

Développement de méthodes d'estimations racinaires non destructrices au champ : application au blé

François POSTIC¹, Katia BEAUCHENE^{1*}, Claude DOUSSAN²

1 - ARVALIS - ARVALIS Institut du Végétal, Service Valorisation des biotechnologies, Station Expérimentale, 41240 BEAUCE LA ROMAINE

2 - INRA - UMR EMMAH, Domaine Saint-Paul - Site Agroparc, 84140 AVIGNON

* *Coordinateur* : Katia BEAUCHENE, K.BEAUCHENE@arvalisinstitutduvegetal.fr

1. Introduction

Afin de répondre à la demande croissante de production de céréales (+ 30% à 50% d'ici 2050), l'augmentation de la production se traduira par une augmentation des rendements, à travers principalement l'amélioration génétique (Reynolds *et al.*, 2000; Alexandratos & Bruinsma, 2012).

Toutefois, les changements climatiques - caractérisés par une incertitude et une variabilité accrues des précipitations et par l'augmentation des températures - mettent en péril cet accroissement des rendements. Dans les principaux pays producteurs de céréales d'Europe occidentale, tels que la France, le changement climatique contribue à la stagnation du rendement du blé constatée depuis 1995-1998 (Brisson *et al.*, 2010). Parmi les événements climatiques, les sécheresses printanières et les températures élevées sont les principaux facteurs limitants les productions céréalières d'hiver. Les régions tempérées, comme le nord de la France, pourraient connaître une baisse spectaculaire du rendement causée par des sécheresses semblables à celles qui se produisent actuellement dans les régions méridionales, caractérisées par des précipitations très variables au printemps et des températures élevées à la fin du printemps (Iglesias *et al.*, 2012).

Historiquement, l'amélioration des cultures et des techniques agricoles visait à accroître la biomasse aérienne et le rendement en grains, tout en négligeant le système racinaire dans la production végétale. Cependant, le système racinaire garantit des fonctions essentielles, telles que l'apport en eau et en éléments nutritifs, et son rôle est déterminant en conditions sous-optimales, lorsque la quantité d'intrants disponible est faible (Waines & Ehdaie, 2007). Les traits racinaires associés à l'utilisation efficace par les cultures de l'eau disponible et des engrais apportés, dans des conditions éventuellement déficitaires, seraient une caractéristique importante dans la sélection des futurs phénotypes.

En effet, le rôle central du système racinaire dans la réduction de l'incidence des stress semble être directement lié à la taille du système racinaire dans de telles conditions (Waines & Ehdaie, 2007). Son effet sur le rendement est modulé par sa distribution spatiale, notamment en conditions limitantes. Par exemple, la prolifération des racines dans les horizons de surface réduirait les rendements, alors qu'un enracinement profond serait avantageux pour la capture des ressources souterraines (Zhan *et al.*, 2015), notamment pendant la période post-floraison (Passioura, 1977). Néanmoins, indépendamment des considérations sur la distribution spatiale des racines, une plus grande densité de racines fines pourrait maintenir ou améliorer les rendements (Manschadi *et al.*, 2006; Manschadi *et al.*, 2008). Les expérimentations au champ ont montré que cette amélioration de la capture des nutriments conduit à des rendements plus élevés pour les cultures de blé en conditions pluviales (Lilley & Kirkegaard, 2011).

Toutefois, à cause de sa nature souterraine, le système racinaire n'a, qu'à de très rares occasions, fait l'objet de programmes de sélection. Bien que le phénotype haut-débit des systèmes

racinaires en conditions contrôlées - via des techniques d'imagerie appliquées à des serres automatisées (Jeudy *et al.*, 2016) - puissent atteindre les exigences de la sélection variétale (en termes de quantités de plantes mesurées chaque jour), les mesures au champ semblent incontournables. En effet, les traits racinaires obtenus aux stades végétatifs sont difficilement reproductibles à des stades plus avancés (Watt *et al.*, 2013). Utiliser alors des méthodes de mesure destructives (Trachsel *et al.*, 2011) ne serait pas adapté aux exigences de la sélection, car cela impliquerait une utilisation intense de main-d'œuvre et une multiplication de la superficie des essais. Ces deux difficultés sont d'autant plus présentes lorsqu'il s'agit de mesurer des dynamiques d'enracinement, impliquant une multiplicité de dates d'échantillonnage.

Dans ce contexte, les méthodes qui améliorent la praticabilité des mesures racinaires sont pertinentes, d'autant plus si elles répondent aux exigences de la sélection variétale, en étant non destructives, et idéalement non invasives.

Parmi les méthodes permettant l'étude dynamique de l'architecture des racines, deux techniques ressortent : une méthode d'estimation directe invasive, les minirhizotrons, et une méthode d'estimation indirecte, non invasive, basée sur la bio-impédance électrique des tissus végétaux.

La technique minirhizotron consiste à observer les racines in situ à travers un tube transparent inséré dans le sol. Les évolutions récentes de cette technologie, permettent maintenant d'imager la surface complète d'un tube de 7 cm de diamètre sur 20 cm de long en un seul balayage. Une fois les racines identifiées sur les images, les minirhizotrons permettent une évaluation rapide de leur longueur.

Les études de minirhizotron basées sur ce genre de grandes images obtenues avec un scanner rotatif sont peu nombreuses dans la recherche sur les grandes cultures. Un scanner rotatif minirhizotron a été utilisé dans une étude antérieure pour évaluer l'influence du labour sur le système racinaire du blé (Munoz-Romero *et al.*, 2010). Avec cette technique, les auteurs ont obtenu des données racinaires qui ont expliqué avec succès la productivité accrue du blé en conditions pluviales en l'absence de labour. Cependant, à notre connaissance, le scanner rotatif minirhizotron n'a pas encore été employé pour mesurer les systèmes racines des grandes cultures dans des conditions de stress nutritif ou hydrique, et le potentiel de cette technique de minirhizotron pour détecter les traits racinaires d'intérêt reste inconnu.

Les techniques basées sur la bio-impédance, qui sont supposées estimer la masse de racine en utilisant la capacité électrique de la plante, simplifieront largement les études de racine. Ces techniques sont basées sur une relation empirique linéaire entre la masse racinaire d'une plante et sa capacité électrique (Chloupek, 1972) une théorie - introduisant un modèle électrique équivalent - expliquant le phénomène ayant été proposée plus tard (Dalton, 1995). Néanmoins, l'application de cette méthode au champ semble pourtant poser des difficultés (Preston *et al.*, 2004), et il semble que les paramètres de la relation linéaire soient spécifiques aux espèces

(Aulen & Shipley, 2012). De même, les observations au champ indiquent que la méthode est sensible à l'humidité du sol, cette dernière jouant un rôle prépondérant dans la variance inexplicée des relations. Réemment, une réinterprétation de la source de capacité électrique mesurée dans le système plante-sol explique la corrélation entre capacité et masse racinaire constatée en laboratoire à travers une relation allométrique (Dietrich, 2013), impliquant que capacité n'est pas une mesure directe de la masse racinaire.

L'objectif de ce projet a été de développer des méthodes de phénotypage racinaire répondant aux contraintes du phénotypage au champ : les minirhizotrons étant invasifs et les méthodes électriques combinant les aspects non-invasifs et non-destructifs.

Les objectifs pour les minirhizotrons : i) évaluer la représentativité des mesures ; ii) juger de la pertinence des mesures racinaires dans le cadre d'essais multi-stressés.

Les objectifs pour les méthodes basées sur l'impédance électrique des plantes : iii) améliorer la technique grâce à un travail méthodologique en conditions contrôlées afin d'optimiser la précision de l'estimation de la biomasse et la robustesse de la mesure face à différentes textures de sol ; iv) appliquer cette méthode d'impédance à des plants de blé cultivés au champ afin de juger du modèle électrique équivalent à considérer afin d'obtenir des estimations racinaires fiables in situ.

2. Matériel et méthode

► Matériel végétal et prélèvements racinaires destructifs

Matériel végétal

Les expériences au champ ont été conduites à Gréoux-les-Bains (Alpes-de-Haute-Provence), sur un Fluviosol hétérogène à texture limoneuse. Située en région climatique méditerranéenne, la pluviométrie moyenne annuelle des dernières 20 années est de 650 mm (répartie comme 32% en octobre-décembre, 18% en janvier-mars, 28% en avril-juin et 22% en juillet-septembre); l'évapotranspiration potentielle annuelle moyenne (PET) est de 955 mm. L'étude a eu lieu sur une période de deux ans (2013-2014 et 2014-2015). Le premier essai en 2013-2014 a été un test de méthodologie. Des modalités de traitements hydriques et azotés contrastées ont été appliquées, avec notamment : conditions optimales (I⁺N⁺, irrigation et N azote non limitant), pluviales (II-N⁺) et pluviales avec N limitant (I⁻N⁻). L'alimentation en azote (N) précise est décrite dans la section suivante. Les 4 variétés de blé étaient APACHE, HYSTAR, NOGAL (*Triticum aestivum* L.) et MIRADOUX (blé dur français, *Triticum durum* Desf.). Le plan parcellaire utilisé est un bloc complet randomisé avec trois répétitions. La superficie de chaque parcelle expérimentale était de 9,5 x 6,6 m². Le blé a été cultivé après un an de blé dur, le tournesol étant la culture précédente. Pour l'essai 2014-2015, les cultivars de blé ont été semés fin octobre 2014 à une densité de 300 grains par m². Le cumul des précipitations entre le 28 octobre 2014 et le 01 juillet 2015 s'élève à 539 mm. L'irrigation a été appliquée sur I⁺N⁺ et I⁺N⁻, six fois totalisant 189 mm, tandis que les parcelles pluviales n'ont reçu aucune irrigation, provoquant un stress hydrique à partir du stade dernière feuille ligulée (Z39). L'engrais azoté a été appliqué à quatre taux différents: I⁺N⁺ (230 kg.ha⁻¹, quatre applications); I⁺N⁻, (100 kg.ha⁻¹, deux applications); I⁻N⁺ (150 kg.ha⁻¹, trois applications) et I⁻N⁻ (50 kg.ha⁻¹, une application).

