

Dynamique racinaire de *Panicum maximum* Jacq.

I. Emission des racines adventives primaires dans un intercoupe en liaison avec le tallage

Didier PICARD *

Laboratoire d'Agronomie
Centre d'Adiopodoumé, B.P. V51,
Côte d'Ivoire

RÉSUMÉ

Pour comprendre l'évolution de la biomasse racinaire sous prairie monospécifique à *Panicum maximum*, il faut connaître les périodes d'émission des racines adventives, et si possible les mécanismes qui les gouvernent.

Deux expériences ont été réalisées dans ce but, l'une sur un intercoupe de 5 semaines, l'autre sur 2 intercoupes de 4 semaines. On a utilisé comme méthode le comptage des racines nouvellement apparues au niveau du plateau de tallage de plantes prélevées à la bêche et dont les talles avaient été bagueées dans certains cas pour en connaître l'âge.

Les résultats montrent qu'une émission de racines a lieu à chaque intercoupe. Elle commence environ 10 jours après une coupe et peut être interrompue par la coupe suivante ou s'arrêter après 15 jours à 3 semaines sous l'action de facteurs endogènes qui semblent, pour une part au moins, différents de ceux qui interviennent dans l'arrêt du tallage. De nouvelles racines apparaissent sur toutes les talles sauf les plus jeunes. L'intensité de l'émission est la plus élevée pour les talles d'âge intermédiaire.

MOTS-CLÉS : *Panicum maximum* — Système racinaire — Rythme d'émission.

SUMMARY

A good knowledge of the periods of root appearance and of the mechanisms which are involved in their control is required to understand the root biomass evolution of a *Panicum maximum* sward.

Two experiments have been undertaken with this aim, the first one during a 5-week inter-cutting, the second during two 4-week inter-cuttings.

The new adventitious roots have been counted on plants collected in the field with a spade, the tillers of which have been ringed to determine their age.

The results showed that there was a new root appearance during every inter-cutting. It started about ten days after a cutting and was interrupted by the next cutting or ceased after two or three weeks, as a result of the action of endogenous factors which seemed, at least for a part, different from those which were involved in the stoppage of the tillering. New roots appeared on all the tillers, except the youngest. Appearance rate was the highest for the tillers of intermediate age.

KEY-WORDS : *Panicum maximum* — Root system — Appearance rate.

1. INTRODUCTION

Les époques et l'intensité de l'émission des racines adventives des graminées fourragères tropicales sont très mal connues. Ce sont cependant deux des éléments importants à déterminer pour expliquer l'évolution de la biomasse hypogée sous une prairie artificielle.

Elles dépendent à la fois des conditions de l'environnement de la plante et de facteurs internes.

Pour les graminées de zone tempérée, les études de Stuckey (1941), Jacques et Edmond (1952), Jacques et

Schwass (1956), Garwood (1967, a et b; 1968), Speidel et Weiss (1974), Behaegue (1974), ont montré que l'apparition de nouvelles racines adventives a lieu principalement au début du printemps et à l'automne.

Dans le cas de *Panicum maximum*, les conditions d'humidité du sol ont une grande importance. Mais, dans un intercoupe (1), début et arrêt de l'émission semblent commandés d'abord par des facteurs endogènes (Picard, 1973).

L'objet de ce travail est double : d'une part, tenter de dénombrer de façon exhaustive les racines adventives apparues dans un intervalle de temps déterminé,

* Adresse actuelle : Antenne ORSTOM, Centre d'Etudes Nucléaires de Cadarache, B.P. 1, 13115 Saint-Paul-Lez-Durance.

(1) On appelle intercoupe l'intervalle de temps séparant deux coupes successives d'une prairie.

d'autre part, essayer de préciser la nature et le rôle de ces facteurs endogènes. Dans cette perspective, la liaison entre tallage et émission des racines a été particulièrement étudiée. Si ces deux phénomènes sont en relation étroite, il doit être possible de les expliquer l'un par l'autre et, peut-être, de déduire le nombre de racines émises à n'importe quelle date de celui des talles apparues précédemment.

2. MÉTHODE EXPÉRIMENTALE

Dans les conditions climatiques de la Basse Côte d'Ivoire (Eldin, 1971) le rythme de coupe d'une prairie monospécifique à *Panicum maximum* exploitée de façon intensive par fauche est de 4 à 6 semaines. Dans chaque intercoupe, les plantes passent le plus souvent par les stades : tallage, montaison et épiaison.

Le tallage a été étudié d'une part en observant régulièrement l'évolution du nombre de talles par touffe, d'autre part, en baguant périodiquement les nouvelles talles de quelques plantes. Simultanément le comptage des racines adventives primaires qui viennent d'être émises permet de suivre leur rythme d'émission. Selon une terminologie justifiée précédemment (Picard, 1976), nous appelons racines primaires les racines adventives issues du plateau de tallage (les racines secondaires étant les ramifications d'ordre 1,...).

Les racines primaires nouvellement émises sont celles de longueur inférieure à 3 cm et de couleur blanche (désignées en abrégé par R3). Au-delà de 3 cm de longueur, elles sont appelées racines développées (en abrégé, RD).

Deux expériences ont été réalisées successivement, la première sur un seul intercoupe, la deuxième sur 2 intercoupes.

2.1. EXPÉRIENCE 1

Les observations ont été effectuées sur une parcelle de *Panicum maximum* variété « Adiopodoumé » comprenant 12 rangées de 8 plantes séparées les unes des autres par 2 rangées intermédiaires, mises en place à partir de boutures repiquées le 9 juillet 1973 au carré à 40 × 40 cm.

Entre le 23 août 1973 et le 17 janvier 1974, on a effectué 5 coupes successives et apporté 80 kg de N, 40 de P₂O₅ et 80 de K₂O à l'ha après chacune d'elles. Entre le 17 janvier et le 14 février 1974, période des observations, la parcelle a été irriguée de façon à maintenir son évapotranspiration au voisinage de l'éva-

potranspiration maximale. Les talles de 12 plantes réparties sur 2 lignes au hasard ont été baguées aux dates suivantes :

- le 5 décembre 1973 entre la 3^e et la 4^e coupe;
- le 3 janvier 1974 entre la 4^e et la 5^e coupe;
- les 19, 21, 25 et 29 janvier et le 1^{er} février 1974, durant l'intercoupe étudié.

Le 3 et le 19 janvier, toutes les talles vivantes ont été baguées y compris celles l'ayant déjà été auparavant.

A partir du 17 janvier 1974, 2 fois par semaine, les 8 plantes d'une même ligne ont été prélevées à la bêche et les observations suivantes effectuées :

- nombre de talles issues du plateau de tallage, NT, et nombre de talles issues des nœuds au-dessus du niveau du sol;
- poids de matière sèche des parties aériennes de la plante, PAP;
- nombre de racines primaires de longueur inférieure à 3 cm par plante, NR3P.

D'autre part, les 6, 12 et 20 février, les prélèvements ont porté sur 4 plantes aux talles baguées, et l'on a compté le nombre de racines primaires de longueur inférieure à 3 cm et le nombre de racines développées classe d'âge de talles par classe d'âge de talles (respectivement, NR3T et NRDT).

2.2. EXPÉRIENCE 2

L'essai a été réalisé à partir d'un dispositif comprenant 8 parcelles de 7 × 7 m plantées en *Panicum maximum* variété K 187 B (1). Ces parcelles, mises en place en juillet 1973 par boutures disposées en carrés de 0,50 m de côté, ont été exploitées régulièrement par fauche jusqu'en mars 1974 puis laissées au repos. Elles ont été coupées ensuite les 9 et 10 juillet 1974, dates du début des observations, puis à 2 reprises à 4 semaines d'intervalle.

