

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

Didier PICARD *

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

RÉSUMÉ

L'étude du rythme d'émission des racines, de l'évolution de leur biomasse, d'une prairie artificielle monospécifique à *Panicum maximum* variété « Adiopodoumé » a été entreprise à l'aide d'observations toutes les 2 semaines pendant 2 ans.

La prairie était fauchée toutes les 6 semaines sauf en saison sèche et fertilisée après chaque coupe.

Pour suivre le rythme d'émission, le nombre de racines adventives primaires nouvellement apparues au niveau du plateau de tallage a été compté sur 24 touffes prélevées à la bêche.

Les masses racinaires ont été estimées à partir de la mesure de la concentration en racines de carottes prélevées dans 3 sites différents (entre 4 touffes, entre 2 touffes sur une ligne, sous une touffe) jusqu'à 0,25 m de profondeur puis, uniquement entre 4 touffes, de 0,25 à 1,25 m.

Le renouvellement des racines adventives primaires est permanent, une nouvelle émission ayant lieu à chaque intercoupe. En moyenne sur l'année, une nouvelle racine apparaît chaque jour.

La masse racinaire augmente en 1^{re} année, puis, en 2^e année, oscille autour d'une valeur moyenne constante. Elle évolue alors selon un cycle qui se répète à chaque intercoupe : elle commence par diminuer pendant 2 semaines, le phénomène de décomposition des racines mortes dominant, puis réaugmente jusqu'à la fin de l'intercoupe lorsque la croissance et l'émission de nouvelles racines reprennent.

Il y a un parallélisme frappant entre l'évolution de la biomasse épigée et celle de la biomasse hypogée, cette évolution paraissant réglée par l'interaction entre le rythme d'exploitation et celui de remontaison de la plante.

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

SUMMARY

Root appearance rate and root mass evolution of a *Panicum maximum* sward have been studied during two years, with observations every two weeks.

The sward was clipped every 6 weeks, except during dry seasons and fertilized after every cutting.

Root masses were estimated by the measurement of number of new primary adventitious roots at the shoot base of 24 plants collected in the field with a spade.

Root masses were estimated by the measurement of root dry weights in soil cores sampled at 3 different locations (between 4 plants in the interrow, between 2 plants in a row and beneath a plant) in the 0-10 cm and 10-25 cm levels, then only at the first location down to 125 cm by 20 cm increments.

The renewal of the primary adventitious roots was observed throughout the year. The mean appearance rate is of one root a day over a year.

The root mass increased during the first year. Then, it fluctuated around a constant mean during the second year, according to a cycle which was reproduced at every intercutting : it decreased for two weeks, as the root decomposition phenomenon was dominant; then it increased till the end of the intercutting as root growth and root appearance resumed.

There is a striking analogy between shoot biomass evolution and that of the root. Interaction between the cutting rate and that of the plant elongation and flowering are likely to regulate this evolution.

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

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

1. INTRODUCTION

L'évolution de la teneur en matière organique du sol sous prairie conditionne en partie les arrière-effets que l'on peut attendre de cette phase de la rotation sur le rendement des cultures suivantes.

En zone tropicale humide, cette évolution est mal connue, notamment parce que certains termes du bilan n'ont jamais pu être estimés de façon précise.

C'est en particulier le cas de l'apport par la décomposition des racines mortes (Nye et Greenland, 1960; Laudelout, 1962; Boissezon, 1973). Pour pouvoir le déterminer, il faut en effet savoir non seulement quelle est la masse de racines à un instant donné mais aussi quelle est sa vitesse de renouvellement.

Or, dans ces régions on ne dispose que de résultats isolés.

Si l'on prend, à titre d'exemple, le cas de *Panicum maximum* qui est l'une des espèces les plus étudiées, Villares *et al.* (1958) dans l'Etat de Sao Paulo au Brésil, trouvent entre 2,37 et 3,30 t.ha⁻¹ (moyenne: 2,99 t.ha⁻¹) pour des prairies déjà âgées et sur des profondeurs variant entre 2 et 4 m. Ils considèrent ces valeurs comme peu élevées par rapport à celles qu'on peut obtenir avec d'autres graminées ou légumineuses, sans toutefois donner de chiffres.

Laudelout et Germain (1954) donnent, à Yangambi (Zaïre), pour une jachère herbacée de 4 ans, entre 1,1 et 1,9 t.ha⁻¹. Ces masses apparaissent faibles en comparaison de celles qu'ils citent pour d'autres graminées.

Nye (1958), indique, toujours pour une jachère à *Panicum maximum* au Ghana, 1,90 t.ha⁻¹ à 1 an, 2,36 t.ha⁻¹ à 2 ans, 3,92 t.ha⁻¹ à 3 ans.

Taerum (1970) trouve, au Kenya, pour une prairie de 28 mois, 3,3 t.ha⁻¹ de racines jusqu'à 3 m.

Bartholomew *et al.* (1953), toujours à Yangambi, observent cependant une valeur beaucoup plus forte pour une jachère de 3 ans: 9,88 t.ha⁻¹.

Il est très difficile de déduire l'apport de matière organique au sol par la mort et la décomposition des racines de ces études ponctuelles.

Les seules études sur la dynamique racinaire de plantes fourragères tropicales apparemment publiées sont celles de Barnes (1960, 1961) et Barnes et Hava (1963) qui, travaillant sur *Panicum maximum* et *Cynodon plectostachyus*, donnent l'évolution du poids de matière sèche de l'ensemble (racines + bases enterrées des tiges) soit toutes les 3 semaines soit tous les mois, pendant un an, sur des prairies établies par semis depuis moins d'un an dans le premier cas, depuis 3 ans dans le second, fauchées ou non. Les variations saisonnières enregistrées, de peu d'amplitude, sauf en

début de saison des pluies où le poids de l'ensemble (racines + bases enterrées des tiges) augmente rapidement, n'ont pas été analysées.

Les conditions de milieu sont cependant très différentes de celles de Côte d'Ivoire et le fait de n'avoir pas séparé les racines des bases des tiges ne renseigne pas sur l'évolution des masses racinaires elles-mêmes.

Les données en milieu naturel (savane) sont encore plus rares (César, 1971).

En zone tempérée (Stuckey, 1941; Jacques et Edmond, 1952; Jacques et Schwass, 1956; Garwood, 1967) l'émission des racines est saisonnière. En zone tropicale humide, aucune donnée n'est disponible sur la question.

Des essais antérieurs sur différents types de prairies (Picard et Bonzon, 1973; 1974, a et b) ont montré qu'avec 3 données annuelles il était difficile d'interpréter les évolutions des masses racinaires. Un nouvel essai a donc été réalisé pour suivre cette évolution avec des observations beaucoup plus fréquentes, et pour déterminer les périodes d'émission des racines adventives au niveau du plateau de tallage afin d'avoir une information sur leur rythme de renouvellement.

2. DISPOSITIF ET MÉTHODES EXPÉRIMENTALES

La masse des racines sous prairie ne peut pas se déduire d'expérimentations en conditions contrôlées.

Parmi toutes les méthodes permettant de la mesurer, celle qui consiste en des prélèvements d'échantillons de sol par carottage, l'extraction et la pesée des racines ainsi obtenues (Bonzon et Picard, 1969), est l'une de celles qui donnent les meilleurs résultats.

L'étude du rythme d'émission des racines, entreprise pour comprendre les variations de masse de racines observées, doit donc être effectuée sur le même dispositif expérimental, en conditions naturelles.

2.1. DISPOSITIF EXPÉRIMENTAL

Une parcelle de dimensions 100 × 15,60 m a été plantée par éclats de souche à 0,40 × 0,40 m. Elle a été subdivisée en sous-parcelles de 2,8 × 1,6 m (10 pieds utiles et un rang de bordure). Toutes les 6 semaines sauf pendant les 2 saisons sèches principales, la parcelle a été fauchée à l'aide d'une moto-faucheuse à 15 cm de haut environ puis fertilisée à raison de 100 unités de N, 50 de P₂O₅ et 100 de K₂O à l'ha. Deux fois par an, après la 1^{re} coupe suivant la reprise des pluies et après celle située vers le 15 septembre, cette fumure a été complétée par 150 unités de CaO et 100 de MgO à l'ha.

