, J., Spink, J. et Bingham, I. (2006). Management of oilseed rape to balance root and canopy growth.
- Bogeat-Triboulot, M.-B., Martin, R., Chatelet, D. et Cochard, H. (2002). Hydraulic conductance of root and shoot measured with the transient and dynamic modes of the high-pressure flowmeter. <http://dx.doi.org/10.1051/forest:2002010>, 59.
- Brundrett, M., Enstone, D. et Peterson, C. (1988). A berberine-aniline blue fluorescent staining procedure for suberin, lignin, and callose in plant tissue. *Protoplasma*, 146, 133-142.
- Canadell, Jackson, Ehleringer, Mooney, Sala, et Schulze. (1996). Maximum Rooting Depth of Vegetation Types at the Global Scale. *Oecologia*, 108, 583.
- Carminati, A. et Javaux, M. (2020). Soil Rather Than Xylem Vulnerability Controls Stomatal Response to Drought. *Trends in Plant Science*, 25.
- Cast, C. S. (2019, 8 février). *Modélisation du développement architectural, de l'acclimatation au vent dominant et de l'ancrage du système racinaire du pin maritime* (phdthesis, Université de Bordeaux). Repéré à <https://tel.archives-ouvertes.fr/tel-02125175>
- Cofer, G., Brown, J. et Johnson, G. (1989). In vivo magnetic resonance microscopy at 5 μ m. *Journal of Magnetic Resonance* (1969), 83, 608-616.
- Couvreux, V., Vanderborght, J. et Javaux, M. (2012). A simple three-dimensional macroscopic root water uptake model based on the hydraulic architecture approach. *Hydrology and Earth System Sciences*, 16, 2957-2971.
- Doussan, C., Pagès, L. et Vercambre, G. (1998). Modelling of the hydraulic architecture of root systems: An integrated approach to water absorption - Model description. *Annals of Botany*, 81(2), 213-223.
- Doussan, CLAUDE, Vercambre, G. et Pagè, L. (1998). Modelling of the Hydraulic Architecture of Root Systems: An Integrated Approach to Water Absorption—Distribution of Axial and Radial Conductances in Maize. *Annals of Botany*, 81(2), 225-232.
- Fichot, R. (2010, 20 juin). *Variabilité structurale et fonctionnelle du xylème et plasticité en réponse à la sécheresse chez le peuplier*.

- Frensch, J. et Steudle, E. (1989). Axial and Radial Hydraulic Resistance to Roots of Maize (*Zea mays* L.). *Plant physiology*, 91, 719-26.
- Gardner, W. (1965). Dynamic Aspects of Soil-Water Availability to Plants. *Annual Review of Plant Physiology*, 16, 323-.
- Gibson, A. C., Calkin, H. W. et Nobel, P. S. (1985). Hydraulic conductance and xylem structure in tracheid-bearing plants. *IAWA Journal*, 6(4), 293-302.
- Gregory, P., McGowan, M. et Biscoe, P. (1978). Water relations of winter wheat: 2. Soil water relations. *The Journal of Agricultural Science*, 91, 103-116.
- HARGRAVE, K., KOLB, K., Ewers, F. et Davis, S. (2006). Conduit Diameter and Drought-Induced Embolism in *Salvia mellifera* Greene (Labiatae). *New Phytologist*, 126, 695-705.
- Hess, L., Meir, P. et Bingham, I. (2015). Comparative assessment of the sensitivity of oilseed rape and wheat to limited water supply: Comparative sensitivity of oilseed rape and wheat to water limitation. *Annals of Applied Biology*, 167.
- Hoekstra, N., Finn, J. et Lüscher, A. (2014). The effect of drought and interspecific interactions on depth of water uptake in deep- and shallow-rooting grassland species as determined by $\delta^{18}\text{O}$ natural abundance. *Biogeosciences*, 11.
- Honert, T. (1948). Water transport in plants as a catenary process. *Discussions of The Faraday Society*, 3.
- Javaux, M., Couvreur, V., Vanderborght, J. et Vereecken, H. (2013). Root Water Uptake: From 3D Biophysical Processes to Macroscopic Modeling Approaches. *Vadose Zone Journal*, 12.
- Kaestner, A., Schneebeil, M. et Graf, F. (2006). Visualizing three-dimensional root networks using Computed Tomography. *Geoderma*, 136, 459-469.
- Kandil, H. et Gad, N. (2012). Growth and Oil Production of Canola as Affected by Different Sulphur Sources.
- L. Kutschera, Wurzelatlas mitteleuropäischer Ackerunkräuter und Kulturpflanzen, Frankfurt, 1960.
- Landsberg, J. et Fowkes, N. (1978). Water Movement Through Plant Roots. *Annals of Botany*, 42, 493-508.
- Leitner, D., Klepsch, S., Knieß, A. et Schnepf, A. (2010). The algorithmic beauty of plant roots – an L-System model for dynamic root growth simulation. *Mathematical and Computer Modelling of Dynamical Systems*, 16, 575-587.
- Leitner, D., Meunier, F., Bodner, G., Javaux, M. et Schnepf, A. (2014). Impact of contrasted maize root traits at flowering on water stress tolerance – A simulation study. *Field Crops Research*, 165.
- Lejeune, André. 2001. Biologie végétale (syllabus). Université Catholique de Louvain-- la-Neuve.
- Lynch, J. et Wojciechowski, T. (2015). Opportunities and challenges in the subsoil: Pathways to deeper rooted crops. *Journal of Experimental Botany*.