Les fumures appliquées 6 jours après les coupes ont été les suivantes (en kg/ha) :

- coupe du 9 juillet 1974 : 120 N, 60 P₂O₅, 120 K₂O, 100 CaO, 65 MgO;
- coupe du 6 août 1974 : 50 N, 30 P₂O₅, 50 K₂O.

Au sein de chaque parcelle, après avoir éliminé 2 rangs de bordure, on a choisi au hasard 8 plantes. Deux fois par semaine les talles nouvellement émises en ont été baguées. Une fois par semaine une de ces 8 plantes par parcelle, prélevée à la bêche, a fait l'objet des mêmes observations que dans l'expérience

(1) Variété introduite et sélectionnée par le laboratoire de Génétique de l'ORSTOM en Côte d'Ivoire.

précédente. L'opération étant longue à réaliser, il n'a pas été possible de traiter plus de 4 plantes par jour. Aussi toutes les opérations, pour un ensemble de 4 parcelles tirées au hasard, ont-elles été décalées de 24 h par rapport à celles du deuxième ensemble. De plus, les données ont été partiellement regroupées par la suite, en cumulant les résultats liés aux 2 marquages précédents un prélèvement, pour augmenter l'effectif des observations par classe d'âge de talles et améliorer la précision. Pour la commodité de l'exposé, on fera comme si toutes les opérations avaient été effectuées simultanément pour les 8 parcelles et on se référera aux dates auxquelles elles ont été réalisées pour le premier ensemble.

Dix classes d'âges ou catégories de talles ont été finalement distinguées :

— la catégorie 1 comprend en fait les chaumes des talles montées le 9 juillet et qui sont mortes après cette coupe;

— les catégories 2 à 10 comprennent les talles apparues aux périodes suivantes (tabl. I).

TABLEAU I

Catégories et époques d'apparition des talles (expérience 2).

Catégories de talles	Epoque d'apparition des talles
2	avant le 9 juillet
3	entre le 11 et le 14 juillet
4	entre le 15 et le 21 juillet
5	entre le 22 et le 31 juillet
6	entre le 1er et le 7 août
7	entre le 8 et le 14 août
8	entre le 15 et le 21 août
9	entre le 22 et le 28 août
10	au-delà du 28 août

Les 8 prélèvements pour observations ont été effectués les 16, 23, 30 juillet et 6 août pour le premier intercoupe, les 13, 20, 27 août et 3 septembre pour le 2^e.

2.3. NOTATIONS

Dans les 2 essais les résultats ont été identifiés à l'aide de 4 indices, i, j, k et l, toujours utilisés dans cet ordre.

L'unité de temps choisi étant le jour, 2 indices servent à le repérer :

— l'indice i est celui de l'intercoupe considéré;

— l'indice j est celui du nombre de jours écoulés depuis la coupe marquant le début de l'intercoupe;

— l'indice k désigne les classes d'âges des talles (il prend les valeurs 1 à 5 dans la 1^{re} expérience, 1 à 10 dans la 2^e).

L'indice l désigne les répétitions pour les études portant sur les plantes baguées (il prend les valeurs 1 à 4 et 1 à 8 respectivement dans les 1^{re} et 2^e expériences).

3. RÉSULTATS

3.1. EVOLUTION DU TALLAGE

La comparaison des résultats obtenus dans la 1^{re} expérience soit par la méthode du simple dénombrement des talles par plante, soit par celle du baguage montre que la 2^e, bien que plus longue à mettre en œuvre, donne des résultats plus précis.

En effet, selon les courbes d'évolution du nombre total de talles par plante et du nombre de talles issues du plateau de tallage (fig. 1), le tallage débute apparemment après le 24 janvier et s'arrête le 7 février.

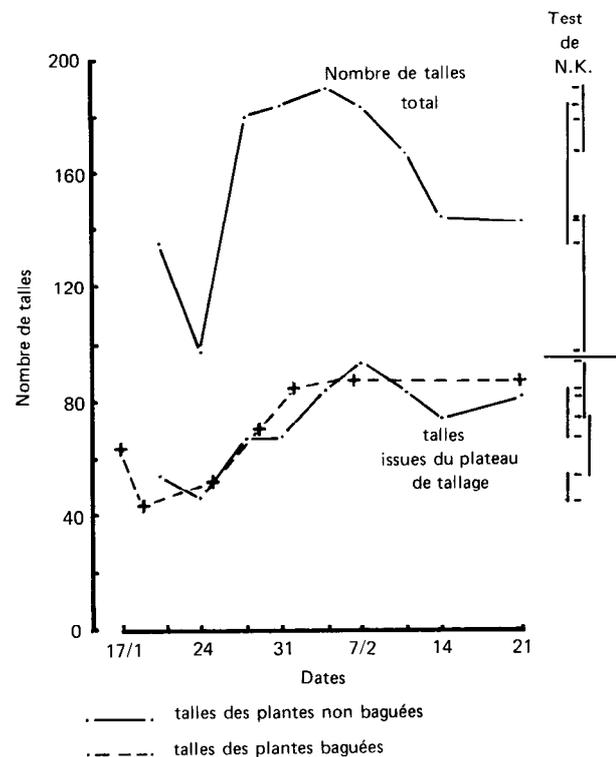


FIG. 1. — Expérience 1. Evolution du nombre de talles. Le test de Newman et Keuls porte sur les résultats des plantes non baguées.

L'analyse de variance confirme que les valeurs sont différentes selon les dates d'observation ($F = 4,61^{**}$ pour le nombre total de talles et $F = 5,70^{**}$ pour le nombre de talles issues du plateau de tallage). Cependant le test de Newman et Keuls de comparaison des moyennes date par date (Snedecor et Cochran, 1957) (dont les résultats ont été indiqués directement sur les graphiques, dans leur partie droite : les moyennes ordonnées sont représentées par un tiret horizontal en face des ordonnées qui leur correspondent; un trait vertical relie les moyennes non statistiquement différentes) ne permet pas de classer les valeurs obtenues à partir du 4 février, ce qui signifie que le tallage peut s'être arrêté avant cette date.

Par contre, à partir des nombres de talles par catégorie obtenus par la méthode des bagues, en faisant la moyenne de ceux comptés à chacune des 3 observations, les 6, 12 et 20 février (tabl. II, paragr. 3.2., fig. 1) on constate que le tallage débute dès le 19 janvier, est intense entre le 25 janvier et le 1^{er} février puis diminue au-delà. Environ 40 talles ont été émises au total dans l'intercoupe.

Le poids de matière sèche par talle (fig. 2) augmente beaucoup plus rapidement à partir du 1^{er} février qu'entre le 19 et le 31 janvier, ce qui pourrait être une confirmation du fait que le tallage devient réduit après cette date.

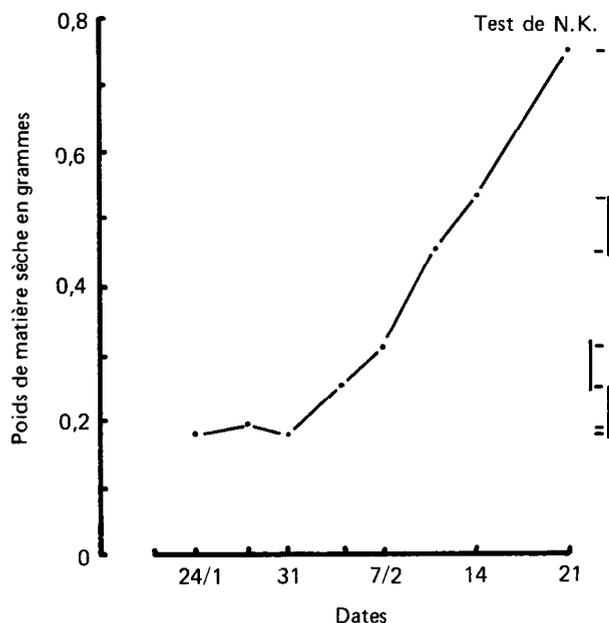


FIG. 2. — Expérience 1. Evolution du poids de matière sèche par talle.