Prélèvements aériens destructifs

La masse et la teneur en azote des parties aériennes ont été déterminées aux différents stades. Des prélèvements destructifs

des parties aériennes ont été opérés sur des placettes de 0,70m² dans chaque parcelle. La masse fraîche et sèche des parties aériennes ont été pesée avant et après séchage à l'étuve à 80°C pendant 48h. La teneur en azote a été calculée avec l'indice de nutrition azotée INN (Justes *et al.*, 1994). Le rendement a été déterminé sur des placettes de 9.5 x 1.225 m² avec une moissonneuse-batteuse (ZURN 150).

Prélèvements racinaires destructifs

Dans les parcelles où les prélèvements aériens ont été effectués, une tarière (40 mm de diamètre) a été utilisée pour recueillir deux échantillons de sol dans la rangée centrale de chaque parcelle, et un troisième échantillon de sol au milieu de l'inter-rang adjacent, les mesures étant pratiquées à 4 stades (tallage (Z25), montaison (Z30), dernière feuille ligulée (Z39) et floraison (Z65)). Les rangs centraux ont été échantillonnés à 10-20 cm et 30-40 cm de profondeur, et les inter-rangs ont été échantillonnés à 30-40 cm. Les racines ont été lavées pendant 10 min en utilisant un éluatrieur hydropneumatique, recueillies sur des tamis de 350 µm, séchées en étuve à 70 ° C pendant 48 heures, puis pesées.

► Estimations racinaires invasives et non invasives sur blé à Gréoux-les-Bains

Estimations invasives : Minirhizotrons

L'imagerie racinaire a été réalisée grâce à des minirhizotrons imagés par un endoscope rotatif (CI-600, CID Bio-Science, Camas, WA, USA), contrôlé par un ordinateur portable. Chaque image obtenue représente une surface de 21,59 cm x 19,56 cm du tube, les images ayant une résolution de 300 ppp (soit 118 pixels.cm⁻¹). Les tubes de minirhizotron étaient des tubes en plastique transparent (PMMA) de 2,0 m de longueur, 6,3 cm de diamètre intérieur et 7,0 cm de diamètre extérieur.

Les parcelles des cultivars Miradoux et Apache dans les 3 conditions I⁺N⁺, I⁺N⁻ et I⁻N⁻, ont été équipée de minirhizotrons sur deux répétitions (1 seule répétition pour Apache en I⁺N⁺), alors que cultivars Hystar et Nogal ont été équipés de minirhizotrons sur 2 répétitions uniquement sur 2 conditions, I⁺N⁺ et I⁻N⁻, les conditions les plus contrastées. Dans ces parcelles, les tubes minirhizotron ont été insérés dans le rang central, avec un angle de 45 °, après la levée des plants. Le forage du sol pour l'installation des tubes a été réalisé à l'aide d'une tarière de 7 cm de diamètre et d'un support à 45 °. Les tubes ont été insérés à une profondeur verticale maximale de 122 cm, en fonction de la profondeur lit rocheux. La partie aérienne de chaque tube a été recouverte de matériaux thermiquement isolants, afin d'empêcher la lumière, la condensation et l'échauffement du tube. Les images ont été capturées aux stades tallage (Z25), montaison (Z30), dernière feuille ligulée (Z39) et floraison (Z65).

Le traitement d'image a été réalisé à l'aide du logiciel Smartroot (Lobet *et al.*, 2011): la longueur des racines et leur diamètre ont été mesurés sur chaque image. La densité de longueur racinaire (en mm.cm⁻²) a été calculée pour chaque tube, en fonction de leur longueur réelle dans le sol.

Estimations non invasives : Mesures d'impédances électriques

Tout d'abord, une campagne expérimentale en conditions contrôlées a été menée afin de déterminer la configuration optimale de mesure électrique pour l'estimation de la masse racinaire d'un plant de blé. Nous avons utilisé trois types de sols aux textures contrastées : un limon (20,9% de sable, 53,3% de limon et 25,8% d'argile), un limon fin (37,7% de sable, 48,7% de limon et 13,6% d'argile) et un limon sableux (60,4% de sable, 26,6% de limon et 12,9% d'argile). Des pots en plastique (12,5

cm x 12,5 cm x 22 cm) ont été remplis avec 2,5 dm³ de sol et semés avec des graines de blé dur (cv Isidur). La teneur en eau du sol a été estimée par pesée quotidienne et maintenue à capacité au champ par irrigation quotidienne. Les mesures ont été effectuées entre 15 et 45 jours après le semis, avec 2 répétitions à chaque date d'échantillonnage.

L'impédance électrique a été mesurée avec un LCR-mètre SIP FUCHS III (Radic Research, Allemagne) à 26 fréquences de courant pré-programmées réparties de façon logarithmique, allant de 0,5 Hz à 20 000 Hz, avec une tension de borne de 1 V. Cet appareil permet des configurations de mesure à 2 électrodes (2T), 3 électrodes (3T) et 4 électrodes (4T). Les grandeurs électriques délivrées par le SIP FUCHS III sont l'amplitude de l'impédance et l'angle de phase.

Au champ, les mesures électriques - amplitude de l'impédance et de l'angle de phase - ont été effectuées aux 4 stades de croissance (Z25 Z30 Z39 et Z65) - avec 3 plantes mesurées par parcelle sur 2 répétitions. L'acquisition a été réalisée avec un SIP Fuchs III utilisant une tension d'entrée de 1 V et une fréquence de 2 Hz dans une configuration à 3 électrodes, fusionnant l'électrode d'injection de courant (C1) et la première électrode de potentiel (P1). L'électrode C1-P1 était une pince crocodile (4 mm de large) placée sur la plante (tige ou feuille) à 5 cm au-dessus du sol, la deuxième électrode de potentiel (P2) et l'électrode de courant de sortie (C2) étaient insérées 5 cm dans le sol, à une distance radiale de 20 cm et 30 cm, respectivement.

Mesure de l'humidité volumétrique du sol

La teneur volumétrique de l'eau dans le sol a été mesurée hebdomadairement avec une TDR portable (réflectométrie temporelle) PICO TRIME IPH64 sur la période allant du 12 avril 2015 au 10 mai 2015, c'est-à-dire entre Z39 et Z65. Vingt-quatre tubes ont été installés sur les mêmes parcelles que celles équipées en tubes de minirhizotron, dans la rangée centrale de parcelles, permettant les mesures toutes les 10 cm.

► Estimations racinaires invasives et non invasives sur maïs à Auzeville

Matériel végétal

Par ailleurs des mesures ont été effectuées sur des plants de maïs au site expérimental d'Auzeville (Haute-Garonne). Huit hybrides de maïs, ayant des traits de racines contrastés, ont été semés en mai 2015 avec deux niveaux de fertilisation phosphatée à 6-7 feuilles par m². L'ensemble de la parcelle a été irrigué selon la pratique agricole commune.

Estimations non invasives :

Mesures d'impédances électriques

Des mesures électriques de la capacité parallèle (C) et de la résistance parallèle (Rp) ont été réalisées à l'aide d'un pont RLS portatif Agilent U1732A à 1V dans une configuration de 2 électrodes, à une fréquence de 1 kHz. L'électrode C1-P1 était une pince crocodile positionnée 5 cm sur la tige au-dessus du sol, et l'électrode C2-P2, une tige en acier inoxydable (diamètre 4 mm) a été insérée à 10 cm avec une profondeur de 10 cm. Sur la période du 9 au 12 juin 2015, 222 plants au stade 6-8 feuilles ont été mesurés électriquement, puis leurs parties aériennes et racinaires ont été prélevées.

3. Résultats et discussion

► Estimations racinaires invasives

Fiabilité de la quantification racinaire

1) Biases de mesure des profils racinaires

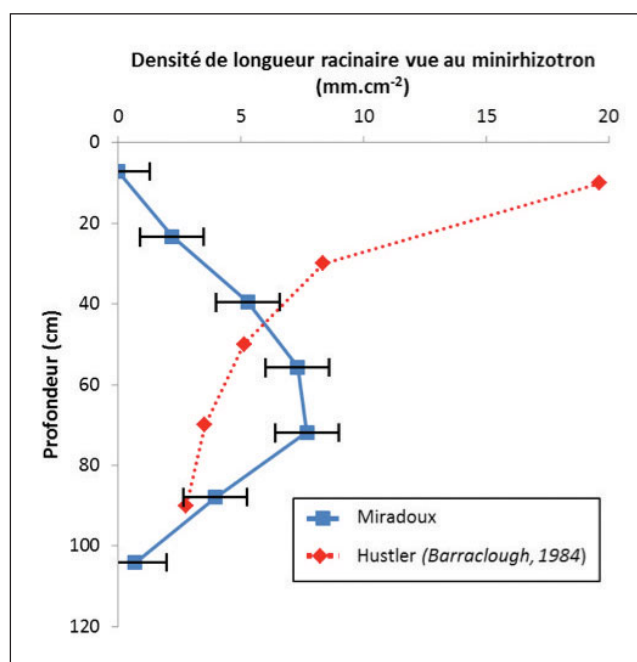


Figure 1 : Profils de densité racinaire mesurés à floraison. En trait continu bleu, mesure obtenue sur le site expérimental pour le cultivar de blé dur Miradoux en IN, et en trait pointillé rouge, mesures issues de la littérature converties en densité de longueur racinaire équivalente (Barracough & Leigh, 1984) sur blé tendre dans des conditions similaires. Les minirhizotrons sous-estiment largement la densité racinaire dans les horizons superficiels (écart entre les courbes bleu et rouge).