- Manschadi, A. M., Christopher, J., Devoil, P. et Hammer, G. L. (2006). The role of root architectural traits in adaptation of wheat to water-limited environments. *Functional Plant Biology*, 33(9), 823-837.
- Maurel, C., Verdoucq, L., Luu, D.-T. et Santoni, V. (2008). Plant Aquaporins: Membrane Channels with Multiple Integrated Functions. *Annual review of plant biology*, 59, 595-624.
- Mazzacavallo, M. et Kulmatiski, A. (2015). Modelling Water Uptake Provides a New Perspective on Grass and Tree Coexistence. *PloS one*, 10, e0144300.
- McCully, M. E. (1995). How Do Real Roots Work? (Some New Views of Root Structure). *Plant physiology*, 109, 1-6.
- Meunier, F., Couvreur, V., Draye, X., Vanderborght, J. et Javaux, M. (2016). Water movement through plant roots: Exact solutions of the water flow equation in roots with varying hydraulic properties. *Hydrology and Earth System Sciences Discussions*, 1-35.
- Meunier, F., Zarebanadkouki, M., Ahmed, M., Carminati, A., Couvreur, V. et Javaux, M. (2018). Hydraulic conductivity of soil-grown lupine and maize unbranched roots and maize root-shoot junctions. *Journal of Plant Physiology*, 227.
- Oswald, S., Menon, M., Carminati, A., Vontobel, P., Lehmann, E. et Schulin, R. (2008). Quantitative Imaging of Infiltration, Root Growth, and Root Water Uptake via Neutron Radiography. *Vadose Zone Journal*, 7, 1035-1047.
- Pagès, L., Jordan, M.-O. et Picard, D. (1989). A simulation model of the three-dimensional architecture of the maize root system. *Plant and Soil*, 119, 147-154.
- Palmer, C. M., Bush, S. M. et Maloof, J. N. (2012). Phenotypic and Developmental Plasticity in Plants. Dans *eLS*. American Cancer Society.
- Pierret, A., Maeght, Jean-luc, Clément, C., Montoroi, J.-P., Hartmann, C. et Gonkhamdee, S. (2016). Understanding deep roots and their functions in ecosystems: An advocacy for more unconventional research. *Annals of Botany*, 118, mcw130.
- Raven, P.H, Jonhson, Kenneth Mason, Susan Rundell Singer, Jonathan Losos. 2011. « Chapitre 38 : Transport dans les plantes ». Biologie. De boeck Supérieur.
- Richards, L. (1931). Capillary conduction through porous mediums. *J. Appl. Phys.*, 1.
- Schnepf, A., Leitner, D., Landl, M., Lobet, G., Mai, T. H., Morandage, S., ... Vereecken, H. (2018). CRootBox: A structural-functional modelling framework for root systems. *Annals of botany*, 121.
- Schroeder, T., Tang, L., Javaux, M., Vanderborght, J., Koerfgen, B. et Vereecken, H. (2009). A grid refinement approach for a three-dimensional soil-root water transfer model. *Water Resources Research*, 45.
- Steudle, E. (1998). Review article. How does water get through roots? *Journal of Experimental Botany - J EXP BOT*, 49, 775-788.
- Sun, S.-J., Meng, P., Zhang, J.-S. et Wan, X. (2011). Variation in soil water uptake and its effect on plant water status in *Juglans regia* L. during dry and wet seasons. *Tree physiology*, 31, 1378-89.

- Tyree, M., Davis, S. et Cochard, H. (1994). Biophysical Perspectives of Xylem Evolution: Is There a Tradeoff of Hydraulic Efficiency for Vulnerability to Dysfunction? *IAWA journal / International Association of Wood Anatomists*, 15, 335-360.
- Tyree, M. T., Patiño, S., Bennink, J. et Alexander, J. (1995). Dynamic measurements of roots hydraulic conductance using a high-pressure flowmeter in the laboratory and field. *Journal of Experimental Botany*, 46(1), 83-94.
- Uga, Y., Sugimoto, K., Ogawa, S., Rane, J., Ishitani, M., Hara, N., ... Yano, M. (2013). Control of root system architecture by DEEPER ROOTING 1 increases rice yield under drought conditions. *Nature Genetics*, 45(9), 1097-1102.
- Vadez, V. (2014). Root hydraulics: The forgotten side of roots in drought adaptation. *Field Crops Research*, 165.
- VARNEY, G. et CANNY, M. (1993). Rates of water uptake into the mature root system of maize plants. *New Phytologist - NEW PHYTOL*, 123, 775-786.
- Zanne, A., Westoby, M., Falster, D., Ackerly, D., Loarie, S., Arnold, S. et Coomes, D. (2010). Angiosperm wood structure: Global patterns in vessel anatomy and their relation to wood density and potential conductivity. *American journal of botany*, 97, 207-15.
- Zarebanadkouki, M., Ahmed, M. et Carminati, A. (2015). Hydraulic conductivity of the root-soil interface of lupin in sandy soil after drying and rewetting. *Plant and Soil*, 398, 1-14.
- Zarebanadkouki, M., Meunier, F., Couvreur, V., Cesar, J., Javaux, M. et Carminati, A. (2016). Estimation of the hydraulic conductivities of lupine roots by inverse modelling of high-resolution measurements of root water uptake. *Annals of Botany*, 118(4), 853.
- Zimmermann, H., Hartmann, K., Schreiber, L. et Steudle, E. (2000). Chemical composition of apoplastic transport barriers in relation to radial hydraulic conductivity of corn roots (*Zea mays* L.). *Planta*, 210, 302-11.
- Zipper, S. C., Qiu, J. et Kucharik, C. J. (2016). Drought effects on US maize and soybean production: Spatiotemporal patterns and historical changes. *Environmental Research Letters*, 11(9).
- Zwieniecki, M., Thompson, M. et Holbrook, N. (2003). Understanding the Hydraulics of Porous Pipes: Tradeoffs Between Water Uptake and Root Length Utilization. *Journal of Plant Growth Regulation*, 21, 315-323. 9

Webographie

Site radio-canada : <https://ici.radio-canada.ca/nouvelle/1147772/kernza-agriculture-manitoba-cereale>. Consulté le 10-05-2021.

Site web "bmedia" géré par "BioMédia" au sein de l'UFR des Sciences de la Vie de la faculté des sciences et ingénierie de Sorbonne-Université.
<http://www.snv.jussieu.fr/bmedia/index.htm>. Consulté le 14-03-2021.

Annexes

A) Analyse texturale du sol (expérience en colonnes)

Le tableau illustré à la figure 64 reprend les analyses texturales du sol utilisé dans l'expérience en colonnes. Les classes texturales sont données en danois et se traduisent tel que : « *Organisk stof* » pour matière organique, « *Ler* » pour argile, « *Silt* » pour limon, « *Finsand* » pour sable fin et « *Grovsand* » pour sable grossier.

CRR1 et CRR2 correspondent respectivement à « *topsoil* » (les 25 premiers centimètres) et « *subsoil* » (les 135 derniers centimètres).