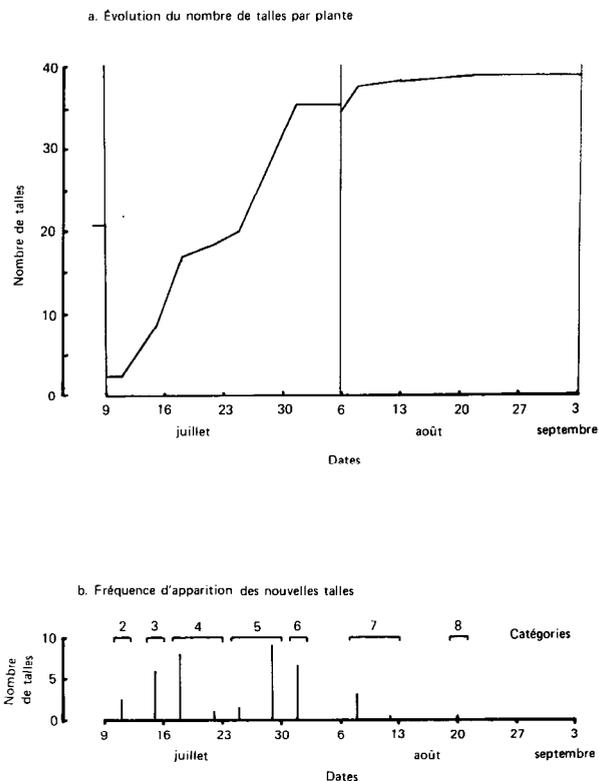


FIG. 3. — Expérience 2. Etude du tallage.

Dans la deuxième expérience, le tallage est très important dans le 1^{er} intercoupe du 9 juillet au 6 août, pratiquement nul dans le 2^e du 6 août au 3 septembre (fig. 3 a).

En effet, la coupe du 9 juillet intervient après une longue période de non-exploitation de la prairie; la plupart des talles des plantes sont donc montées et meurent à ce moment-là. Dans la catégorie 2, il n'y a essentiellement que des talles issues des nœuds au-dessus du niveau du sol.

La courbe de fréquence d'apparition des talles dans le 1^{er} intercoupe est très nettement bi-modale, celles apparues entre le 25 juillet et le 6 août étant les talles filles de celles apparues entre le 11 et le 23 juillet (fig. 3 b).

La coupe du 6 août intervient alors que la phase tallage est pratiquement terminée, mais que la montaison n'est pas encore amorcée. Elle ne provoque qu'une faible mortalité des talles et, par conséquent, aucune reprise de tallage dans ce 2^e intercoupe.

L'augmentation du poids de matière sèche par talle ne devient importante qu'après le 30 juillet dans le

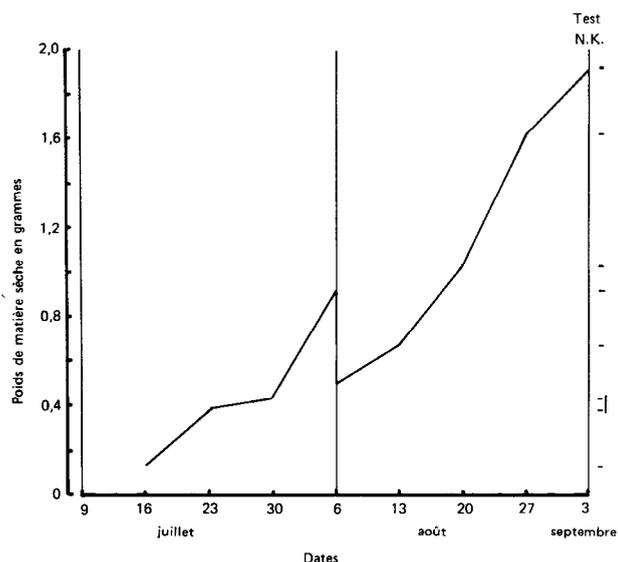


FIG. 4. — Expérience 2. Evolution du poids de matière sèche par talle.

1^{er} intercoupe (fig. 4). Elle est forte pendant tout le 2^e intercoupe, ce qui est en accord avec l'intensité du tallage observée.

3.2. EMISSION DES RACINES PRIMAIRES

Dans la première expérience, la courbe d'évolution de NR3P montre que l'émission des racines commence entre le 24 et le 28 janvier, une semaine environ après

le début du tallage et près de 10 jours après la coupe (fig. 5).

Statistiquement, la valeur la plus forte trouvée, 12,6 NR3P soit 0,18 NR3T, est significativement supérieure aux autres. Pour le terme NR3T, les 2 valeurs intermédiaires du 28 janvier et du 4 février sont aussi significativement supérieures à celles obtenues en début et en fin d'intercoupe.

Les premières observations sur plantes baguées ont été effectuées alors que l'émission était sortie de sa phase intense. Mais le nombre des racines développées portées par les talles d'âge connu renseigne sur cette émission (les racines développées portées par les talles apparues avant le 5 décembre 1973 n'ont pas été comptées : certaines d'entre-elles pouvant être déjà fortement altérées, il était difficile d'affirmer que leur recensement avait été exhaustif).

En raison du petit nombre de plantes qu'il est matériellement possible d'échantillonner en une fois, les résultats des comptages sont très dispersés. Il est possible d'en atténuer l'hétérogénéité en rapportant le nombre de racines au nombre moyen de talles par catégorie (tabl. II). Toutefois des valeurs aberrantes subsistent : le 6 février, NRDP pour la catégorie de talles 2 est vraisemblablement surévalué, tandis que le 20 février, NRDP pour la catégorie de talles 4 semble être sous-évalué.

Ces résultats montrent que de nouvelles racines apparaissent sur les talles de tous âges d'une même plante. En effet, les nombres de NR3P trouvés le 6 février pour les catégories de talles les plus anciennes (1 et 2) sont plus élevés que tous les autres. Ensuite, le nombre de NRDP va en général en augmentant du 6 au 20

TABLEAU II

Nombre moyen de racines primaires de longueur inférieure à 3 cm (NR3P) et nombre de racines primaires développées (NRDP) par plante en fonction des catégories de talles. Nombre moyen de racines primaires développées par talle dans chaque catégorie le 20 février.