Tous les profils racinaires mesurés par les minirhizotrons présentent une diminution de la densité des racines sur les horizons supérieurs du sol (bleu Figure 1), alors que de nombreuses études montrent que les systèmes racinaires du blé colonisent principalement ces horizons superficiels (rouge Figure 1). Ainsi les minirhizotrons sous-estimerait la densité de longueur racinaire sur les horizons superficiels, jusqu'à 30 cm de profondeur.

Il apparaît que cette sous-estimation de la densité racinaire dans les couches superficielles soit le problème majeur de cette technique minirhizotron et qu'une attention particulière doit lui être accordée. Des biais similaires ont été signalés sur les espèces graminées (Gregory, 1979; Upchurch et Ritchie, 1983; Merrill *et al.*, 1987) et dans nos tubes orientés à 45°. Ce biais est probablement dû à l'illumination du haut des tubes, comme cela a été observé dans des expériences antérieures (Munoz-Romero *et al.*, 2010), et ce, malgré l'isolation thermique et optique couvrant la partie émergée des tubes. Une solution pourrait consister à ajouter une grande quantité de terre à la base du tube, et de s'assurer que les plantes autour de la base du tube soient bien enracinées.

2) Conversion des données minirhizotrons en équivalent de prélèvements destructifs

La conversion des données des minirhizotrons en masses réelles de racines est un problème complexe, et la solution la plus simple est de considérer un volume d'échantillonnage équivalent. La distribution du facteur de conversion, nécessaire pour transformer les données de minirhizotrons en échantillons de masse racinaire équivalents, a été obtenue à partir des données de racines recueillies dans la profondeur de 30-40 cm. Chaque prélèvement donnant un facteur de conversion propre, facteur de conversion unique pour toutes les données minirhizotrons est donné par la valeur médiane de la distribution de ce dernier. Ainsi, le facteur de conversion trouvé est égal 0,61 m².g⁻¹ et avec un intervalle de confiance à 95% compris entre 0,50 m².g⁻¹ et 0,73 m².g⁻¹. En

supposant une valeur de de longueur spécifique (longueur de racine par unité de masse, notée SRL) de 180 mg^{-1} (Løes et Gahoonia, 2004), constante sur tous les horizons (Zhang *et al.*, 2015), nous estimons une profondeur de champ de vision ϵ du minirhizotron, égale à 3,5 mm, comprise entre 2,8 et 4,1 mm (intervalle de confiance de 95%).

La valeur du facteur de conversion proposée dans notre étude semble être en accord avec la profondeur de champ précédemment estimée (Johnson *et al.*, 2001, Zhang *et al.*, 2008) à 2-3 mm. Nous avons trouvé une profondeur de champ proche (3,5 mm) en utilisant la valeur moyenne de SRL pour les cultivars de blé d'hiver (Løes et Gahoonia, 2004). Cependant, la SRL n'a pas été spécifiquement mesurée, et des valeurs plus élevées de SRL conduisent à une profondeur de champ plus faible, et vice versa.

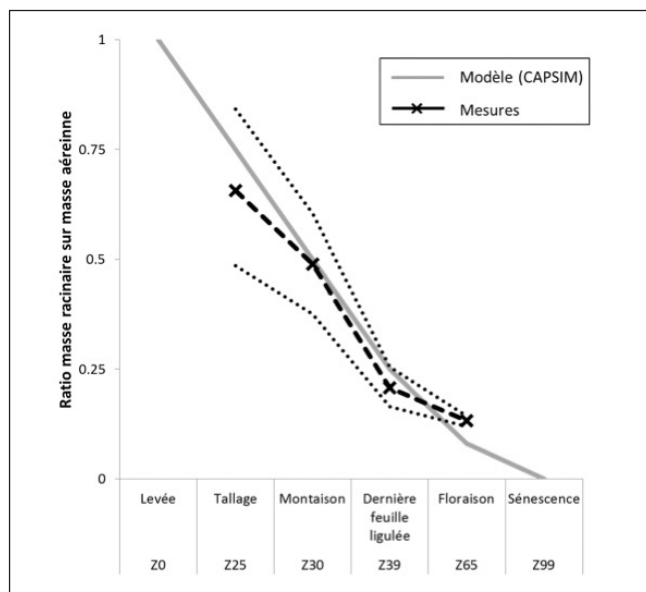


Figure 2 : Dynamique du rapport masse racinaire sur masse aérienne obtenu avec le minirhizotron. Ce rapport R:S est représenté (x) aux stades tallage (Z25), montaison (Z30), dernière feuille ligulée (Z39) et floraison (Z65), avec son intervalle de confiance à 95% (lignes pointillées). La ligne grise continue est le rapport R:S utilisé pour modéliser la croissance du blé dans le modèle APSIM. Les biomasses racinaires résultent de la somme des deux techniques d'échantillonnage différentes, c'est-à-dire l'échantillonnage à la tarière et au minirhizotron. Les valeurs moyennes du rapport R:S aux stades tallage (Z25), montaison (Z30), dernière feuille ligulée (Z39) et floraison (Z65) sont 0.66 ± 0.17 , 0.49 ± 0.11 , 0.21 ± 0.05 et 0.13 ± 0.02 .

Les estimations de masses racinaires obtenues via des prélèvements destructifs sur les horizons 10-20 cm et 30-40 cm, couplées à des mesures issues des minirhizotrons, conduisent à des valeurs de R:S dans la gamme des observations précédentes (Chaudhuri *et al.*, 1990, Li *et al.*, 2001, Allard *et al.*, 2013) Conditions de croissance. De plus, l'évolution avec le temps de ce rapport R:S est cohérente avec celle utilisée en modélisation de la croissance des grandes cultures (Keating *et al.*, 2003) (Figure 2). Cependant, la SRL n'étant en réalité pas constante parmi les cultivars, et variable selon les conditions de culture (Løes et Gahoonia, 2004; Nakhforoosh *et al.*, 2014), les valeurs de R:S ne sont que des estimations.

Toutefois, les minirhizotrons permettent des répétitions d'échantillonnage sans destruction apparente sur le terrain, donnant ainsi accès à une dynamique fine, à la vitesse d'enracinement ou à la sénescence après la floraison. De plus, son grand volume de la zone d'échantillonnage lui confère une précision relativement élevée.

Plasticité des systèmes racinaires face aux stress hydriques et azotés

Les profils de densité de longueur de racines vues au minirhizotron du cultivar Apache dans les traitements I^+N^+ , I^-N^+ et I^-N^- , aux stades tallage (Z25), montaison (Z30), dernière feuille ligulée (Z39) et floraison (Z65) sont présentés Figure 3. A floraison, comparé au traitement I^-N^+ , les traitements I^+N^+ et I^-N^- donnent des valeurs plus élevées de densité de longueur de racines dans les couches profondes du sol (> 60 cm). Par ailleurs, les profils en I^+N^+ obtenus à floraison présentent un maximum de densité racinaire à 88 cm de profondeur puis une diminution, alors que les profils en I^-N^- montrent une augmentation continue sur la toute longueur des tubes minirhizotrons.

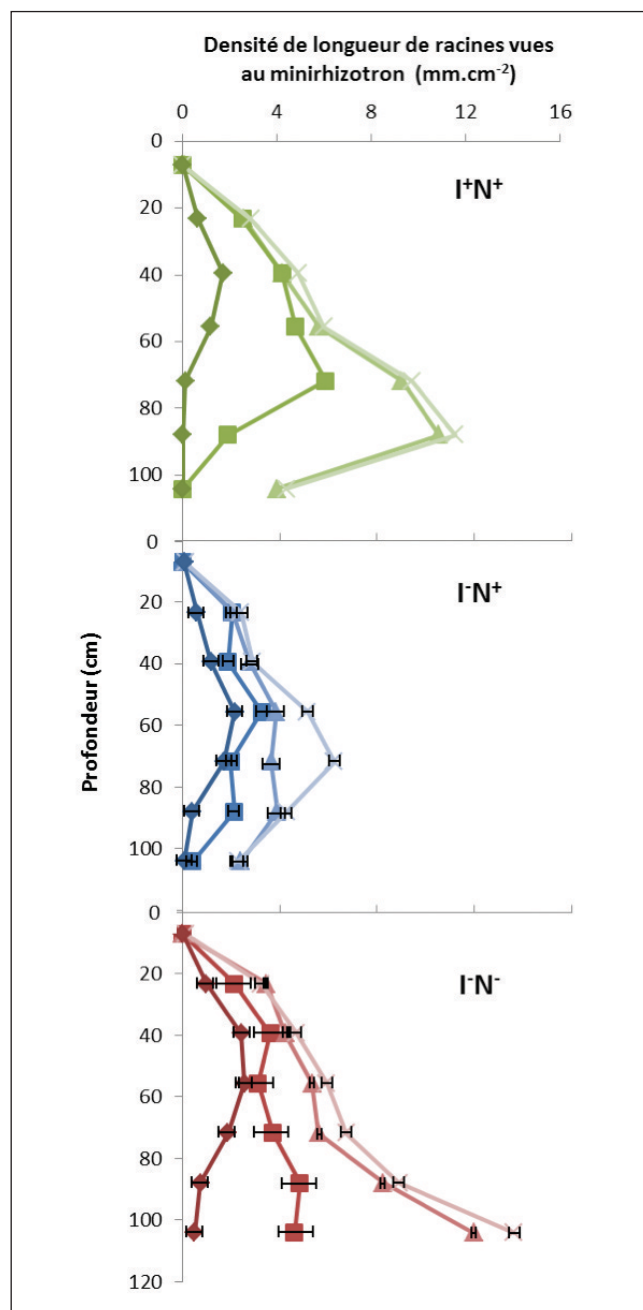


Figure 3 : Profils de densité racinaire mesurés par les minirhizotrons installés dans les parcelles du cultivar de blé tendre Apache, dans les conditions I^+N^+ , I^-N^+ et I^-N^- , à différents stades développements. Du plus foncé au plus clair : stades tallage (Z25, \blacklozenge), montaison (Z30, \blacksquare), dernière feuille ligulée (Z39, \blacktriangle) et floraison (Z65, \times). Les stress hydriques ont eu lieu début d'avril (montaison, Z30), alors que la carence en azote a pris place dès le début janvier (tallage, Z25).