AGROLAB Agrar und Umwelt GmbH

Breslauer Str. 60, 31157 Sarstedt, Germany
Tel.: +49 (05066) 90193-0, Fax: +49 (05066) 90193-35
eMail: sarstedt@agrolab.de www.agrolab.de



Ordre 950015 Substrat, jordfysik

		Organisk stof	Ler (<0,002 mm)	Silt (0,002-0,02 mm)	Finsand (0,02 - 0,2 mm)	Grovsand (0,2 - 2,0 mm)
Analyse nr.	Kunde-prøvebetegnelse	%	%	%	%	%
704853	CRR1	1,7 °	6,0 °	3,3 °	48,2 °	40,9 °
704854	CRR2	0,2 °	5,0 °	0,6 °	40,5 °	53,6 °

Figure 64: Analyse texturale des sols utilisés dans l'expérience en colonne, été 2020. Laboratoire: AGROLAB (Copenhague).

B) Solution exacte de l'équation de transfert pour un segment racinaire aux propriétés hydrauliques homogènes

Pour des conditions aux limites de type générales, Landsberg et Fowkes (1978) proposent une solution exacte de l'équation de transfert de l'eau pour un segment racinaire de longueur tel que :

$$\Psi_{x,i}(z) = \Psi_{sr,i} + c_{1,i} \cosh(\tau_i z) + c_{2,i} \sinh(\tau_i z) \quad (2.1)$$

L'équation générale pour le flux axial qui dérive de l'équation 2.1 est donnée par :

$$J_{x,i}(z) = -k_{x,i} \frac{d\Psi_{x,i}(z)}{dz} = -\kappa_i (c_{1,i} \sinh(\tau_i z) + c_{2,i} \cosh(\tau_i z)) \quad (2.2)$$

Avec κ_i ($L^3 P^{-1} T^{-1}$) définis tel que :

$$\kappa_i = \tau_i k_{x,i} = \sqrt{2\pi r_i k_{r,i} k_{x,i}} \quad (2.3)$$

Les conditions aux limites sont définies tel que : on applique un potentiel $\Psi_{proximal,i}$ (P) à l'extrémité proximale et un flux $J_{distal,i}$ ($L^3 T^{-1}$) à l'extrémité distal. Mathématiquement cela donne :

$$\begin{cases} \Psi_{x,i}(z = l_i) = \Psi_{proximal,i} \\ J_{x,i}(z = 0) = J_{distal,i} \end{cases} \quad (2.4)$$

En intégrant ces conditions aux limites dans les équations 2.1 et 2.2 on obtient :

$$\begin{cases} \Psi_{proximal,i} = \Psi_{sr,i} + c_{1,i} \cosh(\tau_i l_i) + c_{2,i} \sinh(\tau_i l_i) \\ J_{distal,i} = -\kappa_i c_{2,i} \end{cases} \quad (2.5)$$

En résolvant l'équation 2.5, les coefficients s'écrivent tels que:

$$\begin{cases} c_{1,i} = \frac{\Psi_{proximal,i} - \Psi_{sr,i} + \frac{J_{distal,i}}{\kappa_i} \sinh(\tau_i l_i)}{\cosh(\tau_i l_i)} \\ c_{2,i} = -\frac{J_{distal,i}}{\kappa_i} \end{cases} \quad (2.6)$$

En insérant chaque coefficient dans les équations 2.1 et 2.2, on obtient le potentiel du xylème à l'extrémité distal et le flux à l'extrémité proximale pour le segment racinaire :

$$\Psi_{x0,i} = \Psi_{sr,i} + \frac{\Psi_{proximal,i} - \Psi_{sr,i} + \frac{J_{distal,i}}{\kappa_i} \sinh(\tau_i l_i)}{\cosh(\tau_i l_i)} \quad (2.7)$$

$$J_{xl,i} = \left(-\Psi_{proximal,i} + \Psi_{sr,i} - \frac{J_{distal,i}}{\kappa_i} \sinh(\tau_i l_i) \right) \kappa_i \tanh(\tau_i l_i) + J_{distal,i} \cosh(\tau_i l_i) \quad (2.8)$$

C) Expérience en colonnes : mesures associées à chaque colonne et dates d'ouverture respectives.

Tableau 8 : expérience en colonnes, Taastrup, été 2020.

NUMÉRO DE LA COLONNE	DATE D'OUVERTURE	MESURES
1	03/08	Test + échantillonnage
2	06/08	Hydraulique HPFM
3	07/08	Architecture (Scans)
4	10/08	Hydraulique HPFM
5	13/08	Hydraulique HPFM
6	17/08	Hydraulique HPFM
7	20/08	Scans + échantillonnage
8	21/08	Architecture (Scans)
9	24/08	Hydraulique HPFM
10	26/08	Hydraulique HPFM
11	26/08	Hydraulique HPFM
12	29/08	Scans + échantillonnage

D) Détermination de la conductance hydraulique par mesure HPFM (mode transitoire) :

La figure 65 illustre l'obtention de la mesure de la conductance hydraulique (pente de la droite de régression) à partir du flux d'eau mesurée et la pression appliquée par l'HPFM. La valeur de « *K corrected* » correspond à la valeur de la conductance corrigée par la température après calibration. La valeur de K 25 correspond à la valeur de la conductance dans les conditions standards de température (25°C).