2.2. MÉTHODE D'ÉTUDE DU RYTHME D'ÉMISSION DES RACINES

Le nombre de racines nouvellement émises a été compté par observation directe.

Pour cela, 6 touffes voisines par sous-parcelle ont été prélevées sur 4 sous-parcelles choisies au hasard avec une motte de terre suffisante. Au laboratoire, après élimination de la terre par aspersion, les plantes ont été disséquées délicatement talle par talle puis, en raison des délais de manipulation, placées dans de l'eau 24 h en attendant de procéder aux observations.

On appellera racines primaires toutes les racines adventives issues du plateau de tallage, par opposition aux racines secondaires, ramification du 1^{er} ordre des racines primaires...

Un réseau racinaire est l'ensemble d'une racine primaire et de ses ramifications.

Pour les observations, on a distingué 3 types de racines primaires (Picard, 1976) :

- celles de longueur inférieure à 3 cm, appelées R3 dans la suite du texte;
- celles de longueur supérieure à 3 cm mais non encore ramifiées, appelées RN;
- celles enfin portant des ramifications sur leur partie observable, appelées racines développées ou RD.

Le nombre de RD n'a été compté qu'au début de l'expérience, pendant les 9 premières observations. En effet, à partir du 10^e échantillonnage, une grande quantité de RD était apparue en état de décomposition : il n'était donc plus possible d'affirmer que toutes les RD émises depuis le début de l'essai étaient visibles.

Une expérience préliminaire vérifiée ultérieurement (Picard, 1973) avait permis de constater que, lorsque l'humidité de l'horizon superficiel du sol était suffisante, le stage de 24 h dans l'eau des bases des talles ne provoquait l'apparition d'aucune nouvelle racine (tabl. I).

Il s'est avéré, en cours d'expérience, que ce n'était cependant pas toujours vrai en période sèche, lorsque l'humidité du sol en surface était réduite.

TABLEAU I

Evolution du nombre de R₃ en fonction du temps de trempage des talles, selon que les touffes ont été prélevées en sol sec ou humide.

Humidité du sol	Nbre de talles observées	Nbre de R3 apparues après un séjour dans l'eau de :		
		0 h	24 h	48 h
sec	465	14	35	98
humide	632	23	24	24

C'est donc un élément dont il faudra tenir compte lors de l'interprétation des résultats.

2.3. MESURE DE LA MASSE RACINAIRE

Tous les 15 jours, la masse racinaire a été mesurée par carottage dans la partie des 4 sous-parcelles contenant les 4 pieds utiles restant.

On a distingué 3 sites de prélèvement : au centre du carré formé par 4 touffes (site 1); entre 2 touffes sur une ligne (site 2); sous les touffes (site 3).

Pour le site 1, des carottes ont été prélevées selon une méthode déjà décrite (Bonzon et Picard, 1969) dans les horizons 0-10 cm, 10-25 cm, 25-45 cm, 45-65 cm, 85-105 cm et 105-125 cm. Pour les sites 2 et 3, les différences de poids de racines par unité de sol disparaissent au-delà de 25 cm (Bonzon et Picard, 1969) on n'a effectué un sondage que dans 0-10 cm et 10-25 cm.

Par sous-parcelle, on a donc récolté 4 échantillons par site et par horizon. Ils ont été regroupés en un seul pour le traitement au laboratoire. Les 44 carottes obtenues ont été séchées à poids constant dans des fours à infra-rouge à 50 °C environ, puis pesées. Les racines ont été extraites par tamisage sous l'eau, les débris de matière organique autres que les racines, éliminés par triage manuel; puis elles ont été séchées à l'étuve à 105 °C à poids constant et pesées.

La densité du sol, calculée à partir des poids de terre prélevés et du volume théorique des carottes, ne varie pas de façon significative avec les points de prélèvement. On a donc présenté les résultats sous 2 formes : en mg pour 100 g de terre lorsqu'il s'agit de comparer les résultats horizon par horizon et site par site; en g.m⁻² lorsqu'il s'agit de rapprocher les masses racinaires des biomasses des parties aériennes. Pour ce dernier calcul on a pris :

$$\text{densité du sol, } d = 1,5.$$

2.4. CALENDRIER DES OPÉRATIONS

L'essai a été implanté entre le 25 mars et le 1^{er} avril 1970.

Les premières observations sur le nombre de racines primaires émises ont été faites dès le 14 avril, la première fauche ainsi que la première détermination de masse racinaire le 1^{er} juin. Les coupes se sont ensuite succédées, sauf exception, toutes les 6 semaines durant les saisons de pluies mais ont été arrêtées en grande saison sèche, entre le 23 novembre 1970 et le 16 mars 1971 puis entre le 3 janvier et le 13 mars 1972.

Il y a donc eu, à partir du 1^{er} juin, 13 intercoupes (1) numérotées dans l'ordre de 1 à 13. Par extension, on notera intercoupe 0 la période du 1^{er} avril au 1^{er} juin 1970.

Dans la suite du texte, le terme année sera pris au sens climatique :

- 1^{re} année : du 1^{er} avril 1970 au 16 mars 1971.
- 2^e année : du 16 mars 1971 au 13 mars 1972.

2.5. INTERPRÉTATION STATISTIQUE DES RÉSULTATS

Toutes les données ont été calculées par sous-parcelle. Celle-ci constitue l'unité statistique, la seule qui ait été randomisée.

Selon les paramètres, on dispose de 184 à 248 mesures, avec un facteur contrôlé, la date d'échantillonnage (46 à 62 niveaux) et 4 répétitions.

Pour effectuer les analyses de variance, on a utilisé le plus souvent le modèle linéaire suivant :

$$x_{ij} = \mu + \alpha_i + \epsilon_{ij}$$

où x_{ij} est l'une quelconque des valeurs d'une donnée éventuellement transformée pour en normaliser la distribution (Picard, 1976);

i est l'indice des dates d'échantillonnage (de 1 à 46 ou 62);

(1) On appellera intercoupe l'intervalle de temps qui sépare deux coupes consécutives d'une prairie.

j est l'indice des répétitions (de 1 à 4);

μ est la moyenne;

α_i est l'effet du traitement;

ϵ_{ij} est le terme résiduel.

Lorsque l'analyse de variance a révélé l'effet significatif du traitement, les différences entre moyennes prises soit une par une soit par groupes homologues ont été comparées par le test de Newman et Keuls (abrégé en N.K. pour la suite) ou par la méthode de décomposition de la Somme des Carrés des Ecartés (SCE) (appelée encore méthode des contrastes).

Ces méthodes ont été empruntées à Snedecor et Cochran (1957).

2.6. LE MILIEU

L'essai a été conduit sur la station expérimentale d'Adiopodoumé, Basse Côte d'Ivoire, dont les conditions climatiques et la nature du sol ont été décrites par ailleurs (Eldin, 1971; Roose et Cheroux, 1966).

Le sol, de texture très sableuse, a une faible capacité de rétention en eau (Talineau et Roose, 1974) et une faible teneur en matière organique (Talineau, 1970). Les caractéristiques de l'horizon 0-25 cm sont par exemple les suivantes :

teneur en argile + limon : 10,3 %;

teneur en matière organique : 1,9 %;

teneur en eau utile : environ 25 mm (1 mm par cm).