Les deux autres cultivars (Nogal et Hystar) ont été mesurés dans les conditions les plus contrastées (i.e. I+N⁺ et I+N⁻). Les profils racinaires de ces deux cultivars sont comparés à ceux d'Apache et de Miradoux dans la Figure 4 en conditions multi-stressées (I+N⁻). Le cultivar Hystar - un blé hybride de blé d'ascendance Apache - présente un profil d'enracinement similaire à celui du cultivar Apache dans les conditions les plus contrastées (i.e. I+N⁺ et I+N⁻). A l'inverse, le cultivar Nogal - un blé synthétique - présente deux types d'enracinements différents : un semblable à celui du cultivar de blé tendre Apache en I+N⁺, alors qu'en I+N⁻ plus proche du cultivar de blé dur Miradoux.

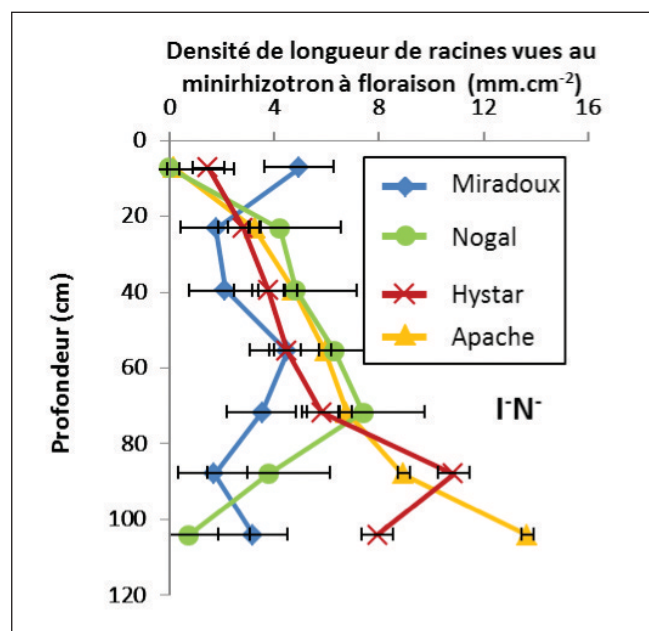


Figure 4 : Comparaison des profils de densité racinaires mesurés par les minirhizotrons à floraison (Z65) en moyenne pour chaque cultivar dans des conditions stressantes (I+N⁻). On trouve des similitudes dans les profils d'enracinement des cultivars Apache et Hystar et des cultivars Miradoux et Nogal. On peut établir un parallèle avec leur rendement, les rendements les plus élevés étant obtenus par les cultivars Apache et Hystar (7,17 t.ha⁻¹, 7,65 t.ha⁻¹), des rendements les plus faibles étant obtenus par les cultivars Miradoux et Nogal (5,79 t.ha⁻¹, 6,06 t.ha⁻¹).

La croissance des systèmes racinaires mesurée avec les minirhizotrons a suivi la dynamique attendue, les différences dans les profils racinaires apparaissant lors de la différenciation des conditions de culture, autrement dit au début du stress azoté, apparu au stade montaison (Z30). Les mesures racinaires obtenues par minirhizotron ont montré qu'à floraison, les systèmes racinaires étaient plus profonds en I+N⁻ qu'en I+N⁺, ce qui est l'effet opposé de la combinaison d'un stress hydrique et azoté permanent (Barraclough *et al.*, 1989).

Corrélation entre mesures racinaires et les rendements

En dépit des biais dans l'estimation du système racinaire dans les horizons superficiels, nous avons observé qu'à floraison, la densité racinaire moyenne mesurée tout le long du tube possède un impact important sur le rendement ($r^2 = 0,48$, Figure 5) tout traitement considéré. De plus, une relation similaire a été observée sur des cultures de blé avec la même gamme de rendement (5-11 t.ha⁻¹), avec un coefficient de détermination similaire ($r^2 = 0,56$) (Barraclough et Leigh, 1984) - les mesures racinaires obtenues à l'aide de prélèvements destructifs - confirmant l'intérêt des mesures minirhizotrons face aux prélèvements destructifs classiques.

La pertinence de ces mesures minirhizotrons à floraison est différente selon les conditions hydriques. En effet, nous avons observé que la densité racinaire moyenne est en corrélation avec le

rendement en conditions pluviales ($r^2 = 0,41$), alors qu'elle ne montre aucun effet sur le rendement en conditions irriguées ($r^2 = 0,00$). De plus, il apparaît que la masse racinaire sèche totale des profils (combinaison entre les prélèvements superficiels et les mesures minirhizotrons) ne corrèle pas avec le rendement ($r^2 = 0,012$ et $r^2 = 0,11$ en conditions irriguées et pluviales). Ceci illustre le poids important de la colonisation des horizons profonds par les systèmes racinaires sur le rendement en cas de sécheresse tardive.

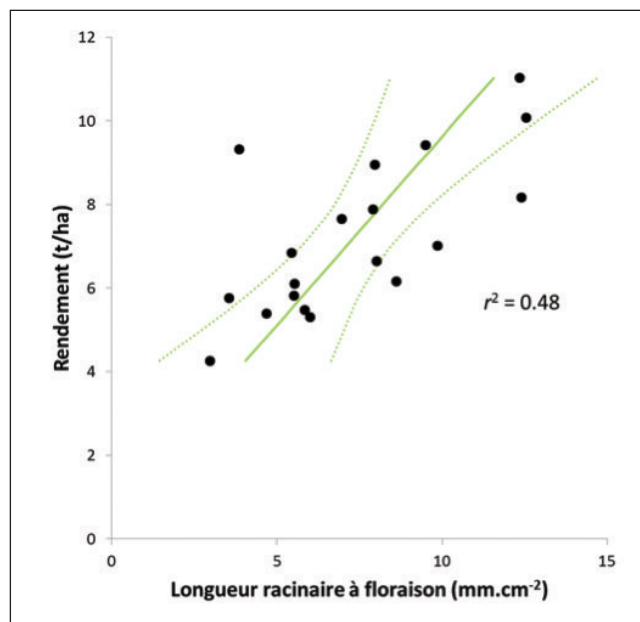


Figure 5 : Corrélation entre le rendement (t.ha⁻¹) et la densité longueur racinaire totale (mm.cm⁻²) à floraison (Z65), tout cultivar et traitement confondu. La droite de régression, son intervalle de confiance de 95% et le coefficient de détermination sont présentés pour les tubes minirhizotron suffisamment profonds (profondeur > 40cm, n = 19).

De plus, il est intéressant de noter que, dans les conditions pluviales, la biomasse des parties aériennes et le rendement ne sont pas corrélés, contrairement aux conditions irriguées. De façon similaire, dans les conditions pluviales, la masse des racines ne corrèle pas la biomasse aérienne - à l'opposé de ce qui est observé en conditions irriguées. Ainsi, dans nos conditions de pluviométrie, la biomasse aérienne à floraison ne donnait pas d'indications sur le futur rendement obtenu, ni sur la tolérance des cultivars à la sécheresse.

Cependant, étant donné que la technique n'est pas fiable dans les horizons superficiels, les résultats ne sont applicables que sur des sols profonds. Même si l'échantillonnage destructif à la tarière compense ce biais de surface, la quantification de l'augmentation des densités de racines peu profondes (Kmoch *et al.*, 1957, Herrera *et al.*, 2007) reste inaccessible aux minirhizotrons.

Cependant, même si les traits des plants de blé à floraison donnent des indications sur les futurs rendements à la récolte, la dynamique de sénescence des différents organes du blé post-floraison a une grande influence sur le rendement (Passioura, 1977). Néanmoins, cette technique permet d'évaluer les stratégies d'enracinement, ce qui en fait un outil précieux pour la comparaison des cultivars et pour l'amélioration des modèles d'enracinement.

Impact des plasticités variétales observées sur le rendement

- 1) Rendements supérieurs en conditions multi-stressées qu'en conditions de stress hydrique seul

L'eau a été le principal facteur limitant, car les écarts de rendement (ΔGY) attribuables aux différents traitements

d'irrigation étaient plus importants que les écarts dus aux traitements par l'azote (Tableau 1). Néanmoins, la combinaison d'un stress azoté et hydrique apparaissant successivement a effectivement produit un effet positif sur les rendements, les rendements en I⁺N⁺ ont été plus élevés que les rendements en I⁻N⁺. Les contraintes dues à la limitation de l'eau se sont produites au début d'avril, alors que la carence en azote a pris place au début de janvier, contrastant avec les rendements obtenus par une sécheresse permanente et sévère associée à une carence en azote (Barraclough *et al.* *et al.*, 1989).