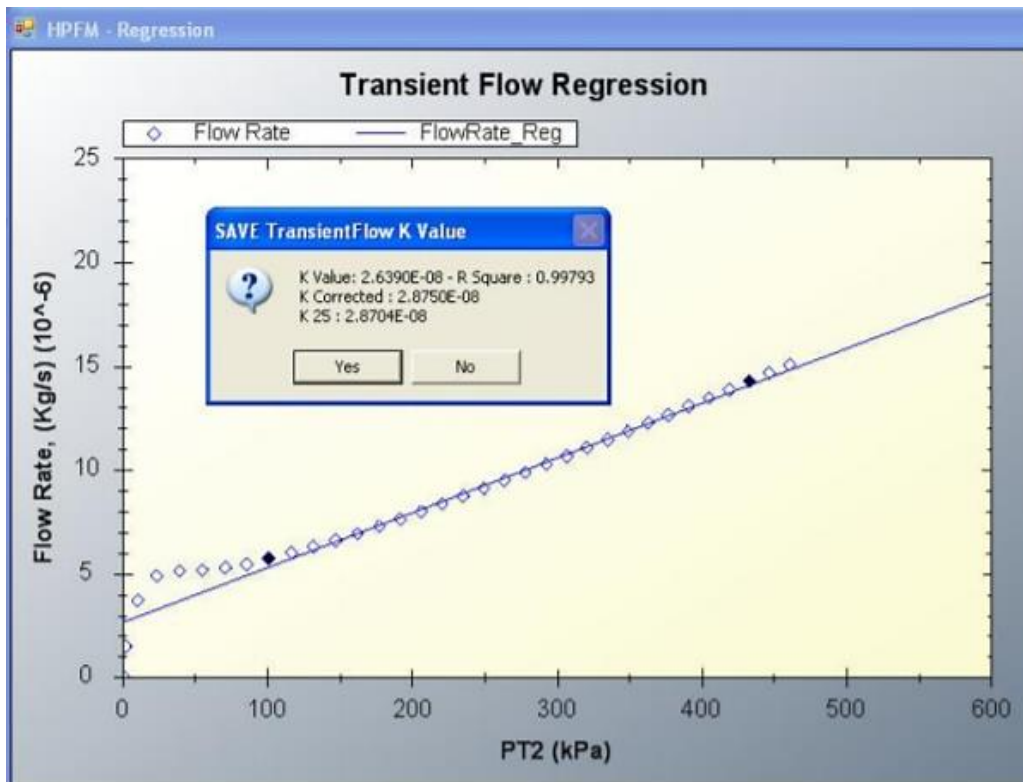


Figure 65 : Illustration de la méthode "transient flow" pour déterminer la conductance hydraulique totale par mesures HPFM. Expérience en colonnes (été 2020).

E) Illustration des logiciels WhinRHIZO et SmartRoot :

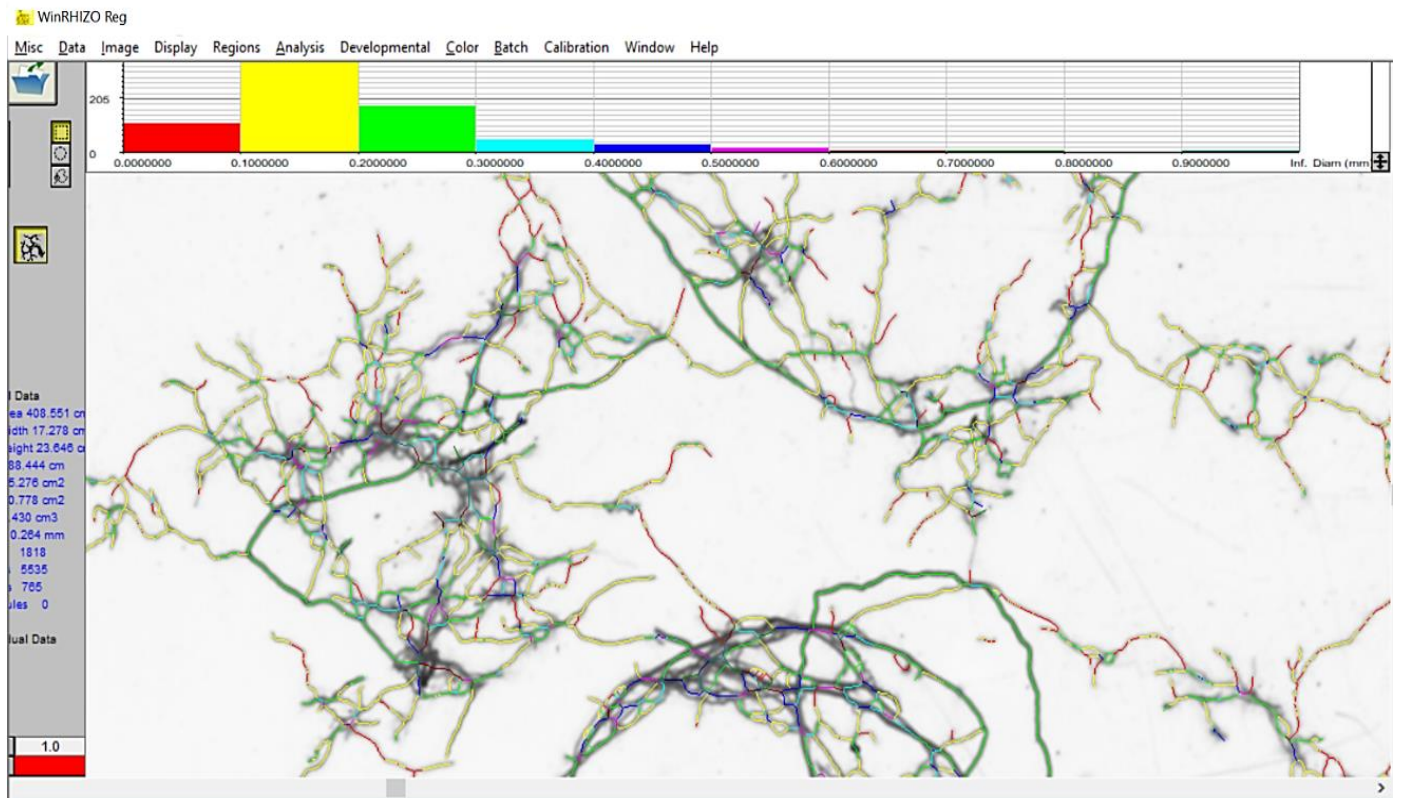


Figure 66: Illustration du logiciel d'analyse d'image WhinRHIZO. Les différentes classes de diamètres et la quantité de racines qui y sont attribuées sont représentées par le graphique en bâtonnets dans la partie supérieure de l'image. Expérience en colonnes, été 2020.



Figure 67: Illustration du logiciel de traçage SmartRoot. La racine parentale apparaît en jaune et les racines latérales en verts. Expérience en colonnes, été 2020.