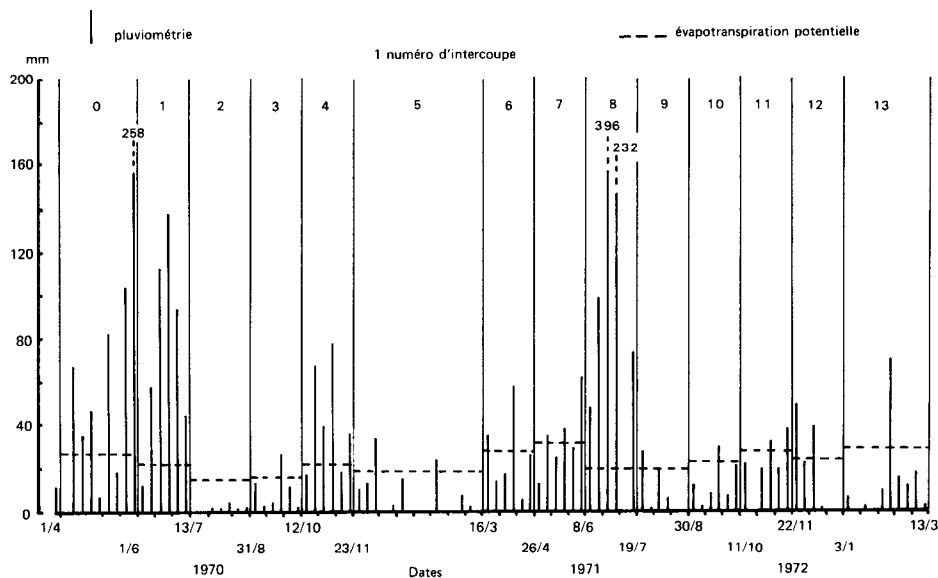


FIG. 1. — Pluviométrie hebdomadaire en mm. Evapotranspiration potentielle moyenne par intercoupe, exprimée en mm par semaine.

Il ne présente aucun obstacle mécanique à la pénétration des racines sur plusieurs mètres de profondeur.

La pluviométrie moyenne annuelle P est de 2 100 mm, répartie en 2 saisons des pluies, du 15 mars au 15 juillet et du 1^{er} septembre au 15 décembre. L'évapotranspiration potentielle (ETP) est de 1 400 mm environ (maximum en mars : 142 mm; minimum en juin : 93 mm).

Durant la période expérimentale (fig. 1) la pluviométrie a été déficitaire pour la croissance des parties aériennes durant les intercoupes 2, 3, 5, 6 et 9 à 13; l'ETP, durant les intercoupes 0, 1, 4, 7 et 8.

3. RÉSULTATS

3.1. ETUDE DU RYTHME D'ÉMISSION DES RACINES

Le nombre de R₃ compté à chaque observation est extrêmement variable: de 0 en période de saison sèches à 23,2 par pied le 27 novembre 1971, dans le 10^e intercoupe (fig. 2).

L'analyse de variance indique que les différences observées entre les valeurs aux différentes dates sont significatives.

Cependant, le carré moyen résiduel étant élevé en raison de la faible homogénéité des répétitions, le recouvrement des groupes de moyennes séparées par le test N.K. (fig. 2) est très important.

Jusqu'au 3^e intercoupe inclus, le nombre de R₃ est toujours relativement élevé et varie peu d'un comptage à l'autre sauf entre le 15 et le 29 juin 1970.

Au-delà, les amplitudes de variation dans un intercoupe sont souvent très grandes. Les valeurs les plus fortes sont obtenues soit après 2 soit après 4 semaines. La méthode des contrastes permet de montrer que les valeurs de fin d'intercoupe sont significativement inférieures aux autres.

Contraste testé : nombre de R₃ après 2 ou 4 semaines par rapport au nombre de R₃ après 6 semaines, pour les intercoupes 1 à 4 et 6 à 12.

$$SCE = 9,145 \quad dl = 1 \quad F = 135 **.$$

Dans les intercoupes 0, 4, 5, 6, 7, 10, 11 et 13, la différence entre la valeur la plus forte et la valeur la plus faible est significative selon le test de N.K. De plus la 1^{re} valeur observée dans l'intercoupe 8, le 21 juin, est supérieure à celle trouvée en dernier dans l'intercoupe 7, le 8 juin. Il n'y a que pour le 9^e intercoupe qu'il apparaît n'y avoir aucune différence entre les données.

Les variations du nombre de R_N sont le plus souvent comparables à celles du nombre de R₃ (fig. 2).

L'analyse de variance indique que les différences observées sont significatives.

Pour les mêmes raisons que dans le cas du nombre de R₃, le test N.K. (fig. 2) sépare un grand nombre de groupes de moyennes qui se recouvrent largement.

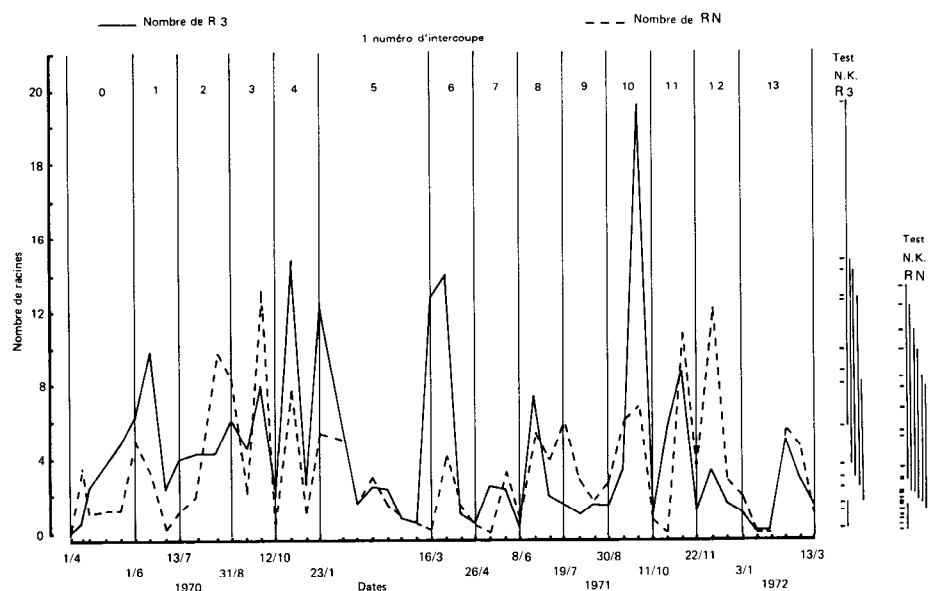


FIG. 2. — Evolution du nombre de racines primaires de longueur inférieure à 3 cm (R₃) et du nombre de racines primaires non ramifiées (R_N).

Les amplitudes de variation du nombre de RN sont fortes dès le début de l'expérience. Là encore, les valeurs les plus élevées sont obtenues soit après 2, soit après 4 semaines, et celles en fin d'intercoupe sont inférieures aux autres.

Contraste testé : nombre de RN après 2 ou 4 semaines par rapport au nombre de RN après 6 semaines, pour les intercoupes 1 à 4 et 6 à 12.

$$SCE = 0,8068 \quad dl = 1 \quad F = 9,79^{**}$$

Les différences entre la valeur la plus forte et la valeur la plus faible dans un même intercoupe sont significatives pour la période d'installation de la prairie et tous les intercoupes sauf le 9^e.

Les nombres de R3 et de RN cumulés comptés sont de 121 et 82 le 16 mars 1971 à l'issue de la première année et de 215 et 165 le 13 mars 1972, à la fin de l'essai.

Le nombre de RD par plante augmente très rapidement pendant la période où il a été observé, atteignant 151 racines par plante le 30 juillet 1970.