Traitement	Génotype	GY (t.ha ⁻¹)	SDM (t.ha ⁻¹)	RDM (t.ha ⁻¹)	R:S (-)
I ⁺ N ⁺	Miradoux	8.79	10.53	1.56	0.15
	Apache	9.04	10.85	1.24	0.11
	Hystar	10.33	11.84	1.67	0.14
	Nogal	9.12	11.02	1.48	0.13
Moyenne I ⁺ N ⁺		9.32	11.06	1.49	0.13
ETR/EC I ⁺ N ⁺		0.44	1.23	0.18	0.05
I ⁺ N ⁻	Miradoux	7.12	8.22	0.88	0.11
	Apache	8.31	8.21	0.96	0.12
	Hystar	9.87	9.75	0.91	0.09
	Nogal	7.34	8.32	1.08	0.13
Moyenne I ⁺ N ⁻		8.16	8.62	0.96	0.11
ETR/EC I ⁺ N ⁻		0.57	1.05	0.12	0.02
I ⁻ N ⁺	Miradoux	4.91	8.30	1.13	0.14
	Apache	5.19	9.89	1.10	0.11
	Hystar	6.26	9.24	1.05	0.11
	Nogal	6.14	9.25	0.80	0.09
Moyenne I ⁻ N ⁺		5.62	9.17	1.02	0.11
ETR/EC I ⁻ N ⁺		0.52	0.72	0.14	0.02
I ⁻ N ⁻	Miradoux	5.79	7.50	0.91	0.12
	Apache	7.17	9.06	1.39	0.15
	Hystar	7.65	8.26	1.29	0.16
	Nogal	6.06	8.42	1.25	0.15
Moyenne I ⁻ N ⁻		6.67	8.31	1.21	0.14
ETR/EC I ⁻ N ⁻		0.47	1.00	0.36	0.04

Tableau 1 : Effet des traitements sur les variables racinaires et aériennes à floraison. Le tableau montre les valeurs des moyennes par parcelle de la masse sèche aérienne (SDM, t.ha⁻¹), la masse racinaire sèche (RDM, t.ha⁻¹) et le rapport masse racinaire/aérienne (R:S, sans dimension) et du rendement (GY, t.ha⁻¹) à la récolte. L'écart type résiduel (ETR) des rendements et les écarts types (EC) de la masse sèche aérienne, de la masse racinaire sèche, du rapport masse racinaire/aérienne est donné par modalité (tout cultivar confondu).

Cet effet contre-intuitif des conditions multi-stressées n'est pas lié à une mauvaise évaluation de l'apport en azote (Sharma et Chaudhary, 1983), d'après les indices de nutrition azotés (INN) - les INN des parcelles N⁻ était 0,70 alors que INN des parcelles N⁺ était de 1,03 - , même si en conditions pluviales les parties aériennes affichent une teneur nettement plus faible en azote.

De plus, les écarts de rendement (Δ GY) entre les conditions multi-stressées (I⁻N⁻) et optimales (I⁺N⁺) étaient plus faibles pour le cultivar de blé tendre que pour le cultivar de blé dur (Δ GY = 1,87 t.ha⁻¹ et Δ GY = 3 t.ha⁻¹, pour les cultivars Miradoux et Apache), ce qui illustre une meilleure adaptation des cultivars de blé tendre à une combinaison d'un stress azoté constant et d'une sécheresse tardive.

2) Variation variétale de la plasticité du système racinaire

Parallèlement à ces écarts de rendement, il apparaît que le cultivar de blé dur et le cultivar de blé tendre présentent deux profils d'enracinement différents, notamment dans des conditions de culture sous-optimales. Dans ces conditions multi-stressées (I⁻N⁻), le cultivar de blé tendre (Apache) présente un système racinaire profond, tandis que le système racinaire du cultivar de blé dur

(Miradoux) est plus superficiel (Figure 6). La densité racinaire du cultivar de blé tendre ne diminue avant le fond des tubes de minirhizotron, contrairement aux systèmes de racines de blé dur qui présente une diminution significative (Figure 6)

Ainsi, ce système racinaire plus profond a procuré une plus grande tolérance à la sécheresse en augmentant la capacité à capturer l'eau située dans les horizons profonds du sol (Lopes et Reynolds, 2010), et finalement, les rendements du cultivar Apache sont supérieurs à ceux de Miradoux dans ces conditions multi-stressées.

Les profils densités racinaires semblent être dépendants des cultivars, et un parallèle peut être établi entre les rendements des cultivars en conditions multi-stressées et l'architecture racinaire vue par minirhizotrons, illustré par la Figure 4. Le cultivar Hystar - cultivar hybride d'Apache - présente une architecture racinaire similaire à celui du cultivar Apache en conditions optimales (I⁺N⁺, non présenté) et en conditions multi-stressées (I⁻N⁻, Figure 4), dénotant les mêmes traits de résistance à la sécheresse qu'Apache (Δ GY = 1,87 t.ha⁻¹ et Δ GY = 3 t.ha⁻¹, pour les cultivars Apache et Miradoux).

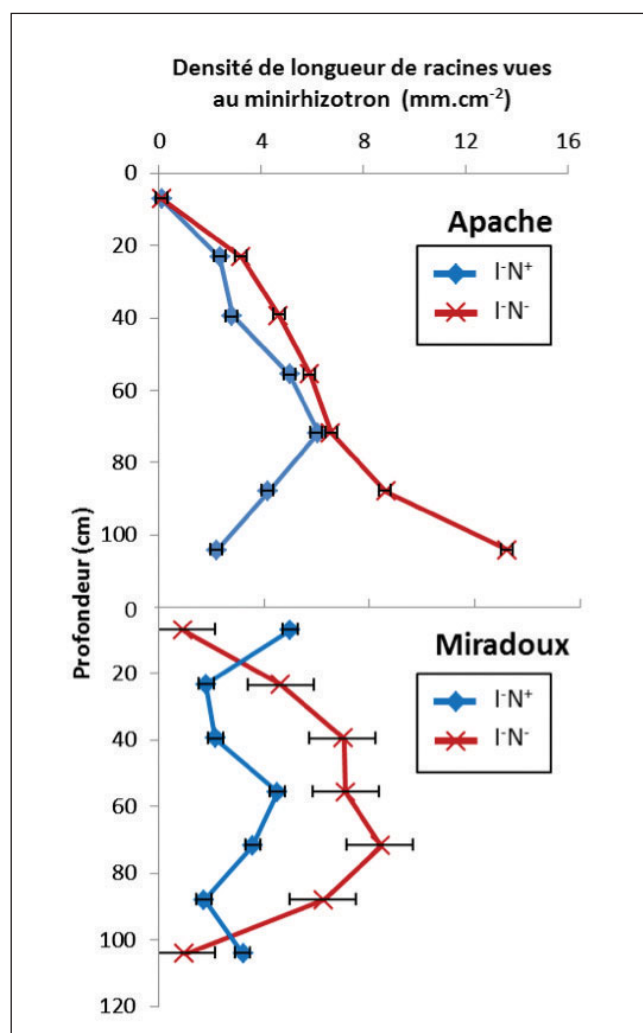


Figure 6 : Comparaison des profils d'enracinement vus par minirhizotrons des cultivars de blé dur Miradoux et de blé tendre Apache en conditions pluviales (I⁺N⁺ en bleu, et I⁻N⁻ en rouge) à floraison (Z65). En conditions de stress azoté (courbe rouge), le système racinaire de la variété Apache est bien plus développé en profondeur que sa contrepartie subissant uniquement un stress hydrique. Cette différence de profil d'enracinement est nettement moins prononcée pour le cultivar de blé dur Miradoux. L'écart de rendement (GY) entre (I⁺N⁺ et I⁻N⁻) pour Apache est de 3 t.ha⁻¹, supérieur à celui de Miradoux (1,87 t.ha⁻¹).

A l'inverse, une relation plus complexe lie le cultivar de blé synthétique et le cultivar de blé dur (Nogal et Miradoux). Le cultivar synthétique Nogal présente la même architecture racinaire que le cultivar de blé tendre Apache en conditions optimales (I+N⁺), alors que leurs architectures racinaires en conditions multi-stressées (I-N) sont comparables.

Les génotypes de blés hexaploïdes synthétiques, développés pour accroître la variabilité génétique du blé, n'ont pas été spécifiquement testés pour la tolérance au stress (Pradhan *et al.*, 2012). En conséquence, l'architecture racinaire du cultivar Nogal pourrait ne pas être adaptée à des conditions sous-optimales, contrairement à celles des cultivars de blé tendre.

► Estimations racinaires non invasives

Optimisation de la méthode électrique en conditions contrôlées

Le but de cette étape en conditions contrôlées est d'améliorer les estimations de biomasses racinaires dans des conditions plus proches du champ en utilisant des sols réels au lieu de cultures hydroponiques - publié dans Postic & Doussan (2016).

1) Effet de la fréquence du signal sur la qualité d'estimation de masse racinaire

Les coefficients de détermination tirés des corrélations linéaires entre la masse racinaire sèche et la capacité parallèle (C) sont représentés sur la Figure 7 en fonction de la fréquence du signal électrique. Cette corrélation varie selon la fréquence dans les 3 classes texturales de sols utilisés. En moyenne pour les 3 types de sols, le coefficient de détermination maximal ($p < 0,01$), tout sol confondu, entre la masse racinaire sèche et C est égal à $r^2 = 0,787$ et se produit à une fréquence de 116 Hz. Dans cette configuration, la relation masse racinaire sèche (RDM, en g) avec C (en nF) est : $C = 4.2 \times RDM + 0.37$

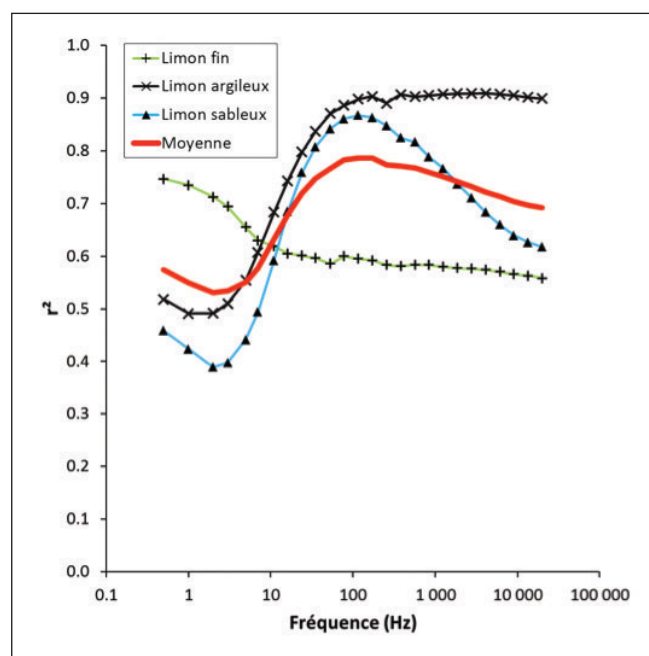


Figure 7 : Coefficient de détermination (r^2) entre la masse racinaire sèche et la capacité électrique, en fonction de la fréquence. Le tracé semi-logarithmique a été obtenu à partir de mesures en configuration 3 électrodes (3T), sur une plage de fréquences de 0,5 à 20 000 Hz (en échelle logarithmique). Les plantes ont été cultivées dans des limons fins (+), des limons (x) et des limons sableux (▲|N⁺). La ligne rouge représente la moyenne des trois types de sols. La fréquence optimale pour le sol moyen est de 116 Hz.