F) Profil de densité de longueur racinaire (expérience des tours) :

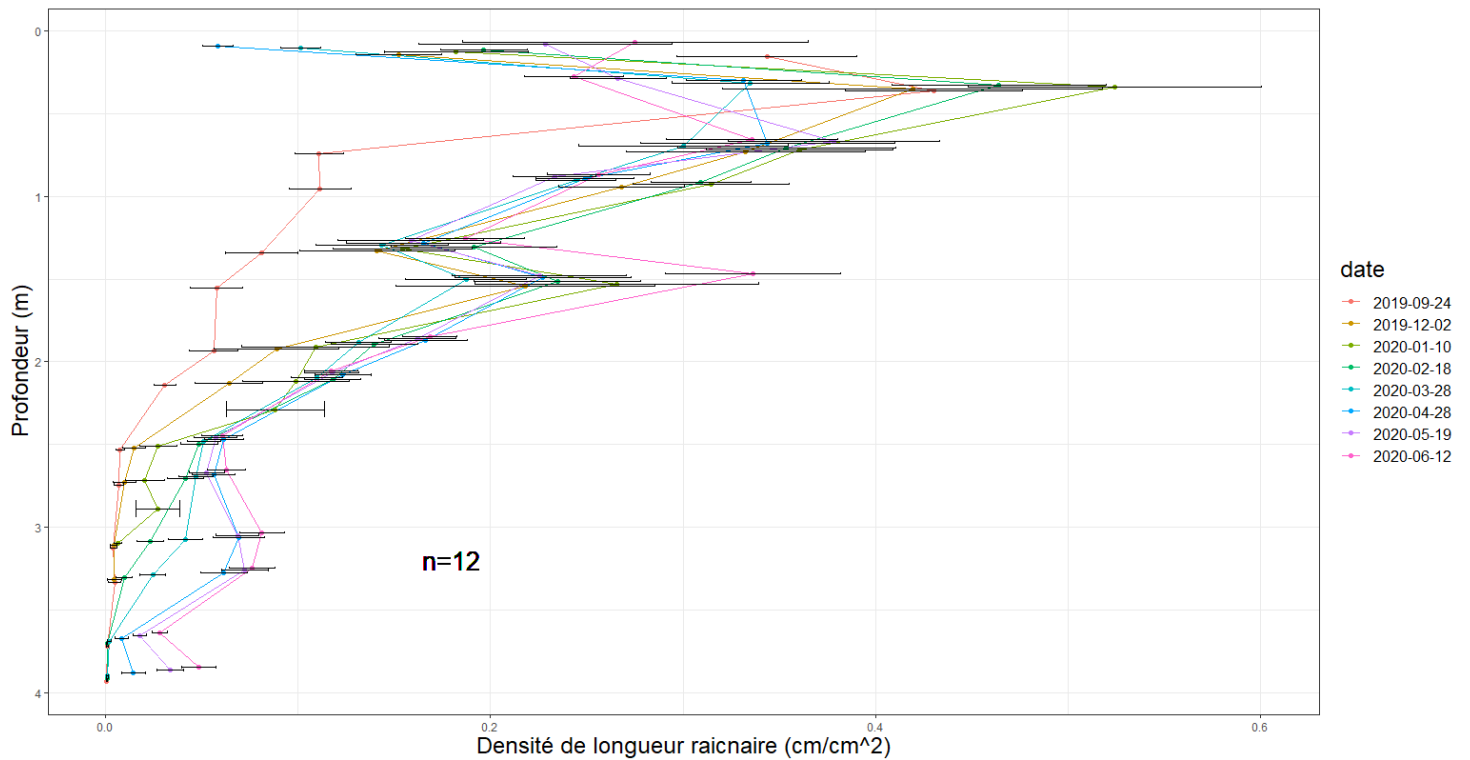


Figure 68 : Profil de densité de longueur racinaire du colza, expérience des tours (2019-2020). Les différentes couleurs correspondent aux différentes dates d'observations. Le nombre de répliques est de 12. La mesure de dispersion utilisée est l'erreur type (ou « standard deviation » en anglais).

G) Photographies des tours :

Photo datant du 02/12/2019 : Expérience des tours, chambre « 1 e » panneau 2 (32 cm de profondeur) :

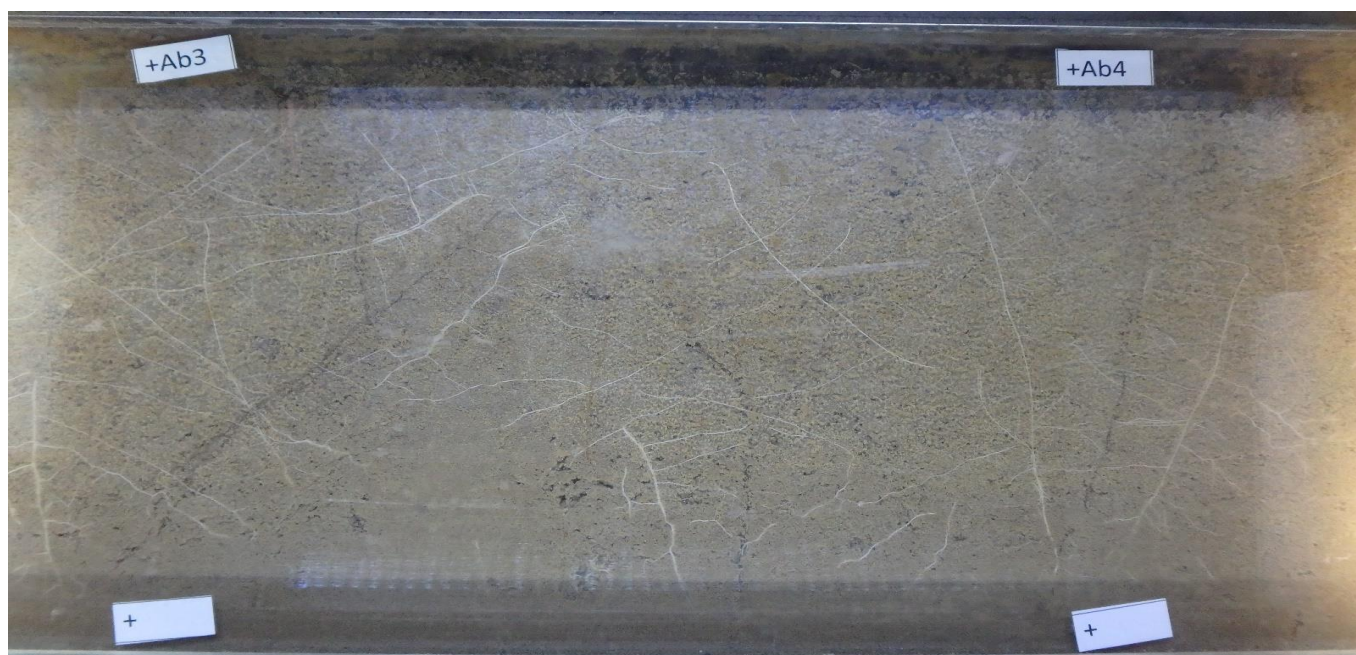


Figure 69: Photo datant du 02/12/2019 : Expérience des tours (été 2020), chambre « 1 e » panneau 2 (32 cm de profondeur).