A une date donnée, caractérisée par 2 indices : *i*, le numéro de l'intercoupe, *j*, celui du jour dans l'intercoupe, il y a une corrélation positive étroite entre le nombre de R3 cumulé jusqu'à cette date,

$$\sum_{i,j} NR3_{i,j}$$

et le nombre de RD, $NRD_{i,j}$ (fig. 3) :

$$NRD_{i,j} = 3,80 \sum_{i,j} NR3_{i,j} \quad (1)$$

$$r = 0,86^{**} \quad (30 \text{ dl}).$$

3.2. EVOLUTION DES MASSES RACINAIRES

3.2.1. Sur l'ensemble du profil

Le poids de matière sèche des racines calculé sur l'ensemble du profil (fig. 4) atteint 14,0 mg pour 100 g de terre (2,6 t.ha⁻¹) le 23 novembre 1971 et ne dépasse pas 19,5 mg pour 100 g de terre (3,9 t.ha⁻¹). Comme les autres paramètres, il varie de façon marquée à la fois durant un intercoupe et durant l'année, à stades dans l'intercoupe équivalents.

L'analyse de variance sur les données transformées (Picard, 1968) est significative.

Le test N.K. (fig. 4) permet de séparer un très petit nombre de groupes de moyennes seulement.

Variations dans un intercoupe

La masse racinaire sur l'ensemble du profil chute dans les 2 premières semaines de l'intercoupe (inter-

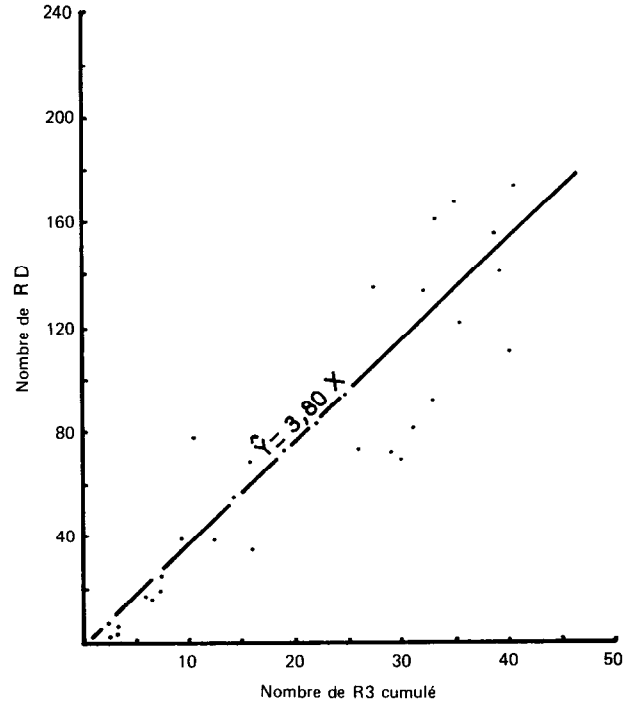


FIG. 3. — Corrélation entre le nombre de RD à une date et le nombre cumulé de R₃ à cette date.

coupes 1, 2, 5, 7, 8 et 9) ou augmente faiblement (intercoupes 3, 4, 6 et 10). La diminution peut se poursuivre dans les 2 semaines suivantes, mais uniquement en première année (intercoupes 1, 2 et 3) ou en saison sèche (intercoupes 5 et 13). Dans les 2 premières semaines son importance est très variable, mais elle est en général beaucoup plus forte en 2^e qu'en 1^{re} année, surtout si l'on ne compare que les saisons des pluies.

Seule la différence enregistrée entre le 8 et le 21 juin 1971, dans le 3^e intercoupe, qui est de 8,2 mg pour 100 g de terre, soit 1,8 t.ha⁻¹, est statistiquement significative selon le test N.K.

La méthode des contrastes ne donne pas de réponse significative lorsqu'on oppose le poids de matière sèche des racines le jour des coupes à celui 15 jours après.

$$SCE = 0,00800 \quad dl = 1 \quad F = 1,01 \text{ n.s.}$$

Mais si l'on considère séparément les données des intercoupes 6 à 12 inclus, celles de saisons des pluies en 2^e année, et que l'on différencie l'effet stade dans l'intercoupe de l'effet intercoupe, selon le schéma :

$$x_{ijk} = \mu + \alpha_i + \beta_j + \alpha\beta_{ij} + \epsilon_{ijk}$$

où : α_i est l'effet intercoupe,

β_j est l'effet stade dans l'intercoupe,

$\alpha\beta_{ij}$ est l'interaction entre ces 2 effets principaux;

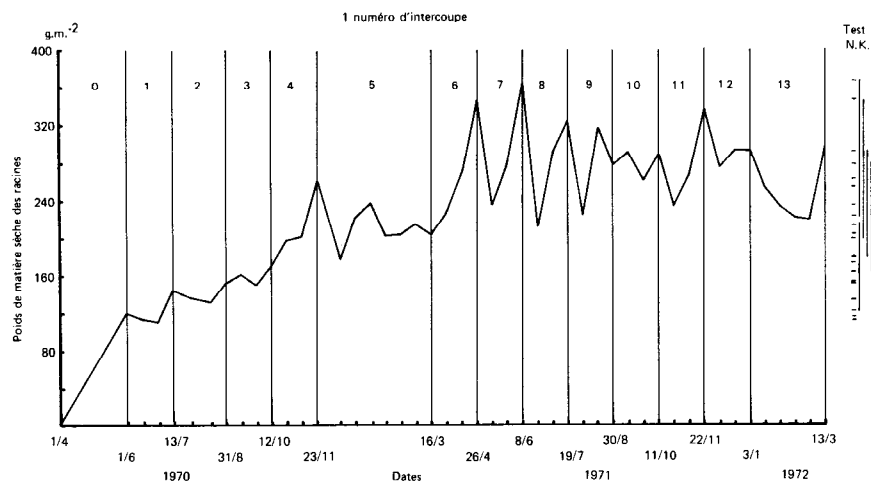


FIG. 4. — Evolution du poids de matière sèche des racines sur l'ensemble du profil.

on observe un effet hautement significatif du stade dans l'intercoupe. La valeur moyenne 2 semaines après une coupe est inférieure aux 2 autres, selon le test N.K.

Variations dans l'année

Le poids de matière sèche des racines augmente régulièrement en première année, pendant les 2 saisons des pluies, atteignant déjà 6,4 mg pour 100 g de terre ($1,2 \text{ t.ha}^{-1}$) le 1^{er} juin, 2 mois après l'implantation de la prairie, et 14,0 mg pour 100 g de terre ($2,6 \text{ t.ha}^{-1}$) le 23 novembre, valeur significativement supérieure à celle du 1^{er} juin selon le test N.K. (fig. 4).

En saison sèche, il se stabilise autour de 11,2 mg pour 100 g de terre, soit $2,1 \text{ t.ha}^{-1}$.

A partir du 16 mars 1971, il fluctue autour d'une moyenne, en fonction du rythme d'exploitation de la prairie, qui est de 14,9 mg pour 100 g de terre ($2,8 \text{ t.ha}^{-1}$) si on la calcule sur la période de saisons des pluies (du 16 mars 1971 au 3 janvier 1972) et de 14,6 mg pour 100 g de terre ($2,7 \text{ t.ha}^{-1}$) pour un cycle climatique complet.

La méthode des contrastes permet de montrer que les valeurs trouvées en 2^e année sont significativement supérieures à celles de 1^{re} année.

Contraste testé : poids de matière sèche des racines en 1^{re} année et en 2^e année.

$$\text{SCE} = 0,7879 \quad \text{dl} = 1 \quad \text{F} = 61 **$$

3.2.2. Selon les horizons

Horizon 0-10 cm

Le pourcentage de racines dans 0-10 cm est d'environ 66 % sur le 1^{er} cycle climatique et de 56 % sur le deuxième (fig. 5).

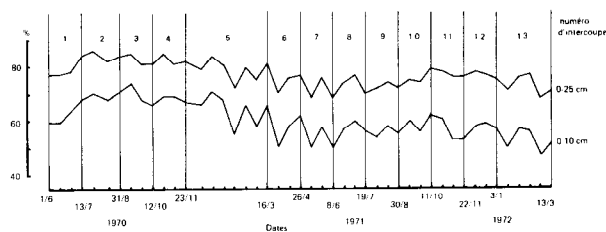


FIG. 5. — Pourcentage de racines dans les horizons 0-10 et 0-25 cm par rapport à 0-125 cm.