Ce travail montre que la précision des variables électriques utilisées pour prédire la biomasse dépend de la fréquence. Les meilleures estimations ont été obtenues dans une plage de fréquences spécifique, en utilisant la capacité parallèle comme approximation de l'estimateur de la biomasse.

2) Effet du type d'électrode utilisé : pince vs aiguille

Les pinces étant moins destructrices et plus praticables que les aiguilles, leur utilisation en tant qu'électrode de contact à la plante est préférable, à condition qu'elles ne biaisent pas les mesures capacité électrique.

Les différences relatives moyennes de la capacité parallèle ΔC , entre les mesures obtenues à l'aide d'une aiguille et d'une pince, tendent à augmenter avec la fréquence du signal électrique. En configuration 2T, la différence relative n'était pas statistiquement significative ($p\text{-value} > 0,01$) dans la plage de fréquences de 0,5 Hz à 13458 Hz. La même chose s'est produite pour les configurations 3T et 4T, mais dans la gamme de fréquences plus étroite de 0,5 Hz à 381 Hz.

Ainsi l'utilisation de pinces apparaît préférable pour les estimations de masse racinaires via la capacité électrique, en dehors des plages de fréquences plus élevées, où les mesures d'aiguille et de pince peuvent présenter des écarts.

3) Effet du nombre d'électrodes utilisées

Selon le nombre d'électrodes utilisées, les mesures peuvent être biaisées de différentes manières. Par exemple, avec 2 électrodes (2T), les mesures sont biaisées par des impédances dites de contact. A l'opposée, la configuration avec 4 électrodes (4T) est connue pour être plus fiable, et est utilisée dans l'électronique de précision. Elle élimine l'impédance de contact et permet des mesures précises de l'impédance. La configuration avec 3 électrodes (3T) est une configuration intermédiaire, où seule l'impédance de contact de l'électrode de la centrale est impliquée.

Nos mesures en (3T) présentent les meilleures valeurs de r^2 , tandis que les mesures de 2 électrodes ont des valeurs de r^2 légèrement plus faibles. La configuration 4T affiche la pire qualité d'estimation de la masse racinaire, avec $r^2 < 0,5$. Les mauvaises qualités d'estimations de la masse sèche racinaire en configuration 4T sont probablement dues à des problèmes de positions des électrodes sur la plante. En effet, il a été montré que la capacité mesurée est très sensible à la position de l'électrode sur la tige (Chloupek, 1972, Chloupek *et al.*, 2010], en particulier pour l'électrode située près de la base de la tige. Nos mesures en 4T impliquaient un contact de l'électrode très proche de la base de la tige (quelques mm). Ainsi, un petit écart sur la position de l'électrode située à la base de la tige pourrait impliquer une grande différence dans la capacité mesurée.

Domaine d'application de la méthode électrique en conditions au champ

Le but de cette étape au champ est de tester la validité des mesures électriques et de juger du meilleur proxy de masse racinaire à utiliser selon les différents stades et conditions de sol.

1) Estimations de masse racinaire sur de jeunes plants de maïs au champ

La relation linéaire entre capacité électrique et masse racinaire mesurées sur des jeunes plants de maïs est illustrée par la Figure 8. La teneur en eau du sol au moment des mesures était relativement élevée avec humidité gravimétrique moyenne de $0,25 \text{ g.g}^{-1}$. La masse racinaire sèche moyenne était de $0,70 \text{ g}$, avec un écart type (SD) de $0,31 \text{ g}$. Une corrélation forte a été obtenue ($R^2 = 0,69$) entre la masse racinaire sèche et la capacité électrique (C).

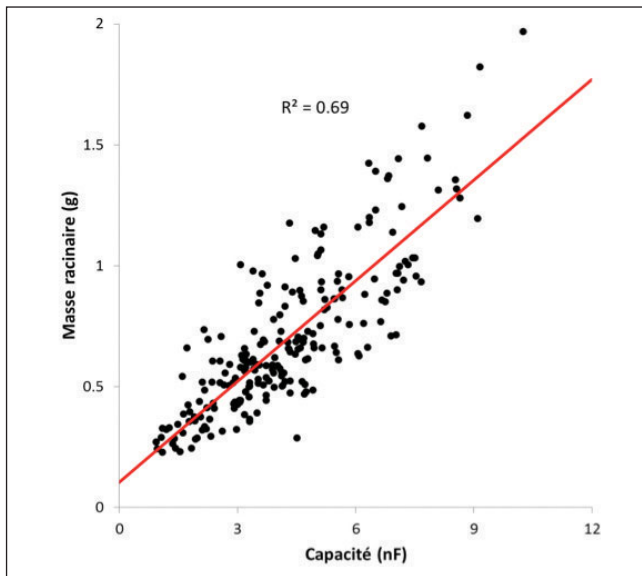


Figure 8 : Corrélation entre masse racinaire sèche et capacité électrique, in situ sur plants de maïs au stade 6-8 feuilles dans des conditions de sol humide. La régression linéaire est représentée par la ligne rouge et son coefficient de détermination R^2 est présenté. Au cours des expériences, la teneur en eau du sol gravimétrique était de $0,25 \text{ g.g}^{-1}$.

Il semble qu'une humidité élevée du sol couplée à un stade de développement précoce de la plante forment les meilleures conditions pour obtenir une relation significative. Il a été récemment montré que, dans ces conditions (humide du sol), la capacité électrique mesurée est plus déterminée par la section transversale de la racine ou de la tige à la surface du sol que par les tissus racinaires sous la surface (Dietrich *et al.*, 2012). La relation entre la capacité et la biomasse racinaire découlerait alors de la relation allométrique entre la section de la tige et la masse de la plante.

2) Qualité de la capacité électrique pour l'estimation racinaire sur des plants de blé en fonction du stade de développement

Les coefficients de détermination R^2 pour chaque condition, pour les différents compartiments de profondeur de la masse racinaire (masse totale, profonde et superficielle) sont présentés dans le Tableau 2 pour chaque stade de développement donné. Le coefficient de détermination r^2 entre la capacité et la masse racinaire sèche des plants de blé à chaque étape de croissance est représenté Figure 9b.

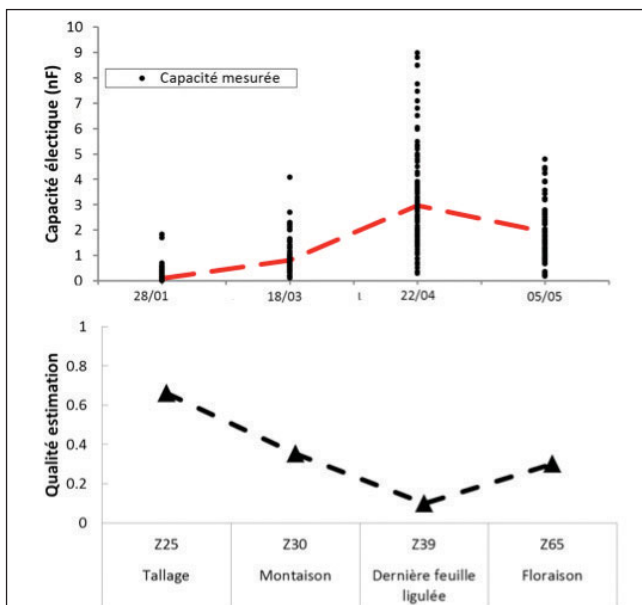


Figure 9 : Variation et performance in situ de la capacité pour l'estimation de la masse racinaire sèche durant la période de culture du blé. (A) Evolution temporelle des capacités mesurées sur les plantes (C, en Farad) de chaque parcelle expérimentale (points), la ligne pointillée représentant la valeur médiane à chaque date d'échantillonnage, correspondant à 4 stades de développement contrastés. Les valeurs médianes (et l'écart-type) de C sont de 0,11 (0,4), 0,81 (0,75), 2,97 (2,27) et 1,92 (1,11) nF, aux stades tallage (Z25), à montaison (Z30), dernière feuille ligulée (Z39) et floraison (Z65). (B) Les données utilisées pour la régression comprennent les parcelles irriguées et pluviales (la sécheresse ayant débuté au stade Z39). Les changements dans le coefficient de détermination R^2 (triangles noirs pleins) montrent que de bonnes estimations de la masse des racines sont produites dans les premiers stades de développement, avant la sécheresse (Z25 et Z30), alors que de mauvaises estimations sont produites pendant la période sèche (stades Z39 et Z65).

Traitement	Variable	Stade	Coefficient de détermination r^2		
			Masse racinaire totale	Masse racinaire superficielle	Masse racinaire profonde
Irrigué	C	Z25	0.86	0.86	0.72
		Z30	0.83	0.83	0.44
		Z39	0.19	0.27	0.34
	X	Z25	0.79	0.84	0.69
		Z30	0.78	0.78	0.54
		Z39	0.12	0.34	0.25
		Z65	0.50	0.33	0.24
Pluvial	C	Z25	0.34	0.20	0.91
		Z30	0.54	0.53	0.32
		Z39	0.28	0.32	0.08
		Z65	0.18	0.37	0.07
	X	Z25	0.65	0.47	0.86
		Z30	0.89	0.89	0.23
		Z39	0.35	0.39	0.14
Tout	C	Z25	0.66	0.64	0.56
		Z30	0.35	0.35	0.21
		Z39	0.10	0.29	0.05
		Z65	0.30	0.14	0.17
	X	Z25	0.39	0.32	0.65
		Z30	0.31	0.31	0.27
		Z39	0.32	0.33	0.09
Z65	0.17	0.38	0.08		

Tableau 2 : Performances in situ de la capacité parallèle (C) et de la réactance (X) dans l'estimation de la masse racinaire totale, superficielle et profonde. Le coefficient de détermination r^2 a été calculé pour chaque stade de développement, pour les différents compartiments racinaires (masse totale, profonde et superficielle).