Photo datant du 10/01/2020 : Expérience des tours, chambre « 1 e » panneau 2 (32 cm de profondeur) :

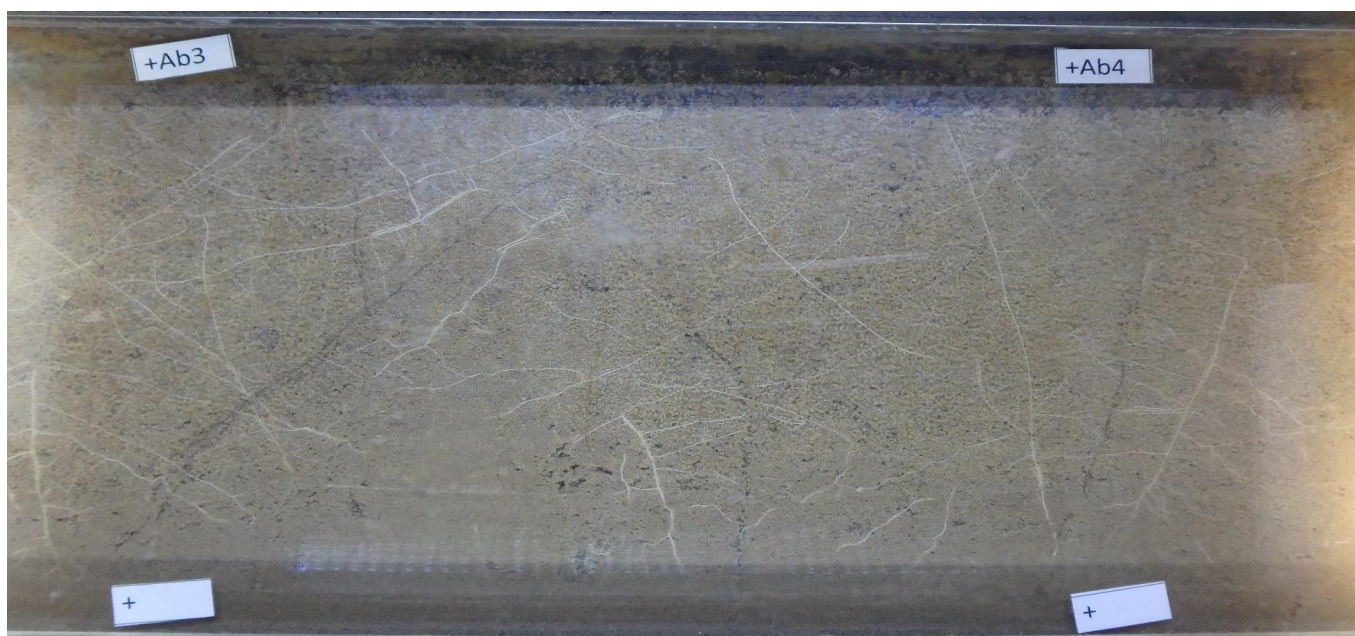


Figure 70 : Photo datant du 10/01/2020 : Expérience des tours (été 2020), chambre « 1 e » panneau 2 (32 cm de profondeur).

H) Tableau de paramétrisation du colza réalisé par Leitner et al. (2010) :

Tableau 9: Description des paramètres du modèle architectural développé par Leitner et al. (2010).

Mean	SD	Description	Dimension
l_b	l_{bs}	Length of basal zone	[cm]
l_a	l_{as}	Length of apical zone	[cm]
l_n	l_{ns}	Spacing between branches	[cm]
n	n_s	Number of branches	–
θ	θ_s	Angle between root and predecessor	[degree]
r	r_s	Initial growth speed	[cm/day]
a	a_s	Radius of the root	[cm]
N	–	Number of trials	–
σ	–	Standard deviation	[degree/cm]

Tableau 10 : Paramétrisation du modèle architectural de Leitner et al. (2010) pour le colza (*Brassica Napus*). Les lettres « a » et « b » associées à chaque ordre racinaire permet de distinguer deux types de racines latérales : « a » pour celles proches du collet et « b » pour celles proches du tip racinaire. Cette distinction n'est pas possible via le modèle CRootBox utilisé dans ce travail. Les unités sont données dans le tableau 9 ci-dessus.

Order	r	r_s	l_b	l_{bs}	l_a	l_{as}	l_n	l_{ns}	n	n_s	θ	θ_s	a	a_s	N	σ
0	4	0	4	0.2	10	0.1	8	0.8	35	0	–	–	0.05	0	5	18
1a	2	0.2	6	0.6	0	0	2	0.2	8	0.8	80	0	0.03	0	0.5	4.5
2a	2	0.2	8	0.8	8	0.8	8	0.8	2	1	70	0	0.02	0	2	18
3a	2	0.2	–	–	2	0.1	–	–	–	–	70	0	0.02	0	2	18
1b	6	0.6	2.2	0.22	15	1.5	1.5	0.15	90	8	80	4	0.03	0	2	12
2b	2	0.2	0.5	0.05	0.5	0.05	6	0.06	2	3	68	15	0.02	0	2	60
3b	2	0.2	–	–	0.4	0.02	–	–	–	–	68	0	0.02	0	0	60

I) Profil de longueur totale racinaire en fonction des paramètres de vitesse de croissance (CRootBox) :