Augmentant jusqu'au 13 juillet 1970, relativement constant ensuite jusqu'à la fin des pluies, il baisse en saison sèche et tout au début de la grande saison des pluies 1971. De nouveau relativement constant entre avril 1971 et janvier 1972, il semble rediminuer durant la saison sèche de janvier-février 1972.

Les variations de biomasse dans 0-10 cm sont tout à fait parallèles à celles sur l'ensemble du profil (fig. 6).

L'analyse de variance sur les données transformées indique que les différences observées sont significatives.

Mais la part de variance expliquée est faible et le test N.K. (fig. 6) ne donne que peu d'information.

On retrouve les mêmes variations au sein des intercoupes et sur l'ensemble des 2 cycles saisonniers que dans le cas précédent.

Cependant, la valeur atteinte le 23 novembre, 117 mg pour 100 g de terre, est légèrement supérieure à la moyenne autour de laquelle oscillent les valeurs en 1971, 106 mg pour 100 g de terre entre le 16 mars 1971 et le 1^{er} janvier 1972, ou 102 mg pour 100 g de terre sur l'année.

Les quantités de racines dans 0-10 cm dépendent en fait énormément du site de prélèvement. Il y a en moyenne 4 fois plus de racines par unité de poids de terre sous les touffes qu'entre 4 touffes, et un peu plus entre 2 touffes sur une ligne qu'entre 4 touffes.

L'analyse statistique effectuée sur l'ensemble des sites confirme que les différences sont très hautement significatives.

Les variations au sein des intercoupes sont identiques pour les 3 sites de prélèvement : le poids de racines par 100 g de terre décroît dans les 15 jours qui suivent une coupe, réaugmente ensuite.

Par contre, les évolutions sur l'année apparaissent légèrement différentes : sous les touffes, la quantité de racines atteint un maximum dès la 1^{re} année et a plutôt tendance à diminuer du début à la fin de la 2^e année, alors que, entre les touffes, elle est plus élevée en 2^e qu'en 1^{re} année.

Le test des contrastes permet de montrer que, pour le site 3, les valeurs de 2^e année ne sont pas significativement supérieures à celles de 1^{re} année, alors que pour les sites 1 et 2, elles le sont.

Contraste testé : valeurs sous les touffes en 1^{re} et 2^e année.

$$SCE = 0,0450 \quad dl = 1 \quad F = 2,45 \text{ n.s.}$$

Contraste testé : valeurs entre les touffes (site 1 et 2) en 1^{re} et 2^e année.

$$SCE = 7,9847 \quad dl = 1 \quad F = 434 **.$$

La même analyse, effectuée sur le poids moyen de racines dans l'horizon montre que les valeurs en 2^e année sont plus élevées que celles en 1^{re} année.

Contraste testé : valeurs moyennes (sites 1, 2 et 3) en 1^{re} et 2^e année.

$$SCE = 0,7879 \quad dl = 1 \quad F = 61 **.$$

Horizon 10-25 cm

Le pourcentage de racines sur l'ensemble 0-25 cm est en moyenne de 81 % la 1^{re} année, de 74 % la deuxième année (fig. 5).

Il varie exactement comme le pourcentage dans 0-10 cm jusqu'au milieu de la 2^e année mais, à partir du 13 juillet, il augmente légèrement et rediminue plus lentement en saison sèche; l'écart entre les 2 pourcentages est alors plus faible : 7 % la 2^e année contre 10 % la 1^{re}.

Les quantités de racine dans l'horizon 10-25 cm représentent donc 15 à 18 % du total sur 0-1,20 m.

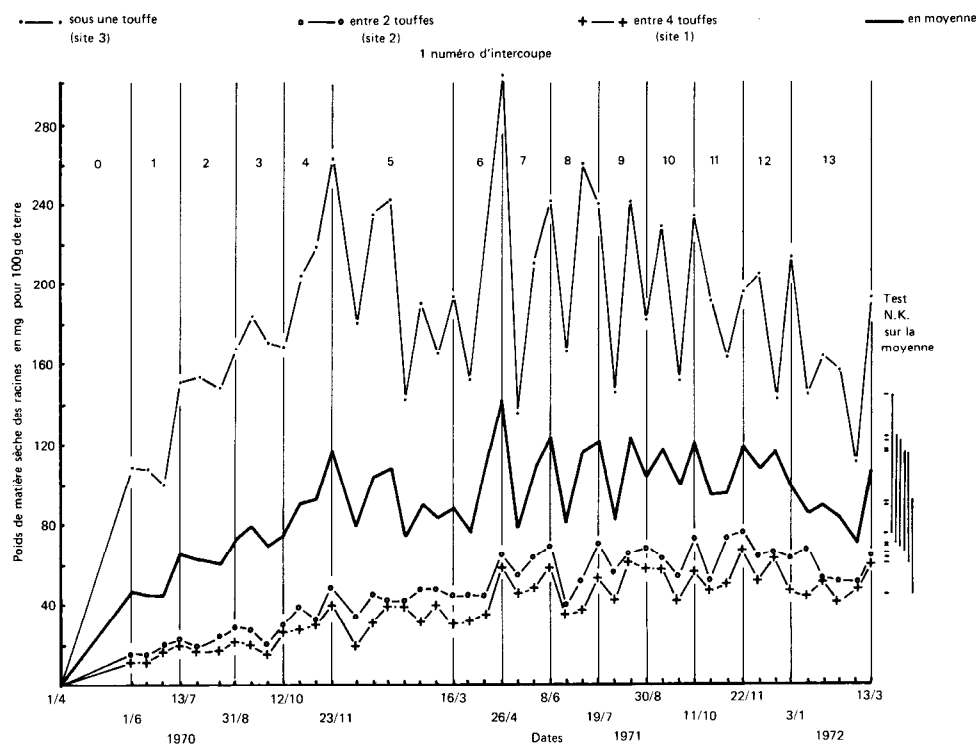


FIG. 6. — Evolution du poids de matière sèche des racines dans l'horizon 0-10 cm.

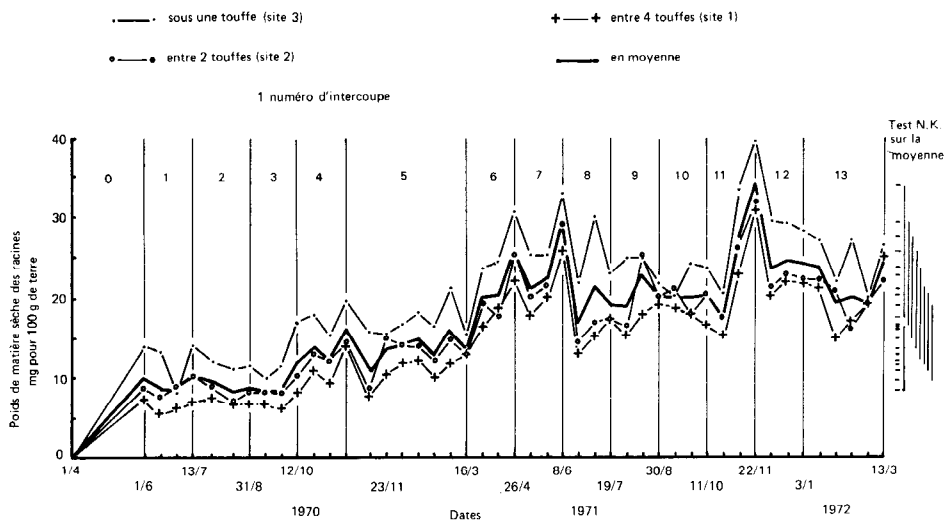


FIG. 7. — Evolution du poids de matière sèche des racines dans l'horizon 10-25 cm.

L'analyse de variance sur les données transformées indique que les fluctuations observées (fig. 7) sont significatives.