Talles		NR 3 P			NR D P			NRDP NT 20/2
Catégorie	Nombre NT	6/2	12/2	20/2	6/2	12/2	20/2	
1	28,2	0,8	0,6	0	non comptées	non comptées	non comptées	
2	10,2	1,6	0	0	41,4	32,6	46,1	4,5
3	9,6	0,6	1,2	0,2	16,7	18,6	26,8	2,8
4	4,1	0,2	1,4	0	0,6	3,1	2,1	0,5
5	17,7	0,4	0,7	0	3,2	3,9	10,4	0,6
6	14,5	0,3	0,1	0	0	3,2	3,5	0,2
7	3,5	0	0	0	0	0,3	0	0
total	87,8	3,9	4,0	0,2	61,9	61,7	88,9	

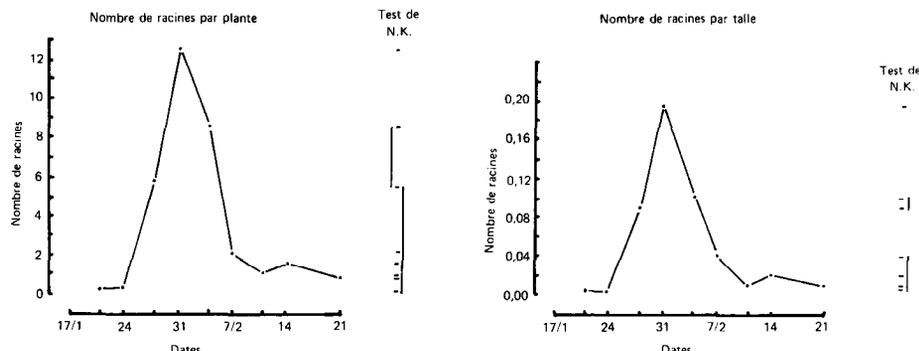


FIG. 5. — Expérience 1. Nombre de racines primaires de longueur inférieure à 3 cm émises.

février pour toutes les catégories de talles. Enfin, le 20 février, alors que l'émission de nouvelles racines primaires est pratiquement arrêtée depuis près de 2 semaines, le nombre de racines par talle dans chaque catégorie va en décroissant fortement des catégories de talles les plus anciennes à celles des talles les plus jeunes.

Dans la 2^e expérience, toujours en raison de l'hétérogénéité des données les résultats des comptages ont été présentés à partir des termes suivants :

— Nombre de racines pour 100 talles dans chaque catégorie de talles :

racines de longueur inférieure à 3 cm :

$$NR3T_{ijk} = \frac{100}{8} \sum_{l=1}^8 \frac{NR3T_{ijkl}}{NT_{ijkl}};$$

racines développées :

$$NRDT_{ijk} = \frac{100}{8} \sum_{l=1}^8 \frac{NRDT_{ijkl}}{NT_{ijkl}};$$

où : $NR3T_{ijkl}$ représente le nombre de racines primaires de longueur inférieure à 3 cm comptées le jour j de l'intercoupe i pour la catégorie de talles k et la répétition l ;

$NRDT_{ijkl}$ représente le nombre de racines primaires développées dans les mêmes conditions;

NT_{ijkl} représente le nombre de talles issues du plateau de tallage appartenant à la catégorie k comptées le même jour pour la répétition l .

— Nombre de racines par plante :

racines de longueur inférieure à 3 cm :

$$NR3P_{ij..} = \sum_{k=1}^{10} \frac{NT..k}{8} \sum_{l=1}^8 \frac{NR3T_{ijkl}}{NT_{ijkl}};$$

racines développées :

$$NRDP_{ij..} = \sum_{k=1}^{10} \frac{NT..k}{8} \sum_{l=1}^8 \frac{NRDT_{ijkl}}{NT_{ijkl}};$$

où : $NT..k$ représente le nombre moyen de talles dans une catégorie donnée calculé à partir de l'ensemble des observations disponibles dans cette catégorie.

Dans le 1^{er} intercoupe, du 9 juillet au 6 août 1974, l'émission des nouvelles racines primaires devient importante à partir du 23 juillet et le reste jusqu'à la fin. Dans le 2^e intercoupe, elle est peu élevée le 13 août, mais reprend après cette date jusqu'au 27 août. Puis le nombre de racines nouvellement émises décroît fortement le 3 septembre (fig. 6).

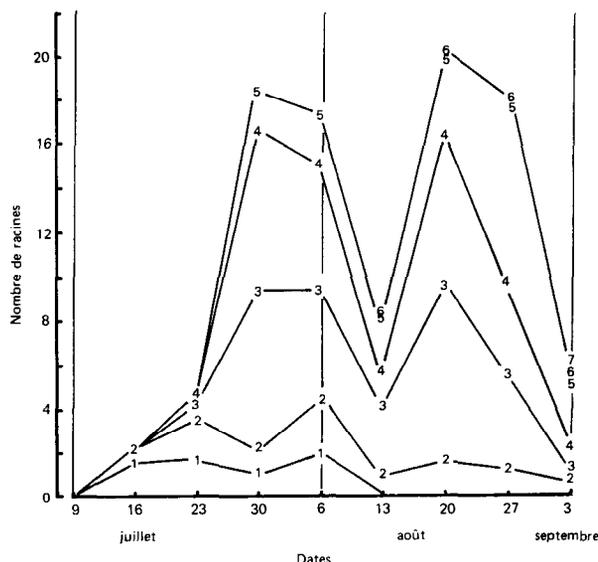


FIG. 6. — Expérience 2. Nombre de racines primaires de longueur inférieure à 3 cm par plante. Données cumulées par catégories de talles. 3 : catégorie de talles portant les racines.

Le nombre de racines développées issues des talles apparues après la coupe du 9 juillet (celles portées par les talles plus anciennes n'ont pas été comptées pour les mêmes raisons que dans l'expérience 1), faible le 30 juillet, augmente rapidement dans la dernière semaine du 1^{er} intercoupe, puis plus lentement jusqu'au 20 août. Il croît alors fortement jusqu'à la coupe de fin d'essai le 3 septembre (fig. 7).

— moyennes par dates :

Dates :	23/7	6/8	6/8	13/8	20/8	27/8	3/9
Moyennes :	0,05	0,48	0,74	0,96	0,98	1,62	1,85

— moyennes par catégories :

Catégories :	8	7	6	5	4	3
Moyennes :	0,04	0,36	0,65	1,10	1,65	1,91

Les variations des nombres de racines primaires nouvellement émises pour 100 talles montrent que, pour chaque catégorie, l'émission est d'abord lente, puis s'accélère, passe par un maximum et enfin se ralentit (fig. 8). Cependant l'intensité la plus forte atteinte est fonction de l'âge des talles; elle est, à chaque date

L'analyse de variance effectuée sur $NR3T_{ijk}$ et $NRDT_{ijk}$ (les données ayant été transformées de façon à normaliser les distributions : Picard, 1976) montre que ces termes varient de façon significative selon les dates d'observation et les catégories de talles. Les tests de Newman et Keuls ne séparent cependant plusieurs groupes distincts de moyennes que dans le cas de $NRDT_{ijk}$. Test de Newman et Keuls pour $NRDT_{ijk}$:

d'observation, la plus élevée pour les talles d'âge intermédiaire: (catégorie 2 le 23 juillet, puis 3 et 4 du 30 juillet au 20 août, enfin 5 le 27 août).

Les courbes de variation du nombre de racines développées par catégorie de talles en fonction du temps (fig. 9, a), apparaissent très parallèles. Ceci peut se vérifier graphiquement (les observations n'étant pas assez nombreuses pour effectuer un test statistique). Soit le vecteur \vec{i} défini comme suit (fig. 9, b) :

- axe parallèle à celui des abscisses;
- orientation comptée positivement en direction de l'origine;
- module : l'unité de temps prise comme échelle (1 semaine).

Si on applique une translation de vecteur \vec{ii} aux données liées aux talles de catégorie 4 d'une part, une translation de même vecteur aux données liées aux talles de catégorie 6 et une translation de vecteur $2\vec{i}$ à celles liées aux talles de catégorie 7 d'autre part, on obtient une bonne superposition des ensembles liés aux catégories 3 et 4 d'un côté, 5, 6 et 7 de l'autre, à condition, dans ce dernier cas d'éliminer la 1^{re} observation de chaque catégorie (fig. 9, b). Si l'on rapproche ces résultats de ceux concernant la fréquence d'apparition de talles (fig. 3, b), on constate que le premier ensemble correspond à la première génération de talles apparues dans l'intercoupe 1, entre le 2 et le 22 juillet, le deuxième correspondant à la deuxième génération émise entre le 25 juillet et le 1^{er} août.