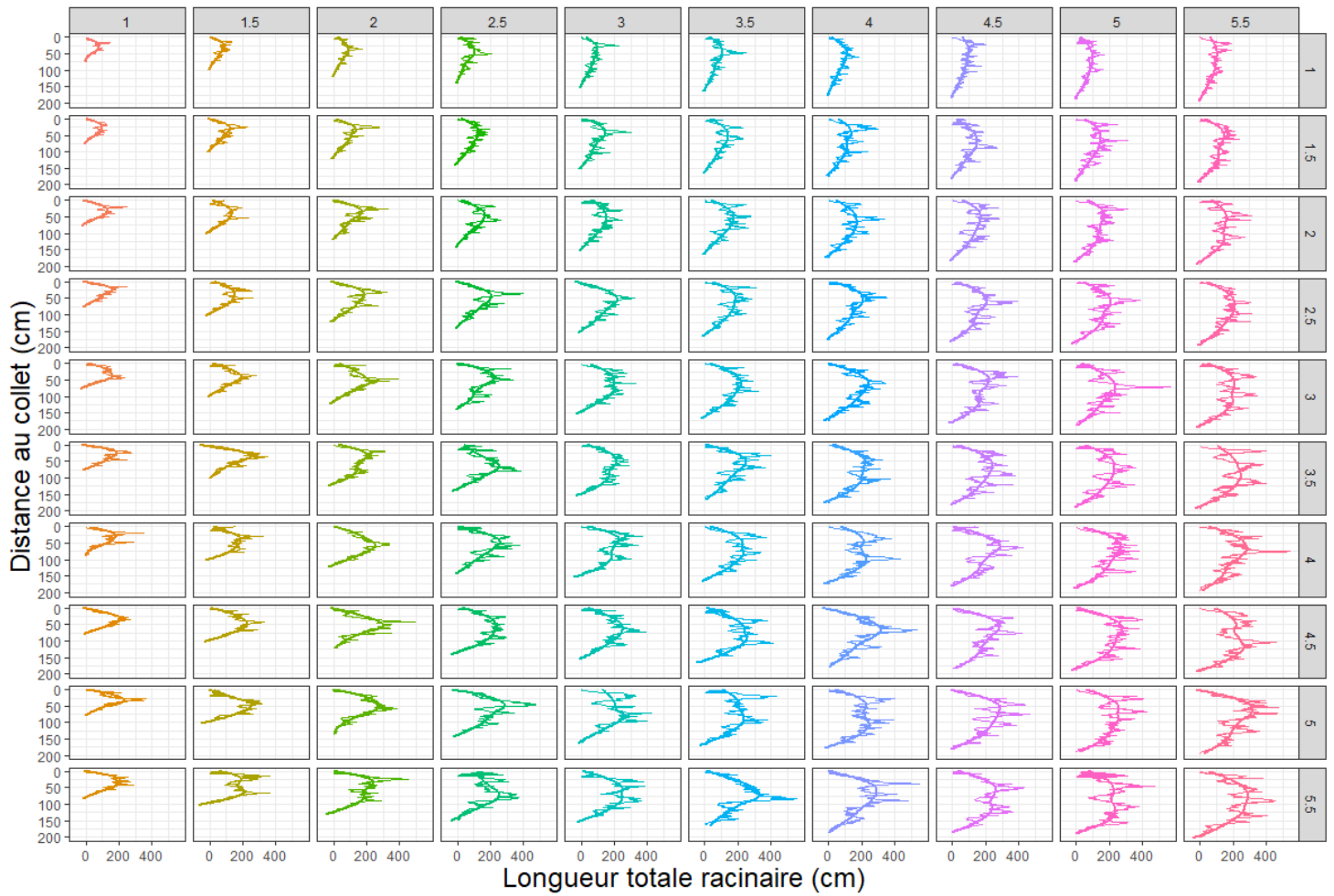


Figure 71 : Profil de longueur totale racinaire en fonction des paramètres v_p (selon l'axe horizontal) et v_s (selon l'axe vertical). 100 simulations au total. Modèle : CRootBox.

J) Profil de distribution des conductivités apparentes radiales et axiales :

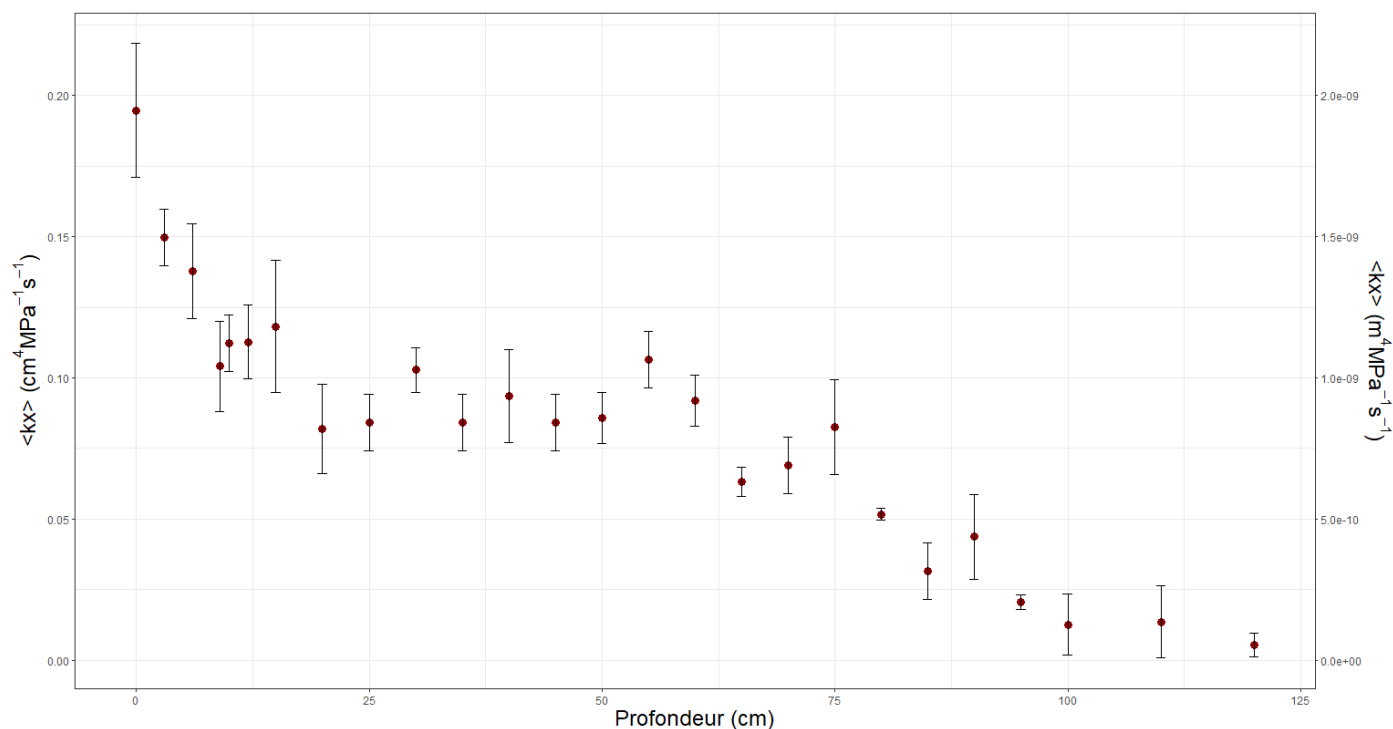


Figure 72: Profil de distribution de la conductivité hydraulique apparente axiale $\langle k_x \rangle$ ($L^4 T^{-1} P^{-1}$) en fonction de la profondeur (L) le long d'une racine principale de colza. Données obtenues par modélisation inverse. Le nombre de réplicas est de 3 et la mesure de dispersion est l'écart-type.