Les 2 groupes extrêmes de moyennes séparés par le test N.K. (valeurs les plus faibles — valeurs les plus fortes) correspondent aux données de 1^{re} année d'une part, de 2^e année d'autre part (fig. 7).

L'étude des contrastes permet de confirmer que les valeurs de 2^e année sont plus fortes que celles de 1^{re} année.

Contraste testé : valeurs moyennes en 1^{re} et 2^e année.

$$SCE = 4,0675 \quad dl = 1 \quad F = 336 **.$$

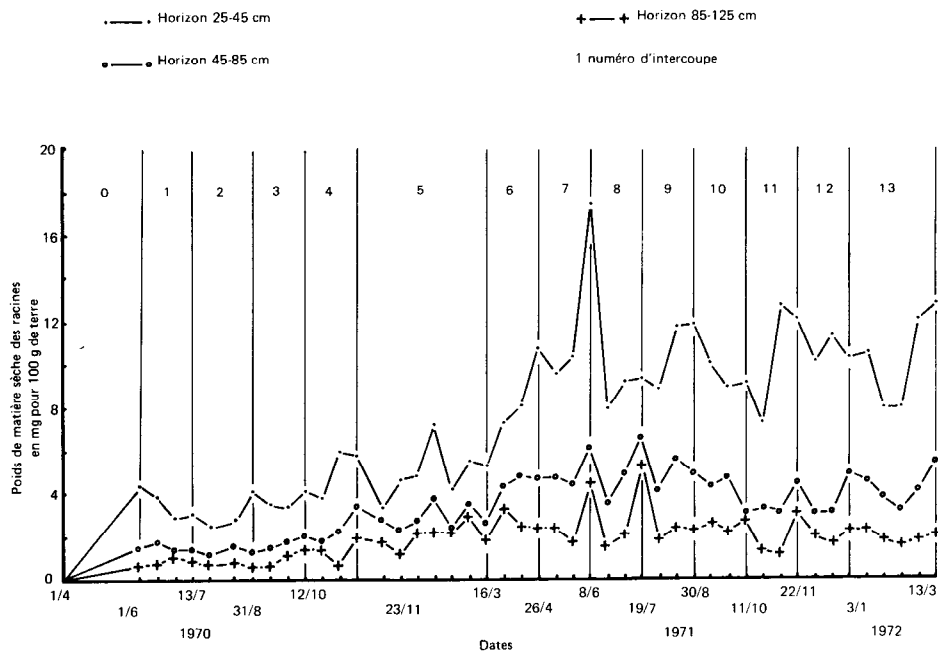


FIG. 8. — Evolution du poids de matière sèche des racines dans les horizons 25-45 cm; 45-85 cm; 85-125 cm.

Le développement racinaire dans l'horizon est particulièrement important durant les mois d'avril et mai, aussi bien en 1970, lors de l'implantation, qu'en 1971.

Aucune des variations enregistrées au sein d'un même intercoupe n'est significative, selon les 2 tests, N.K. ou méthode des contrastes.

Les différences entre sites de prélèvement sont nettes, mais beaucoup moins accentuées que dans l'horizon 0-10 cm.

De plus, les concentrations racinaires selon les sites évoluent parallèlement, contrairement à ce qui se passait dans 0-10 cm.

Horizons sous-jacents

Les concentrations en racines, qui décroissent très rapidement au début, lorsque la distance du point de prélèvement au plateau de tallage augmente, diminuent ensuite plus lentement.

Les quantités de racines entre 25 et 125 cm correspondent à 19 à 26 % du total.

Les différences entre poids de matière sèche dans 45-65 cm et 65-85 cm d'une part, 85-105 cm et 105-125 cm d'autre part, sont peu marqués. Elles ont donc été regroupées pour l'analyse (fig. 8).

Dans les 3 horizons finalement distingués, 25-45 cm; 45-85 cm; 85-125 cm; les différences observées entre dates sont significatives et la méthode des contrastes permet de montrer que les quantités de racines en 2^e année sont plus élevées que celles en 1^{re} année.

Contrastes testés : valeurs des 1^{re} et 2^e année.

Horizon 25-45 cm : SCE = 6,8573; dl = 1; F = 283 **.
Horizon 45-85 cm : SCE = 2,7305; dl = 1; F = 229 **.
Horizon 85-125 cm : SCE = 0,9039; dl = 1; F = 58 **.

Comme dans 10-25 cm et plus particulièrement pour 25-45 cm, la période de fort développement de l'enracinement paraît être celle des 2 mois d'avril et mai.

Les variations au sein d'un intercoupe ne sont pas statistiquement décelables par les tests de N.K. et des contrastes. Elles sont analogues à celles observées dans les premiers horizons : la masse de racines a tendance à diminuer dans les 2 semaines qui suivent une fauche, puis à réaugmenter.

L'exception la plus nette est l'intercoupe 6, du 16 mars au 26 avril 1971, au cours duquel le poids de matière sèche des racines croît fortement dès le début.

3.3. LIAISON ENTRE LE DÉVELOPPEMENT DES PARTIES AÉRIENNES ET CELUI DES RACINES.

Des observations sur l'évolution du nombre de talles, NTT, et du poids de matière sèche du système aérien des plantes, PAP, ont été affectées au cours du même essai (Picard et Fillonneau, 1972; Picard, 1976).

Les résultats montrent que, dans les 2 premières semaines des intercoupes 2, 5, 7, 8, 10 et 13, NTT et PAP baissent fortement et ceci correspond le plus souvent à une chute importante de la masse de racines, PRT.

Par contre, à la même époque, durant les autres intercoupes, NTT et PAP augmentent pendant que, simultanément, PRT croît aussi, ou baisse de façon moindre.

On a cherché à mettre en évidence une éventuelle liaison entre l'évolution du nombre de talles NTT_i et celui de la masse des racines PRT_i durant cette période de deux semaines. Soit i l'indice correspondant au numéro de l'intercoupe, j celui du jour dans l'intercoupe, on a calculé pour chaque intercoupe :

— la variation du nombre de talles durant les 2 premières semaines après une coupe, en pourcentage du nombre de talles lors de la coupe, P_t, affectée du signe + s'il y a augmentation, du signe — s'il y a diminution :

$$P_t = 100. \frac{NTT_{i,14} - NTT_{i,0}}{NTT_{i,0}}$$

— la variation de masse racinaire durant les 2 premières semaines après une coupe, en pourcentage de la masse racinaire lors de la coupe, P_r, affectée également du signe + ou — :

$$P_r = 100. \frac{PRT_{i,14} - PRT_{i,0}}{PRT_{i,0}}$$

Si l'on élimine les résultats des intercoupes 1 et 2, ce qui sera justifié ultérieurement, on constate qu'il y a une corrélation étroite entre les 2 séries de données (fig. 9).

La corrélation calculée est de :

$$r = 0,70 * (9 \text{ dl}).$$

L'équation de la droite de régression est :

$$P_r = 0,23 P_t - 14,8.$$

Les résultats (fig. 9) montrent sans qu'il y ait besoin de calcul, que le nombre de talles et la biomasse des touffes évoluent rigoureusement parallèlement durant cette même période. Mais le poids de biomasse résiduelle des touffes lors des coupes dépend de la hauteur de coupe, alors que le nombre de talles n'en dépend pas, c'est pourquoi la corrélation a été établie à partir de P_t.

Durant le dernier mois de l'intercoupe, masse racinaire et masse aérienne augmentent simultanément.