Enfin, il existe une corrélation hautement significative entre le nombre de racines développées portées par une catégorie de talles, $NRDT$, à un moment donné (i, j) et le nombre de racines nouvellement émises, $NRDT$, cumulées sur la période allant de la date d'apparition

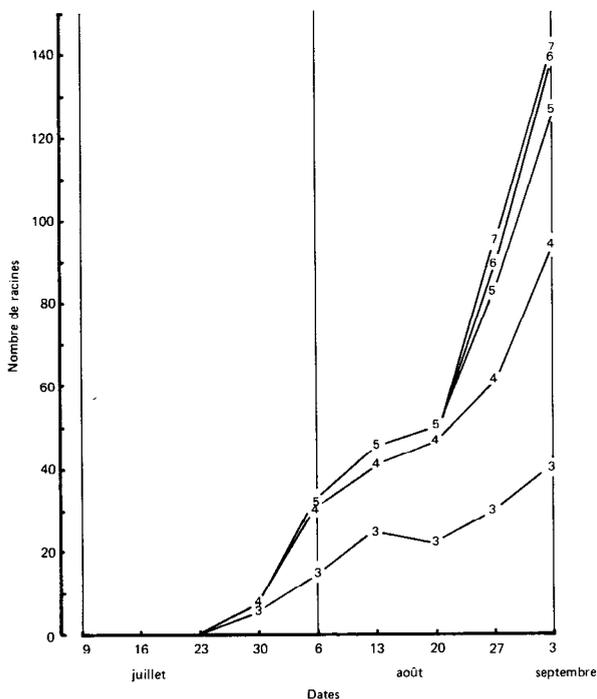


FIG. 7. — Expérience 2. Nombre de racines primaires développées par plante. Données cumulées par catégorie de talles.

3 : catégorie de talles portant les racines.

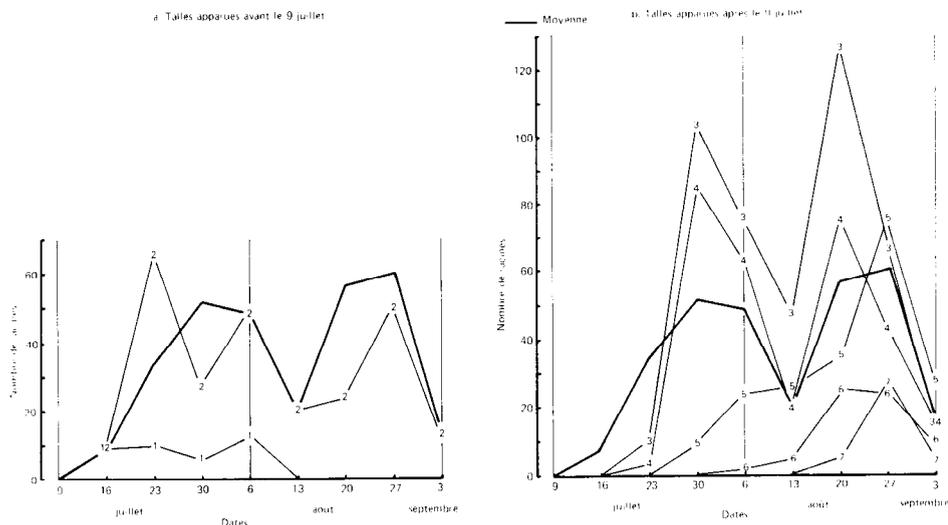


FIG. 8. — Expérience 2. Nombre de racines primaires de longueur inférieure à 3 cm pour 100 talles, par catégorie de talles. 3 : catégorie de talles portant les racines.

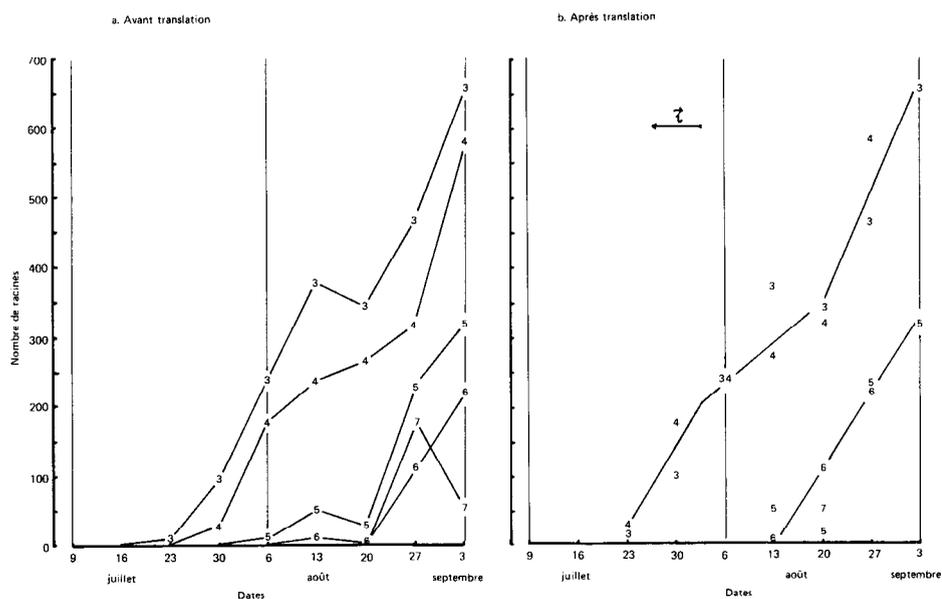


FIG. 9. — Expérience 2. Nombre de racines primaires développées pour 100 talles par catégorie de talles. 3 : catégorie de talle portant les racines.

de ces talles à celle du comptage précédent celui pour lequel NRDT est pris en compte (i, j-7), ceci quelle que soit la catégorie de talles étudiées.

L'équation de la droite de régression (fig. 10) est :

$$NRDT_{ijk} = 1,57 \sum_{i,j=7} NR3T_{ijk} \quad (1)$$

avec $r = 0,95^{**}$.

La liaison entre $NRDT_{ijk}$ et $\sum_{i,j} NR3T_{ijk}$ le cumul

étant effectué cette fois sur la période allant de la date d'apparition des talles d'une catégorie à la date pour laquelle RD est pris en compte n'est pas linéaire pour une catégorie de talles donnée.

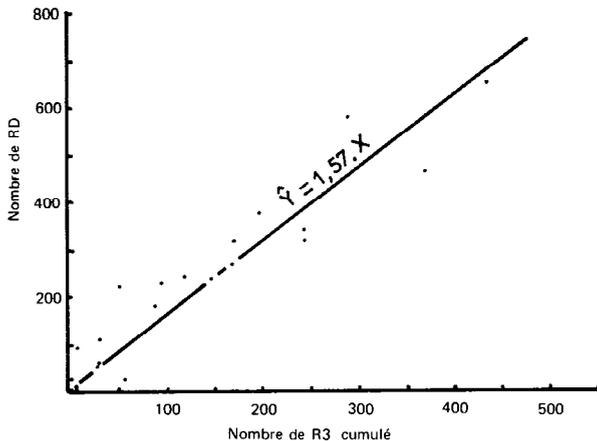


FIG. 10. — Expérience 2. Corrélation entre le nombre de racines de longueur inférieure à 3 cm (R_3) cumulé et le nombre de racines développées (RD).