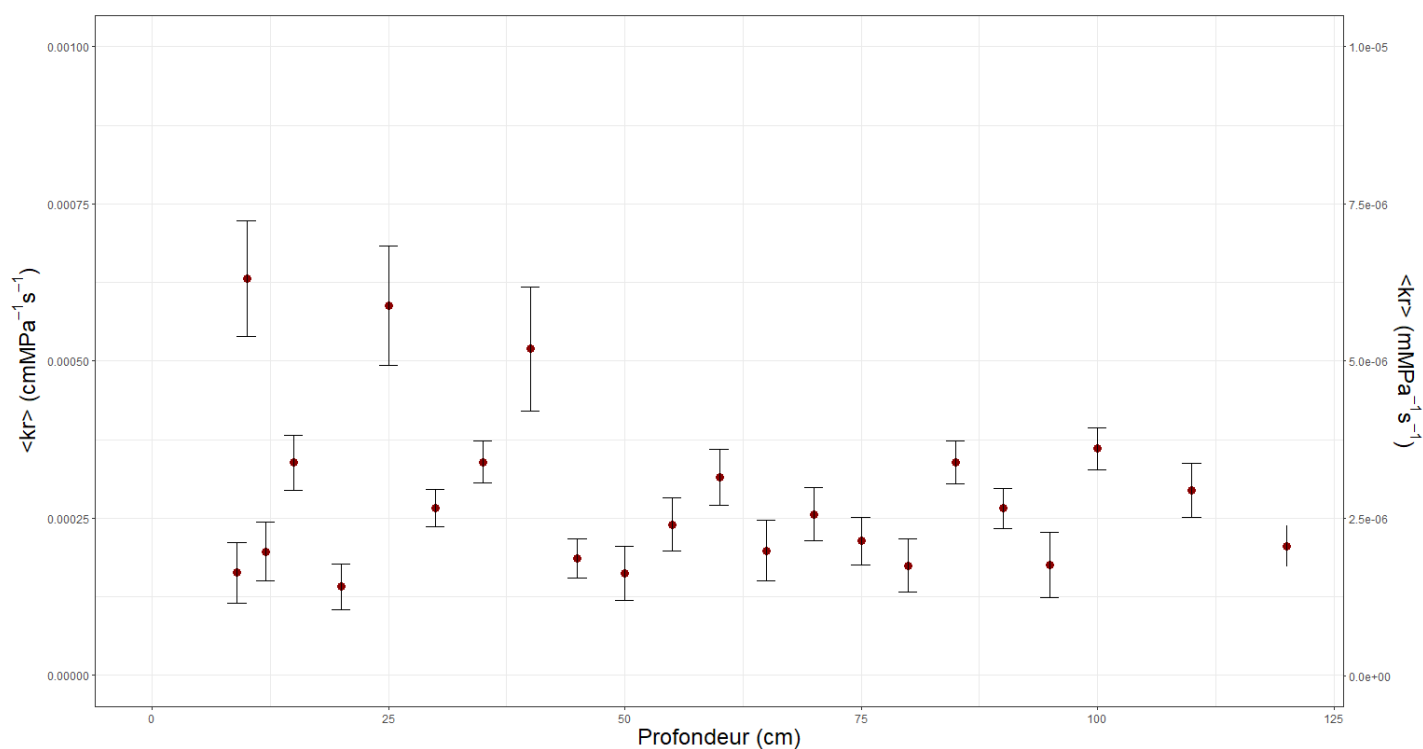


Figure 73: Profil de distribution de la conductivité hydraulique apparente radiale $\langle k_r \rangle$ ($L^1 T^{-1} P^{-1}$) en fonction de la profondeur (L) le long d'une racine principale de colza. Les données avant les 10 premiers cm ont été enlevées pour mieux visualiser l'évolution du profil à travers la racine. Le nombre de réplicas est de 3 et la mesure de dispersion est l'écart-type.

Caractérisation de l'architecture hydraulique du colza in situ (*Brassica napus* L.)

Présenté par Robin Vandermeulen

Dans un contexte de changement climatique où l'on s'attend à de fortes pressions sur les ressources en eau, identifier et comprendre les éléments clés qui gouvernent la prise d'eau chez les plantes est un enjeu crucial. Ce mémoire tente d'éclaircir notre compréhension de la dynamique d'absorption de l'eau chez le colza (*Brassica napus* L.), qui possède la particularité de développer un système racinaire profond, capable d'atteindre les stocks d'eau à plusieurs mètres de profondeur.

La méthodologie développée dans ce travail vise à caractériser l'architecture hydraulique, à savoir les facteurs qui conditionnent l'efficacité des racines dans la prise d'eau dans le sol. L'analyse des traits architecturaux et fonctionnels (conductance hydraulique) a été réalisée au moyen d'analyses de terrains (rhizotrons et expérience en colonnes) et de laboratoires (analyses de sections transversales de racines). Ces analyses ont été couplées à un travail de modélisation et ont servi, *in fine*, à caractériser l'architecture hydraulique d'une racine de colza.

La caractérisation des traits architecturaux a mené à une représentation théorique du système racinaire via le modèle CRootBox. Cette modélisation a permis d'évaluer la dynamique de croissance du système racinaire du colza dans un sol donné. La caractérisation des propriétés hydrauliques du système racinaire a été réalisée par modélisation inverse sur base des mesures de conductance hydraulique réalisées par HPFM. Les résultats obtenus pour les profils d'évolution des propriétés hydrauliques en fonction de l'âge de la racine soutiennent l'hypothèse selon laquelle le développement des propriétés anatomiques (maturation du xylème et différenciation de l'endoderme) est directement en lien avec la capacité de la plante à optimiser le transport de l'eau depuis ses racines jusqu'à sa tige.