L'augmentation du poids de matière sèche des parties aériennes, Δ PAP_i, est proportionnelle à celle du poids de matière sèche des racines Δ PRT_i, calculée comme étant la différence entre la valeur la plus élevée et la

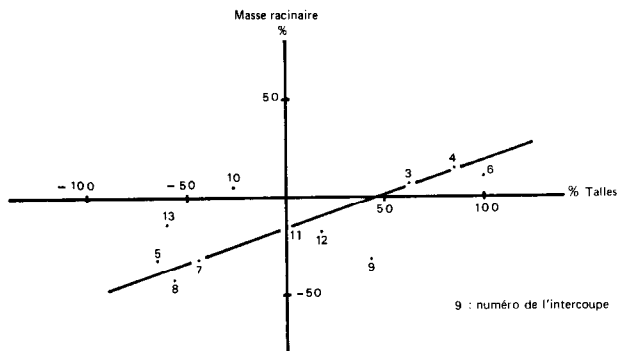


FIG. 9. — Corrélation entre la variation du nombre de talles durant les deux premières semaines d'un intercoupe, comptée algébriquement en pourcentage du nombre de talles lors de la coupe et la variation de masse racinaire durant la même période, exprimée pareillement.

valeur la plus faible dans l'intercoupe lorsque cette augmentation est continue, ou comme la somme calculée de ces différences lorsqu'elle est discontinuë (intercoupe 3, 5 et 10), sauf pour l'intercoupe 12 (fig. 10).

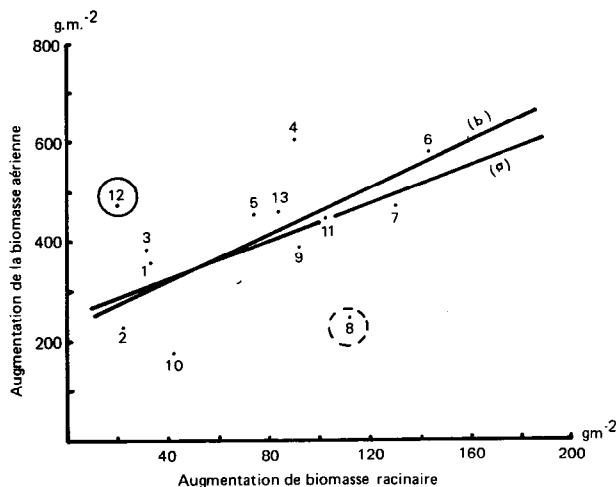
$$r = 0,58 * (10 \text{ dl});$$

$$\Delta \text{PAP}_1 = 1,92 \cdot \Delta \text{PRT}_1 + 2,46.$$

Par ailleurs, la corrélation est très améliorée si l'on ne tient pas compte non plus de l'intercoupe 8 :

$$r = 0,75 ** (9 \text{ dl});$$

$$\Delta \text{PAP}_1 = 2,39 \cdot \Delta \text{PRT}_1 + 2,30.$$



- 2 : numéro d'intercoupe
 12 : valeur exclue
 (a) $\hat{Y} = 1,92 x + 2,46$ (point 8 inclus)
 (b) $\hat{Y} = 2,39 x + 2,30$ (point 8 exclus)

FIG. 10. — Corrélation entre les augmentations de biomasse aérienne et racinaire dans un intercoupe.

Etant donné l'importance des coefficients de variation obtenus dans les déterminations de masses racinaires, il est peut-être hasardeux de chercher une interprétation autre à l'évolution différente lors de ces 2 inter-coupes.

Dans l'un, le 12, la croissance des racines est faible par rapport à celle des parties aériennes. La sécheresse s'étant fait sentir en fin d'intercoupe il est possible qu'elle ait eu des répercussions plus fortes sur le développement des racines que sur celui des parties aériennes. La croissance des racines s'arrête lorsque le sol se dessèche (Picard, 1973). Or la plupart d'entre-elles sont dans l'horizon superficiel. Par contre, l'alimentation en eau à partir des horizons profonds a pu être suffisante pour permettre une croissance relativement plus forte des parties aériennes.

Dans l'intercoupe 8 au contraire, la croissance des tiges et feuilles est proportionnellement faible. Or les conditions climatiques sont à l'inverse des précédentes : l'humidité du sol est certainement proche de la saturation, par contre l'insolation est facteur limitant, la photosynthèse ralentie amène une limitation de développement aérien.

Il y a également corrélation entre la masse des racines et celle des parties aériennes le jour des coupes mais uniquement en 1^{re} année (le calcul a été fait sur les 4×6 données des coupes 0 à 6, mais la figure 11, pour plus de clarté a été établie sur les valeurs moyennes) :

$$r = 0,61 ** (22 \text{ dl});$$

$$\text{PAP}_{1,0} = 2,00 \text{PRT}_{1,0} + 129.$$

La corrélation n'existe plus en 2^e année :

$$r = 0,12 \quad \text{n.s.} \quad (30 \text{ dl}).$$

L'examen du nuage de points obtenu graphiquement (fig. 11) montre qu'en fait les valeurs en 2^e année se regroupent apparemment en 2 ensembles, l'un correspondant aux intercoupes où le nombre de talles et le poids de matière sèche des parties aériennes chutent dans les 2 premières semaines (intercoupes 7, 8, 10 et 13), l'autre à ceux où ces éléments augmentent durant la même période (intercoupes 6, 9, 11 et 12). Le nombre de données disponibles dans chaque cas est cependant insuffisant pour poursuivre l'interprétation.

4. DISCUSSION

L'étude simultanée du rythme d'émission des racines adventives primaires et de l'évolution de la masse des racines permet de comprendre la dynamique racinaire d'une prairie à *Panicum maximum*, variété « Adiopodoumé » exploitée de façon intensive à l'échelle de l'année.

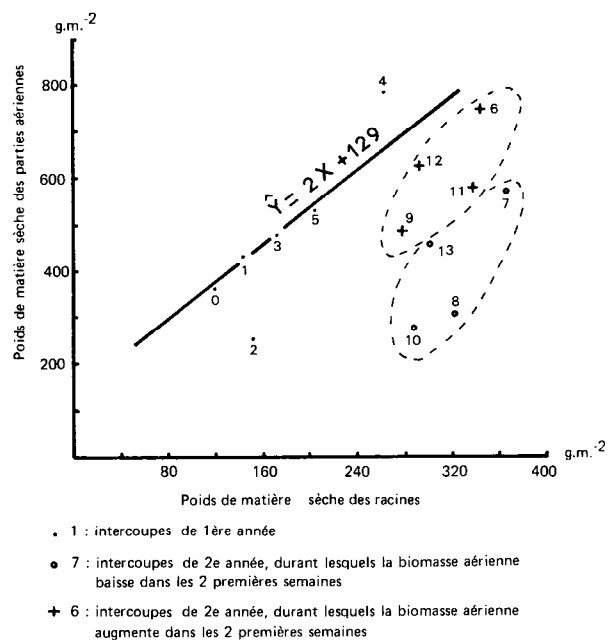


FIG. 11. — Corrélation entre les masses des parties aériennes et des racines lors des coupes.

Cependant, la grande variabilité des données concernant les nombres de racines émises oblige à revenir sur leur signification. Cette hétérogénéité est en grande partie liée à la nécessité de travailler en conditions naturelles de façon à pouvoir ultérieurement relier cette dynamique racinaire au bilan organique et aux arrières-effets d'une prairie sur les rendements des cultures suivantes.

4.1. RYTHME ANNUEL D'ÉMISSION DES RACINES

Les nombres de R3 et de RN, à chaque observation, sont rarement nuls. On pourrait donc dire que l'émission des racines primaires est permanente. Cependant durant chaque intercoupe, sauf durant le 9^e, le nombre de R3 et de RN passe d'un niveau bas à un niveau beaucoup plus élevé au moins lors de l'une des observations puis revient au niveau bas. On considère qu'il y a véritablement émission dans un intercoupe uniquement lorsque cette évolution se manifeste.

En ce sens, il n'y a que durant l'intercoupe 9 et durant certaines périodes en saison sèche qu'il n'y a pas émission.