La capacité électrique semble être un outil peu efficace pour surveiller le développement in situ des racines dans des conditions de sol hétérogènes. En effet, la qualité d'estimation (le coefficient de corrélation R^2) de masses racinaires avec les mesures de capacité varie sur la période de culture (Figure 9b), diminuant après Z30, jusqu'à atteindre des niveaux de corrélation non significatifs ($r^2 = 0,10$ à Z39 et $r^2 = 0,30$ à Z65). De plus, la tendance suivie par les mesures de capacité aux stades de croissance entre Z39 et Z65 (Figure 9a) ne correspond pas à la tendance générale de la croissance de la masse racinaire. Ainsi, une comparaison directe entre les mesures électriques effectuées à différents stades de développement de la plante peut ne pas conduire à des estimations fiables de changement de masse de racine.

3) Variable électrique et conditions d'humidité du sol à considérer au stade reproductif

À floraison, La masse de la racine a été mieux détectée par les mesures de réactance que celles de capacité (Tableau 2). Cette estimation de la masse des racines a été renforcée par la faible teneur en eau du sol dans les conditions pluviales, laissant les

racines superficielles dans un sol électriquement résistif. En outre, à mesure que le déficit hydrique augmentait, la performance de la réactance comme estimateur de la masse racinaire superficielle a augmenté (Tableau 2, augmentation entre Z39 et Z65). En revanche, dans les conditions irriguées, ses performances d'estimation de la réactance étaient plus faibles, en raison de la conductivité électrique du sol élevée.

Ces observations impliquent que la conductivité des tissus des racines est plus élevée que la conductivité d'un sol sec. Une différence suffisante entre les conductivités du sol et des tissus racinaires pourrait expliquer une telle corrélation.

L'utilisation de la réactance comme proxy de masse racinaire repose sur l'hypothèse que le diamètre des racines ne varie pas significativement. Dans les cultures de blé, la section moyenne des racines est peu variable avec la profondeur (Fan *et al.*, 2016) et sa variance reste faible (Munoz-Romero *et al.*, 2010). Ainsi, dans ce cas de faible variance du diamètre de la racine, la réactance reste une approximation fiable de la masse racinaire située dans un sol faiblement conducteur.

4) Implications pour l'estimation racinaire en conditions contrôlée et au champ

Le stade de développement semble être un facteur dominant dans la précision de la capacité électrique en tant qu'estimateur de masse racinaire au champ. Nos expériences montrent que les masses racinaires des blés mesurées avant Z39 était fortement corrélée à C. La teneur en eau du sol était le deuxième facteur principal dans la précision de l'estimation. Dans nos expériences, les mesures aux stades précoces ont été effectuées dans des sols humides, alors que les mesures ultérieures ont été effectuées dans des sols secs, notamment les horizons supérieurs.

Par conséquent, la conception d'une campagne de mesures électriques doit tenir compte du stade de développement et de la teneur en eau du sol. En conditions contrôlées, pendant les premiers stades de développement encore représentatifs des conditions in situ, et pendant que les relations allométriques sont prédominantes, il semble que la capacité électrique puisse être utilisée comme estimateur de masses racinaires, uniquement en sols humides. In situ, lorsque les stades de développements plus avancés sont accessibles, les relations allométriques impliquant la masse racinaire peuvent différer selon le traitement appliqué. Ainsi, si des conditions de sol sec peuvent être atteintes dans les horizons supérieurs du sol, la réactance pourrait fournir une précieuse estimation de la masse de racines peu profondes.

Néanmoins, il apparaît que ce type de méthode électrique, en utilisant cette fois-ci la réactance comme proxy de la masse racinaire, serait applicable dans des conditions de sécheresse. Cela constituerait un outil précieux pour la sélection de cultures en cas de résistance à la sécheresse, applicable aux études sur les abris de pluie pour simuler la sécheresse ou les régions touchées par la sécheresse dans le monde telles que les régions méditerranéennes et les régions tropicales semi-arides.

5) Utilisation de la réactance en tant que proxy de la masse racinaire en sélection variétale

L'échantillonnage de biomasse racinaire par prélèvements étant lui-même sujet à une certaine variabilité, la puissance d'estimation de la biomasse racinaire à partir de la réactance pourrait être en réalité plus grande. En utilisant la réactance en tant que proxy de la biomasse racinaire, nous pouvons évaluer la pertinence de son utilisation en conditions pluviales ou irriguées, et nous pouvons juger de la quantité de réplifications à effectuer pour discriminer des effets liés aux génotypes ou aux traitements de fertilisation.

En supposant que la distribution des valeurs de réactance dans une parcelle suive une distribution normale, on constate que les données permettent de déterminer un effet de la variété sur la réactance uniquement en pluvial (Tableau 3). Ceci indique que la variance des mesures est suffisamment faible pour distinguer au moins deux groupes parmi les variétés. Dans notre cas seul Apache obtient des mesures statistiquement différentes des trois autres variétés. En extrapolant les résultats pour un nombre plus grand d'échantillons, qui suivent la même distribution statistique que nos mesures expérimentales, il est possible d'évaluer l'effet de l'augmentation du nombre de mesures par parcelle sur la possibilité de distinguer des génotypes (Tableau 3).

Traitement		Nombre de mesures n par parcelle					
		6†	6	9	12	16	21
Source de la variance	Génotype	NS	NS	.	.	*	*
	Fertilisation	NS	NS	NS	NS	NS	NS
	Irrigation	**	**	***	***	***	***
	G×N	NS	.	*	**	**	***
	G×I	.	**	**	**	***	***
	N×I	*	.	.	*	*	**
	G×N×I	NS	NS	*	**	**	**
Conditions irriguées	Génotype	NS	NS	NS	NS	NS	NS
	Fertilisation	NS	NS	NS	NS	NS	NS
	G×N	.	*	**	***	***	***
Conditions pluviales	Génotype	*	**	***	***	***	***
	Fertilisation	*	.	.	.	*	**
	G×N	NS	NS	NS	NS	NS	NS
NS	non significatif						
.	p < 0.1						
*	p < 0.05						
**	p < 0.01						
***	p < 0.001						
†	Mesures in situ						

Tableau 3 : Analyse de variance ANOVA de l'effet du génotype (G), de la fertilisation azotée (N) et de l'irrigation (I) sur la réactance échantillonnée au champ (†) et sur des échantillons simulés. La population de mesures de réactance simulées suit une distribution normale ayant pour moyenne et écart type celle de la population mesurée au champ. Les résultats présentés sont des moyennes sur 100 tirages aléatoires.

À floraison, la réactance est un estimateur de la biomasse, uniquement en conditions de sol peu humide. En effet, en conditions irriguées, nous constatons une absence d'effets significatifs du génotype ou de la fertilisation sur les mesures de réactance. Dans ces conditions irriguées, il est alors impossible d'estimer des valeurs de réactance spécifiques à des génotypes, empêchant toute forme de sélection avec un critère basé sur la réactance.

En effet, l'apport d'azote induit une augmentation de la masse racinaire superficielle, et devrait avoir un effet significatif sur les mesures de réactance - celle-ci étant un estimateur de la biomasse racinaire des couches superficielles du sol. En conditions pluviales, nous constatons un effet significatif de l'azote sur nos mesures de réactance, issues de 6 mesures par situation. D'après nos tirages aléatoires en conditions pluviales, un effet significatif de l'azote serait mesurable à partir de 16 échantillons. Afin de réduire la source inexpliquée de la variance des mesures, il faut améliorer la corrélation entre réactance et masse racinaire. Celle-ci est dominée par le contraste électrique sol-racine, qui dépend principalement de l'humidité du sol.

► Conclusions

1) Estimations invasives : Minirhizotrons

Bien que les minirhizotrons soient des outils invasifs, ils permettent un suivi direct des dynamiques de croissance des systèmes racinaires. Ils nous ont ainsi permis de mettre en évidence la réaction du système racinaire du blé en condition de faible apport en azote, à l'aide de suivis de croissance dans des situations de cultures contrastées.

Les expériences menées sur le site expérimental de Gréoux-Bains durant la saison 2014-2015 montrent un résultat étonnant concernant les rendements : les rendements en conditions de stress hydrique seul sont inférieurs à ceux obtenus s'il y a à la fois stress hydrique et azoté. À travers les données racinaires fournies par les minirhizotrons, il apparaît que l'apparition d'un stress de fertilisation azoté pendant la période végétative peut induire, suivant les variétés, la mise en place d'un système racinaire colonisant plus la profondeur. La distribution des racines, notamment celle des racines profondes, semble être liée à la capacité des plantes à résister à la sécheresse. Ce type de phénomène a pu être quantifié et mesuré grâce à l'aspect non destructif de cette méthode.

Cependant plusieurs limites techniques freinent l'emploi à grande échelle des minirhizotrons modernes de type scanner pour du phénotypage. Ces limites sont de différents ordres : la pose des tubes, l'acquisition des images, le traitement des images. Ce dernier est le goulet d'étranglement majeur à un tel emploi. Les défis posés par le traitement des images issues des scans des tubes ne sont pas encore résolus. Le défi principal

réside en la présence d'éléments du sol, ayant des teintes et des diamètres similaires à ceux des racines, qui sont détectés à tort comme des racines, engendrant des faux positifs. Les tracés effectués sur nos nombreuses images (environ 1000 images) peuvent servir de base d'apprentissage afin d'ajuster les paramètres d'algorithmes de traitement créés par le chercheur (apprentissage statistique) ou ceux d'algorithmes d'apprentissage automatique (apprentissage profond).