4. DISCUSSION

Les résultats montrent qu'il existe une liaison entre tallage et émission des racines primaires, mais que cette liaison n'est pas simple.

En effet, chaque coupe entraîne un certain renouvellement des talles d'une plante et les dernières apparues émettent des racines primaires. Mais la rhizogenèse n'est pas limitée à ces seules talles. Il n'y a donc aucune relation de proportionnalité entre leur nombre et celui des racines émises dans un intercoupe; la conséquence pratique immédiate en est que le dénombrement de ces racines primaires dans ce laps de temps n'est pas un problème facile à résoudre.

Avant de l'aborder, une étude plus approfondie des facteurs et conditions agissant sur l'émission des racines devrait permettre de mieux comprendre la relation existant entre ce phénomène et le tallage.

Ces facteurs et conditions sont soit internes à la plante, soit liés à son environnement. Parmi ces derniers, le rythme d'exploitation joue un rôle important.

4.1. RÔLE DES COUPES

Les résultats expérimentaux, ceux obtenus précédemment (Picard, 1973), montrent qu'une coupe peut se situer à deux moments différents par rapport à l'émission des racines : lorsque cette dernière est encore intense, ou après son arrêt.

Dans le premier cas (celui de la coupe du 6 août 1974 dans l'expérience 2), l'ablation des parties aériennes entraîne l'arrêt de l'émission des racines.

Dans le 2^e cas, qui est le plus fréquent lorsque le rythme d'exploitation est d'environ 6 semaines (expérience 1), dans l'intercoupe suivant, l'émission racinaire reprend sur toutes les catégories de talles : la coupe a eu pour résultat de supprimer la cause de l'arrêt.

Ces deux effets interviennent donc à des dates différentes : l'un est immédiat, l'autre différé d'environ 10 jours.

Le premier est à rapprocher du ralentissement ou de l'arrêt de l'élongation de l'ensemble des racines d'une graminée lors d'une coupe (cf. ci-dessous, paragr. 4.2).

Le deuxième effet s'apparente aux phénomènes de levée d'inhibition. Son importance est considérable pour la dynamique racinaire d'une graminée tropicale comme *Panicum maximum*. Il peut n'en être pas de même pour les graminées pour lesquelles l'émission racinaire est saisonnière.

Dans les 2 cas, les conséquences d'une coupe se manifestent à travers la perturbation des équilibres glucidiques, protéiques et enzymatiques impliqués dans les mécanismes de régulation de l'initiation des racines (Hess, 1969), équilibres susceptibles d'être modifiés aussi bien sous l'action de facteurs endogènes.

4.2. RÔLE DES FACTEURS ENDOGÈNES

La reprise de l'émission racinaire suit celle du tallage de plusieurs jours. Elle paraît surtout liée à la reconstitution d'un appareil aérien suffisant.

Crider (1955) a montré, pour des graminées fourragères de zone tempérée, que si plus de 70 % des parties aériennes étaient éliminées lors d'une coupe, la croissance des racines était bloquée pendant 13 à 17 jours.

De même, Oswald *et al.* (1959) ont observé sur *Bromus inermis* et *Dactylis glomerata* cultivés en containers ayant une paroi vitrée, que de nouvelles racines primaires ne sont émises que lorsque la repousse des parties aériennes atteint 8 à 12,5 cm, ce qui demande 7 à 10 jours.

Une coupe bloque la croissance et le développement des racines de *Lolium perenne* même à un stade jeune (à 8 semaines après le semis) (Evans, 1973).

Les travaux de Hess (1969) sur la rhizogenèse chez les graminées fournissent une explication conforme aux observations sur *Panicum maximum* et à celles des autres auteurs. Hess propose en effet le schéma suivant pour expliquer le mécanisme de régulation racinaire : 4 co-facteurs combinés à l'AIA forment un complexe actif en présence de molécules glucidiques et protéiques. Ces substances étant synthétisées dans les feuilles, avant de migrer vers les assises rhizogènes, il faut donc

que la plante possède un appareil foliaire suffisant pour que de nouvelles racines puissent être initiées et donc émises.

Ce mode de régulation de la rhizogenèse expliquerait aussi l'effet immédiat des coupes.

Lorsque l'intercoupe se prolonge, assez rapidement après être passé par un maximum, le nombre de R3 diminue et reprend des valeurs faibles. L'arrêt se manifeste chez toutes les talles d'une touffe simultanément, quel que soit leur âge (expérience 2, 2^e intercoupe).

Les études effectuées sur les graminées fourragères de zone tempérée (Stuckey, 1941; Garwood, 1967, a) comme sur les céréales (Pinthus, 1969, sur le blé), ont conduit leurs auteurs à penser que l'arrêt de l'émission des racines était lié à l'initiation à floraison de la plante. En fonction de ce que l'on sait (Gillet, 1970) sur les conséquences des l'induction à floraison (apparition du stade « Doubles Rides » chez les graminées de zone tempérée), cet arrêt de l'émission racinaire pourrait être lié, comme l'arrêt du tallage, soit à une compétition intense pour les éléments nutritifs lors de la montaison, soit à une inhibition hormonale, soit aux deux intervenant simultanément.

Selon Troughton (1960 et 1974) les graminées de zone tropicale pourraient se comporter différemment des graminées tempérées de ce point de vue, mais ceci n'est pas confirmé par les travaux de Burt (1968) sur *Cenchrus ciliaris*.

Si pour *Panicum maximum*, le phénomène de compétition lors de la montaison est le phénomène moteur de l'arrêt du tallage et de celui de l'émission des racines, ceux-ci devraient donc se produire simultanément. Plus exactement, ce sont l'arrêt de l'initiation des bourgeons de talle et l'arrêt de l'initiation des racines qui devraient être simultanés. Etant donné la nature des observations effectuées, cette simultanéité est difficile à apprécier.

Dans les deux expériences réalisées, 3 cas ont été observés :

— dans le premier intercoupe de l'expérience 2 (du 9 juillet au 6 août 1974) les plantes sont restées au stade végétatif puisque la coupe du 6 août n'a entraîné pratiquement aucune mortalité de talles; l'émission des racines est restée intense jusqu'à la coupe du 6 août;

— dans l'intercoupe de l'expérience 1, l'arrêt du tallage intervient le 1^{er} février au moment où l'émission racinaire commence à diminuer d'intensité;

— enfin dans le 2^e intercoupe de l'expérience 2 (du 6 août au 3 septembre 1974) le tallage est pratiquement nul mais l'émission racinaire est très importante entre le 13 et le 27 août.

Compte tenu de ce que l'arrêt de l'émission des racines primaires suit vraisemblablement celui de leur initiation avec un certain délai, les 2 premiers cas observés sont compatibles avec cette hypothèse (arrêt de l'émission dû à la compétition interne), mais pas le troisième.

Il existe donc vraisemblablement au moins 2 mécanismes d'arrêt de l'initiation des racines primaires, dont la nature reste hypothétique. Apparemment ils exercent leur action sur l'ensemble des talles d'une plante.

Pendant, si le début et l'arrêt de l'émission des racines semblent dans une large mesure indépendants de l'âge des talles, son intensité, elle, paraît être plus directement fonction de cet âge, comme le montrent les résultats obtenus dans l'expérience 2 (fig. 8).

4.3. DÉNOMBREMENT DES RACINES ÉMISES DANS UN INTERCOUPE

La détermination du nombre de racines émises par intercoupe $\sum_j NR3P_{ij..}$, oblige à revenir à la notion de racine nouvellement émise, définie arbitrairement comme étant de longueur inférieure à 3 cm (parag. 2), afin de connaître l'âge limite moyen de cette racine lorsqu'elle atteint 3 cm.

4.3.1. Age limite moyen des racines primaires nouvellement émises.

La corrélation étroite trouvée entre le nombre cumulé de racines nouvellement émises (R3) pour 100 talles et le nombre de racines développées (RD) pour 100 talles lors de l'expérience 2 (relation (1)) n'est pas surprenante. Elle correspond au fait qu'une racine, après émission, passe de la catégorie R3 à la catégorie RD.

Bien que l'ordonnée à l'origine de la droite de corrélation soit non significativement différente de 0, il n'est pas certain que, si les observations avaient été plus fréquentes, la sommation sur un intervalle de temps plus court n'ait pas conduit à un ajustement encore meilleur.

Si v est la vitesse de croissance des racines, supposée constante, lorsque la longueur de la racine passe de 0 à 3 cm, le temps mis par une racine pour passer du stade R3 au stade RD est :

$$\theta_{RD} = 3.v^{-1}.$$

La pente de la droite de régression entre $NRDT_{ijk}$ et $\sum_{i,j=7} NR3T_{ijk}$:

$\lambda = 1,57$ (cf. équation (1), paragr. 3.2.), est directement liée à v . En effet, à un instant donné et pour une catégorie de talles donnée, le nombre de R3 est donné par (Picard et Jacquot, 1976) :

$$NR3T_{ijk} = 3 \cdot v^{-1} \cdot v$$

où v est le nombre de racines émises par unité de temps (ici le jour).

Sur l'ensemble de la période expérimentale, i étant constant par exemple, on peut estimer le nombre de R3 à un instant donné par :

$$\frac{1}{j} \sum_j NR3T_{ijk}$$

et v par :

$$\frac{1}{\alpha} NRDT_{ijk}$$

où α est le nombre de jours entre 2 observations, d'où :

$$v = \frac{3}{\alpha} \lambda \quad (2)$$

Le coefficient λ représente donc, à une constante près, la vitesse de croissance initiale des racines. Cette vitesse calculée est en fait légèrement inférieure à la vitesse réelle de croissance puisque toutes les R3 ne donnent pas de RD (Picard, 1976). On peut l'appeler vitesse initiale de croissance pondérée.

Dans le cas présent, avec :

$$\alpha = 7 \text{ jours et } \lambda = 1,57; \\ v = 0,67 \text{ cm.j}^{-1}.$$

La corrélation entre $NRDT_{ijk}$ et $\sum_{j=7} NR3T_{ijk}$

étant la même pour toutes les catégories de talles, v est donc indépendant de l'âge des talles.

Sur une variété de riz (Picard et Jacquot, 1976), on a obtenu une bonne correspondance entre la vitesse d'élongation des racines primaires mesurée de cette façon et celle obtenue en divisant la profondeur atteinte par les racines les plus profondes par le nombre de jours écoulés entre l'apparition de la première racine primaire du système nodal et celui de l'observation. Pour les 2 autres variétés étudiées, cette correspondance était moins bonne.

En solution nutritive, May *et al.* (1965) ont montré que la vitesse d'élongation des racines primaires de l'orge était constante. Toujours pour l'orge, Drew *et al.* (1973) ont trouvé qu'elle était dans une large mesure indépendante de la concentration en azote de la solution.

Par contre Evans (1971; 1973, a et b), étudiant les

effets des coupes sur la vitesse d'élongation des racines primaires d'un certain nombre de plantes fourragères de zone tempérée cultivée en pots ayant une paroi vitrée, signale que la vitesse d'élongation des racines des plantes-témoin, non coupées, variait fortement en fonction des conditions du milieu. Il est cependant possible que les techniques expérimentales aient conduit à des variations plus marquées que celles existant en conditions naturelles.

4.3.2. Estimation du nombre de racines émises dans les intercoupes étudiées.

Expérience 1. Intercoupe du 17 janvier au 21 février 1974.

Pour les talles apparues après le 19 janvier, les racines émises ont été comptées directement (tabl. II). L'estimation porte donc sur les racines émises par les talles plus anciennes.

D'autres travaux sur *Panicum maximum* « Adiopodoumé » (Picard, 1977) ont permis de montrer qu'il existait une relation linéaire entre nombre de racines développées par plante et nombre cumulé de racines nouvellement émises par plante à l'échelle de plusieurs intercoupes.

$$NRDP_{ij..} = 3,80 \sum_{ij} NR3P_{ij..} \quad (3)$$

La valeur de λ dans (3) :

$$\lambda = 3,80,$$

est due à ce que la périodicité des observations est de 14 jours. Dans le cas présent, pour des comptages tous les 3,5 jours en moyenne, compte tenu de (2) :

$$\lambda = 0,97$$

Comme (pour $i = 1$ et j variant de 1 à 35) :

$$\sum_{j=1}^{35} NR3P_{i,j} = 33,1 \quad (i \text{ constant}),$$

le nombre total de racines développées émises dans l'intercoupe est estimé à

$$NRDP_{i,35} = 32$$

Le tableau III résume les éléments disponibles.

Environ la moitié des racines émises sont portées par les talles émises dans l'intercoupe étudié.

Le fait que de nouvelles racines apparaissent sur toutes les catégories de talles limite singulièrement les possibilités de recensement des racines émises dans un intercoupe.

TABLEAU III

Estimation du nombre de racines émises entre le 17 janvier et le 21 février en fonction de l'âge des talles qui les portent.
(Les nombres entre parenthèses sont des estimations).

Date d'apparition	Talles vivantes		Racines développées émises entre le 17/1 et le 21/12/1974	
	nombre	%	Nombre	%
Avant le 20/12/73	28,2	32	(15)	(47)
Du 20/12/73 au 17/1/74	19,8	22		
Du 17/1/74 au 2/2/75	39,8	45	17	(53)
Total	87,8	100	(32)	100

Expérience 2. Intercoupes du 9 juillet au 6 août et du 6 août au 3 septembre 1974

Pour pouvoir comparer les nombres de RD émises dans les 2 intercopes, il faut arriver à estimer le nombre de celles apparues sur les chaumes et les talles de catégorie 2. Il est logique de penser que l'étroite corrélation entre le nombre de R3 cumulées et le nombre de RD peut être utilisée pour cette estimation, puisque cette corrélation apparaît indépendante de la catégorie de talles à laquelle on l'applique.

Pour les chaumes pour lesquels l'émission cesse après la fauche du 6 août, on en déduit qu'il est apparu environ 11,5 RD dans le premier intercoupe et 14,4 RD en tout.

Pour les talles de catégorie 2, cela représente aussi respectivement 4,2 et 9,0 RD.

Autrement dit, environ 50 racines se seraient développées entre le 9 juillet et le 6 août contre 120 entre le 6 août et le 3 septembre, soit près de 2,5 fois plus (tabl. IV).

Ces résultats et estimations, obtenus d'une part après une coupe à un stade très tardif, le 9 juillet, d'autre part après une coupe à un stade très précoce, le 6 août, traduisent des conditions extrêmes. Ceux de l'expérience 1 ont été obtenus dans des conditions de répartition plus équilibrée des talles de différents âges au sein des touffes, la prairie étant exploitée régulièrement toutes les 4 semaines depuis 6 mois.

5. CONCLUSION

Les 2 expériences effectuées confirment les résultats obtenus précédemment (Picard, 1973) : pour une prairie à *Panicum maximum* exploitée de façon intensive, le rythme d'émission des racines adventives primaires est fonction de celui des coupes.