2) Estimations racinaires non invasives : Mesures d'impédances électriques

Les méthodes basées sur les propriétés électriques des plantes ont l'avantage d'être non-invasives et non destructives, mais la fiabilité de ces mesures et des théories sous-jacentes sont mises en question. D'après nos expériences in situ et de récentes études, la capacité électrique ne serait pas un estimateur direct de la biomasse de racine, mais reposerait plutôt sur une relation allométrique entre la section de la base de la tige et la masse du système racinaire. Dans ce cas, la relation allométrique reliant la capacité électrique à la biomasse racinaire semble être variable in situ, en particulier une fois le stade végétatif dépassé.

Toutefois, en exploitant la théorie formulée par Dietrich (2012) nous montrons que la réactance pourrait être un estimateur de la biomasse racinaire, principalement dans les couches superficielles du sol, lorsque l'humidité du sol est faible, et que le diamètre des racines a une assez faible variance. De plus, les analyses de variances indiquent que la variabilité intra-cultivar de la réactance est suffisamment faible pour que l'on puisse identifier des effets liés au génotype.

Références bibliographiques

- Alexandratos N, Bruinsma J.** (2012). World agriculture towards 2030/2050: the (2012) revision. ESA Working paper Rome, FAO.
- Allard V, Martre P, Le Gouis J.** (2013). Genetic variability in biomass allocation to roots in wheat is mainly related to crop tillering dynamics and nitrogen status. *European Journal of Agronomy* **46**, 68-76.
- Aulen M, Shipley B.** (2012). Non-destructive estimation of root mass using electrical capacitance on ten herbaceous species. *Plant and Soil* **355**, 41-49.
- Barracough PB, Kuhlmann H, Weir AH.** (1989). The Effects of Prolonged Drought and Nitrogen Fertilizer on Root and Shoot Growth and Water Uptake by Winter Wheat. *Journal of Agronomy and Crop Science* **163**, 352-360.
- Barracough PB, Leigh RA.** (1984). The growth and activity of winter wheat roots in the field: the effect of sowing date and soil type on root growth of high-yielding crops. *The Journal of Agricultural Science* **103**, 59-74.
- van Beem J, Smith ME, Zobel RW.** (1998). Estimating root mass in maize using a portable capacitance meter. *Agronomy Journal* **90**, 566-570.
- Brisson N, Gate P, Gouache D, Charmet G, Oury F-X, Huard F.** (2010). Why are wheat yields stagnating in Europe? A comprehensive data analysis for France. *Field Crops Research* **119**, 201-212.
- Chaudhuri UN, Kirkham MB, Kanemasu ET.** (1990). Root growth of winter wheat under elevated carbon dioxide and drought. *Crop Science* **30**, 853-857.
- Chloupek O.** (1972). The relationship between electric capacitance and some other parameters of plant roots. *Biologia Plantarum* **14**, 227-230.
- Chloupek O, Dostál V, Stěda T, Psota V, Dvořák O.** (2010). Drought tolerance of barley varieties in relation to their root system size. *Plant Breeding* **129**, 630-636.
- Dalton FN.** (1995). In-situ root extent measurements by electrical capacitance methods. *Plant and Soil* **173**, 157-165.
- Dietrich RC, Bengough AG, Jones HG, White PJ.** (2012). A new physical interpretation of plant root capacitance. *Journal of Experimental Botany* **63**, 6149-6159.
- Dietrich RC, Bengough AG, Jones HG, White PJ.** (2013). Can root electrical capacitance be used to predict root mass in soil? *Annals of Botany* **112**, 457-464.
- Fan J, McConkey B, Wang H, Janzen H.** (2016). Root distribution by depth for temperate agricultural crops. *Field Crops Research* **189**, 68-74.
- Gregory PJ.** 1979. A periscope method for observing root growth and distribution in field soil. *Journal of Experimental Botany* **30**, 205-214.
- Herrera JM, Stamp P, Liedgens M.** (2007). Dynamics of root development of spring wheat genotypes varying in nitrogen use efficiency. *Wheat Production in Stressed Environments*. Springer, 197-201.
- Iglesias A, Garrote L, Quiroga S, Moneo M.** (2012). A regional comparison of the effects of climate change on agricultural crops in Europe. *Climatic Change* **112**, 29-46.
- Judy C, Adrian M, Baussard C, et al.** (2016). RhizoTubes as a new tool for high throughput imaging of plant root development and architecture: test, comparison with pot grown plants and validation. *Plant Methods* **12**.

Références bibliographiques (suite)

- Johnson MG, Tingey DT, Phillips DL, Storm MJ.** (2001). Advancing fine root research with minirhizotrons. *Environmental and Experimental Botany*, 263-289.
- Keating B., Carberry P., Hammer G., et al.** (2003). An overview of APSIM, a model designed for farming systems simulation. *European Journal of Agronomy* **18**, 267-288.
- Kmoch HG, Ramig RE, Fox RL, Koehler FE.** (1957). Root development of winter wheat as influenced by soil moisture and nitrogen fertilization. *Agronomy journal* **49**, 20-26.
- Li F-M, Liu X-L, Li S-Q.** (2001). Effects of early soil water distribution on the dry matter partition between roots and shoots of winter wheat. *Agricultural water management* **49**, 163-171.
- Lilley JM, Kirkegaard JA.** (2011). Benefits of increased soil exploration by wheat roots. *Field Crops Research* **122**, 118-130.
- Lobet G, Pages L, Draye X.** (2011). A Novel Image-Analysis Toolbox Enabling Quantitative Analysis of Root System Architecture. *Plant Physiology* **157**, 29-39.
- Løes A-K, Gahoonia TS.** (2004). Genetic variation in specific root length in Scandinavian wheat and barley accessions. *Euphytica* **137**, 243-249.
- Lopes MS, Reynolds MP.** (2010). Partitioning of assimilates to deeper roots is associated with cooler canopies and increased yield under drought in wheat. *Functional Plant Biology* **37**, 147.
- Justes E, Mary B, Meynard J-M, Machet J-M, Thelier-Huche L.** (1994). Determination of a Critical Nitrogen Dilution Curve for Winter Wheat Crops. *Annals of Botany* **74**, 397-407.
- Manschadi AM, Christopher J, deVoil P, Hammer GL.** (2006). The role of root architectural traits in adaptation of wheat to water-limited environments. *Functional Plant Biology* **33**, 823.
- Manschadi AM, Hammer GL, Christopher JT, deVoil P.** (2008). Genotypic variation in seedling root architectural traits and implications for drought adaptation in wheat (*Triticum aestivum* L.). *Plant and Soil* **303**, 115-129.
- Merrill SD, Doering EJ, Reichman GA.** (1987). Application of a minirhizotron with flexible, pressurized walls to a study of corn root growth. *Minirhizotron Observation Tubes: Methods and Applications for Measuring Rhizosphere Dynamics*, 131-143.
- Munoz-Romero V, Benítez-Vega J, López-Bellido L, López-Bellido RJ.** (2010). Monitoring wheat root development in a rainfed vertisol: Tillage effect. *European journal of agronomy* **33**, 182-187.
- Nakhforoosh A, Grausgruber H, Kaul H-P, Bodner G.** (2014). Wheat root diversity and root functional characterization. *Plant and soil* **380**, 211-229.
- Passioura JB.** (1977). Grain yield, harvest index, and water use of wheat. *Journal of the Australian Institute of Agricultural Science* **43**, 117-120.
- Postic F, Doussan C.** (2016). Benchmarking electrical methods for rapid estimation of root biomass. *Plant Methods* **12**.
- Pradhan GP, Prasad PVV, Fritz AK, Kirkham MB, Gill BS.** (2012). Effects of drought and high temperature stress on synthetic hexaploid wheat. *Functional Plant Biology* **39**, 190.
- Preston GM, McBride RA, Bryan J, Candido M.** (2004). Estimating root mass in young hybrid poplar trees using the electrical capacitance method. *Agroforestry Systems* **60**, 305-309.
- Reynolds MP, Pfeiffer WH, Royo C.** (2000). Applying physiological strategies to improve yield potential. *Durum Wheat Improvement in the Mediterranean Region: New Challenges. Options Méditerranéennes* **40**, 95-103.
- Sharma BR, Chaudhary TN.** (1983). Wheat root growth, grain yield and water uptake as influenced by soil water regime and depth of nitrogen placement in a loamy sand soil. *Agricultural Water Management* **6**, 365-373.
- Trachsel S, Kaepler SM, Brown KM, Lynch JP.** (2011). Shovelomics: high throughput phenotyping of maize (*Zea mays* L.) root architecture in the field. *Plant and Soil* **341**, 75-87.
- Upchurch DR, Ritchie JT.** (1983). Root observations using a video recording system in mini-rhizotrons. *Agronomy journal* **75**, 1009-1015.
- Waines JG, Ehdai B.** (2007). Domestication and crop physiology: roots of green-revolution wheat. *Annals of Botany* **100**, 991-998.
- Watt M, Moosavi S, Cunningham SC, Kirkegaard JA, Rebetzke GJ, Richards RA.** (2013). A rapid, controlled-environment seedling root screen for wheat correlates well with rooting depths at vegetative, but not reproductive, stages at two field sites. *Annals of Botany* **112**, 447-455.
- Zhan A, Schneider H, Lynch JP.** (2015). Reduced Lateral Root Branching Density Improves Drought Tolerance in Maize. *Plant Physiology* **168**, 1603-1615.
- Zhang Z-S, Li X-R, Wang T, Wang X-P, Xue Q-W, Liu L-C.** (2008). Distribution and Seasonal Dynamics of Roots in a Revegetated Stand of *Artemisia ordosica* Kracsh. in the Tengger Desert (North China). *Arid Land Research and Management* **22**, 195-211.
- Zhang X, Zhang X, Liu X, Shao L, Sun H, Chen S.** (2015). Incorporating root distribution factor to evaluate soil water status for winter wheat. *Agricultural Water Management* **153**, 32-41.