De nouvelles racines apparaissent à chaque intercoupe sur toutes les talles, quel que soit leur âge, et même, dans certains cas, sur les chaumes. Ceci rend difficile leur dénombrement exhaustif.

TABLEAU IV

Nombre de racines développées en fonction de l'âge des talles (expérience 2).

	Intercoupe du 9/7 au 6/8		Intercoupe du 6/8 au 3/9	
	Nombre	%	Nombre	%
RD issues de talles apparues au moins 2 intercopes avant	15,7	33	7,7	7
RD issues de talles apparues à l'intercoupe précédent			107,5	91
RD issues de talles apparues durant l'intercoupe	32,1	57	1,8	2
Total	47,8	100	117,0	100

Le début de l'émission qui a lieu environ 10 jours après une coupe correspond vraisemblablement au moment où l'appareil aérien de la plante est suffisamment reconstitué pour permettre la reprise de la rhizogénèse.

L'intensité de l'émission est élevée pour les talles d'âge intermédiaire et faible à la fois pour celles ayant participé à plus de 2 coupes ou au contraire apparues au début de la phase tallage dans l'intercoupe considéré. Il est pratiquement nul pour les talles les plus jeunes. Par contre, la vitesse d'élongation des racines, dans les premiers temps au moins, est constante et peut être estimée à $0,7 \text{ cm.j}^{-1}$ pour la variété K 187 B.

Il y a plusieurs causes possibles à l'arrêt de l'émission des racines adventives; une coupe, si elle intervient suffisamment tôt, ou des facteurs endogènes si l'intercoupe se prolonge. Leur nature n'a pas été élucidée, mais, apparemment, les raisons de l'arrêt du tallage sont à elles seules insuffisantes pour expliquer celui de l'émission des racines, qui intervient pour toutes les talles simultanément.

Manuscrit reçu au Service des Publications de l'ORSTOM le 20 juillet 1977.

BIBLIOGRAPHIE

- BEHAEGUE (T.J.), 1974. — Experiments on the seasonal variations of grass growth. In: Proc. 12th Int. Grassld Cong., Moscou. Grassld utilization: 76-85.
- BURT (R.L.), 1968. — Growth and development of buffel grass (*Cenchrus ciliaris*). *Aust. J. Exp. Agric. An. Husb.*, 8 : 712-19.
- CRIDER (F.J.), 1955. — Root-growth stoppage resulting from defoliation of grass. *U.S.D.A. Techn. Bull.* n° 1102, 23 p.
- DREW (M.C.) SAKER (L.R.), ASHLEY (T.W.), 1973. — Nutrient supply and the growth of the seminal root system of barley. I. The effect of nitrate concentration on the growth of axes and laterals. *J. Exp. Bot.*, 24 (83) : 1189-1202.
- ELDIN (M.), 1971. — Le climat. In: Le milieu naturel en Côte d'Ivoire. *Mém. ORSTOM* n° 50, 391 p.
- EVANS (P.S.), 1971. — Root growth of *Lolium perenne* L. II. Effects of defoliation and shading. *N.Z.J. Agric. Res.*, 14 (3) : 552-62.
- EVANS (P.S.), 1973 a. — The effect of repeated defoliation to three different levels on root growth of five pasture species. *N.Z.J. Agric. Res.*, 16 (1) : 31-4.
- EVANS (P.S.), 1973 b. — Effect of seed size and defoliation at three development stages on root and shoot growth of seedlings of some common pasture species. *N.Z.J. Agric. Res.*, 16 (2) : 389-94.
- GARWOOD (E.A.), 1967 a. — Seasonal variation in appearance and growth of grass roots. *J. Brit. Grassld Soc.*, 22 (2) : 121-130.
- GARWOOD (E.A.), 1967 b. — Some effects of soil water conditions and soil temperature on the roots of grasses. I. The effect of irrigation on the weight of root material under various swards. *J. Agric. Sci.*, 68 : 281-92.
- GARWOOD (E.A.), 1968. — Some effects of soil water conditions and soil temperature on the roots of content and in soil temperature on root growth. *J. Brit. Grassld Soc.*, 23 (2) : 117-128.
- GILLET (M.), 1970. — Sur quelques aspects de la croissance et du développement de la plante entière de graminée en conditions naturelles: *Festuca pratensis* Huds. Thèse., Poitiers, 190 p.
- HESS (C.E.), 1969. — Internal and external factors regulating root initiation. In: Root growth, Whittington (E.J.) ed., Butterworth, London, pp. 42-52.
- JACQUES (W.A.), EDMOND (D.B.), 1952. — Root development in some common New Zealand pasture plants. V. The effect of defoliation and root pruning on cooksfoot (*Dactylis glomerata*) and perennial ryegrass (*Lolium perenne*). *N.Z.J. Sci. Techn.*, 34, A (3) : 231-48.
- JACQUES (W.A.), SCHWASS (R.H.), 1956. — Root development in some common New Zealand pasture plants. VII. Seasonal root replacement in perennial ryegrass (*Lolium perenne*), Italian rye-grass (*Lolium multiflorum*) and tall fescue (*Festuca arundinacea*). *N.Z.J. Sci. Techn.*, 37, A : 569-83.
- MAY (L.H.), CHAPMAN (F.H.), ASPINALL (D.), 1965. — Quantitative studies on root development. I. The influence of nutrient concentration. *Aust. J. Biol. Sci.*, 18 : 25-35.
- MAY (L.H.), RANDLES (F.H.), ASPINALL (D.), PALEG (L.G.), 1966. — Quantitative studies on root development. II. Growth in the early stage of development. *Aust. J. Biol. Sci.*, 20 : 273-83.
- OSWALT (D.L.), BERTRAND (A.R.), TEEL (N.R.), 1959. — Influence of nitrogen fertilization and clipping on grass roots. *Soil Sci. Soc. Amer. Proc.*, 23 : 228-30.
- PICARD (D.), 1973. — Incidence d'une période sèche de courte durée sur l'émission des racines primaires de *Panicum maximum*. *C.R. Acad. Agric. Fr.*, 59 (18) : 1475-85.
- PICARD (D.), 1976. — Dynamique racinaire de *Panicum maximum* Jacq. et apport au sol de matière organique. Thèse Clermont, 257 p.
- PICARD (D.), JACQUOT (M.), 1976. — Rythmes d'émission comparés des racines nodales de trois variétés de riz (*Oryza sativa* L.). *Agron. Trop.*, 31 (2) : 159-69.

- PICARD (D.), 1977. — Dynamique racinaire de *Panicum maximum* Jacq. II. Rythme annuel d'émission des racines adventives primaires et évolution de la masse racinaire pour une prairie exploitée de façon intensive. *Cah. ORSTOM*, sér. Biol., vol. XII, n° 3.
- PINTHUS (M.J.), 1969. — Tillering and coronal formation in some common and durum wheat varieties. *Crop Sci.*, 9 : 267-72.
- SNEDECOR (G.W.), COCHRAN (W.G.), 1957. — Méthodes statistiques. 6^e éd., trad. Fr., *Acta*, 649 p.
- SPEIDEL (B.), WEISS (A.), 1974. — (Investigations on the root activity below a golden oat meadow). *In* : *Herb. Abst.*, 1975 : 819.
- TROUGHTON (A.), 1960. — *In* : Proc. 8th Grassld Cong. Discussion on physiology of herbage growth : 301.
- TROUGHTON (A.), 1974. — The role of roots in determining yields. *In* : Proc. 12th Int. Grassld Cong. Moscou. Biol. Physiol. aspects of the intensification of grassld utilization : 380-7.