Ce résultat n'est pas dû à la méthode d'étude employée, et en particulier à la conservation 24 h dans l'eau des bases des talles, entre le moment du prélèvement des échantillons et celui des observations. En effet, il ne sort de racines primaires dans ce laps de

temps que lors des épisodes secs, lorsque l'humidité du sol dans les horizons supérieurs est insuffisante. Ceci ne concerne que les intercoupes 3, 5, 10 et 13. Dans les intercoupes 2, 9 et 12, la sécheresse apparaît trop tardivement, ou bien après un épisode extrêmement pluvieux, et il n'y a vraisemblablement pas eu de perturbation du rythme d'émission des racines. Or les intercoupes 3, 5, 10 et 13 ont été plus ou moins tardivement interrompus par de fortes pluies qui ont permis la reprise de l'émission.

De plus, lorsque le sol devient sec, les racines ne s'allongent plus (Picard, 1973); par conséquent on n'observe plus, dans ces moments-là, de RN. Le temps de trempage est de toutes manières trop court pour qu'il y ait apparition de ce type de racines après le prélèvement des échantillons. Or les résultats montrent que le rythme d'apparition des RN suit le plus souvent celui des R3.

D'autre part, le fait qu'il y ait émission dans chaque intercoupe est en accord avec les autres expériences réalisées pour l'étude du rythme d'émission des racines de *Panicum maximum* (Picard, 1973, 1977) sur des périodes de 1 ou 2 intercoupes : quelles que soient les conditions expérimentales, les époques de l'année, on a toujours observé une émission racinaire dans un intercoupe.

Il est certain cependant que le nombre d'observations, une fois tous les 15 jours, est insuffisant pour avoir une idée du nombre total de racines émises par intercoupe, puisque les études citées montrent que la période d'émission est courte : de 10 jours à 3 semaines. Il est donc fort possible que, dans l'intercoupe 9, les observations se soient situées en dehors de la période d'émission et que, durant les autres intercoupes, elles n'aient pas été effectuées au moment où l'émission est la plus intense.

Il ne semble pas y avoir eu jusqu'à présent d'étude similaire sur *Panicum maximum* ailleurs ou sur d'autres graminées tropicales. Les seules comparaisons possibles sont donc avec les rythmes d'émission des racines des graminées de zone tempérée.

Stuckey (1941), travaillant sur 12 espèces et variétés de graminées fourragères non exploitées, Garwood (1967) travaillant sur 4 espèces et variétés fauchées toutes les 4 semaines, ont tous deux mis en évidence le caractère saisonnier de l'émission racinaire chez ces espèces : elle a lieu essentiellement au printemps et, de façon moins intense, à l'automne. Les travaux de Jacques et Edmond (1952) et Jacques et Schwass (1956), en milieu partiellement perturbé, confirment ce caractère périodique de l'émission des racines en zone tempérée. Plus récemment, Speidel et Weiss (1974), grâce à des observations à partir de tranchées à parois vitrées et Behaegue (1974) arrivent aux mêmes conclusions.

Garwood (1968) a de plus montré que le fait que le

sol soit desséché en été est insuffisant pour expliquer l'arrêt des émissions à cette époque de l'année. Il trouve par contre une corrélation négative entre le nombre de racines émises et la température. Ainsi, des températures trop élevées pourraient être responsables de cet arrêt (Troughton, 1957; Kleinendorst, 1965; Cooper, 1972; Lemaire, 1975).

De nombreux auteurs ont cherché à déduire les époques d'émission des racines des variations de masses de racines : étant donné que ces variations résultent à la fois de l'émission de nouvelles racines et de la décomposition des racines mortes (Bartos, 1972), il n'est pas étonnant qu'ils puissent obtenir des résultats contradictoires.

Les variations de température du sol sont faibles en Côte d'Ivoire au cours de l'année et ce facteur du milieu n'intervient apparemment pas.

Finalement l'absence de variation marquée au cours de l'année du rythme d'émission des racines, à Adiopodoumé et pour une prairie à *Panicum maximum* exploitée régulièrement, s'explique par le fait que, même en saison sèche, les épisodes sans pluie sont de durée relativement courte, sauf exception, et que, dans ces moments-là, la rosée est suffisante pour permettre l'émission des racines primaires (Picard, 1973).

Le rythme des coupes a bien plus de répercussions sur le développement des plantes que les fluctuations saisonnières des caractéristiques du milieu, ceci vraisemblablement du fait que les plantes tallent et remontent à chaque intercoupe. Il pourrait en aller différemment d'une part pour des plantes non exploitées, ne fleurissant alors qu'une fois dans l'année, ou pour des plantes présentant un photopériodisme marqué, d'autre part dans des régions où la saison sèche est plus accentuée.

En période d'émission, le nombre de jeunes racines observables par plante chez les graminées tempérées est très comparable à celui trouvé chez *Panicum*, selon les chiffres de Stuckey (1941) à 2 exceptions près : *Phleum pratense* S50 et *Poa trivialis*, pour lesquels elle trouve jusqu'à 50 racines par plante à certaines époques.

Par contre, à la superficie, le nombre de racines émises chez les plantes de prairies tempérées apparaît très supérieur. Garwood (1967, 1968) trouve, pour *Lolium perenne*, jusqu'à 7 750 racines par m² et, pour *Dactylis glomerata*, 2 475 racines par m² alors que, pour dans cet essai, on trouve au maximum, le 27 septembre 1971, 23 racines par touffe soit 144 par m².

A l'aide de l'équation (1) (paragr. 3.1.), on peut estimer le nombre théorique de RD par plante qu'on aurait trouvé en fin de 1^{re} et de 2^e année s'il n'y avait pas eu mort et décomposition de racines et en déduire le nombre moyen de racines émises par jour, n_j.

Le 16 mars 1971, $NRD_{5,113} = 410$, d'où $n_{j1} = 1,31$.

Le 13 mars 1972, $NRD_{13,70} = 820$, d'où $n_{j2} = 1,00$.

Il est vraisemblable que, dans la phase d'implantation de la prairie, l'émission racinaire est plus intense que par la suite et que le nombre moyen de 1 racine émise par jour est plus représentatif d'une prairie installée.

Ce nombre n'a évidemment de signification que sur un intervalle de temps suffisamment long, de plusieurs intercoupes, puisque l'émission racinaire est un phénomène discontinu.

4.2. DYNAMIQUE RACINAIRE DE *Panicum maximum*.

Il faut environ un an pour que l'enracinement des plantes soit bien établi : ce n'est qu'à partir du 16 mars 1971 que la quantité de racines cesse d'augmenter à l'échelle de plusieurs intercoupes dans les horizons profonds et que, pour autant que la forte hétérogénéité des données permette de s'en rendre compte, les différentes fractions de la masse racinaire totale PRT varient de façon semblable dans le temps.

Les valeurs de PRT sont du même ordre que celles trouvées en général pour *Panicum maximum* (introduction). Elles paraissent faibles par comparaison avec celles mesurées pour d'autres graminées tropicales.

Ainsi Laudelout et Germain (1954) donnent 10,3 t.ha⁻¹ pour *Brachiaria brizantha*, 11,2 t.ha⁻¹ pour *Cynodon dactylon* et 13,2 t.ha⁻¹ pour *Paspalum notatum*. Daudet et Lespinat (1968), utilisant nos méthodes, trouvent 8,57 t.ha⁻¹ pour *Paspalum notatum* à Adiopodoumé. Picard et Bonzon (1974 b), toujours à Adiopodoumé, obtiennent jusqu'à 7,6 t.ha⁻¹ pour une prairie à *Cynodon aethiopicus* fertilisée coupée seulement 3 fois par an.

Ces valeurs de poids de racines relativement peu élevées trouvées sous *Panicum maximum*, ainsi que les forts gradients selon un axe horizontal dans les 2 premières couches de sol distinguées, s'expliquent en partie par le fait que cette espèce n'a ni tiges rampantes ni rhizomes et par la faible densité de ses peuplements liée à sa grande taille.

Comme le rythme d'émission des racines adventives primaires, l'évolution des masses racinaires PRT paraît davantage dominée par l'effet des coupes que par les fluctuations saisonnières des conditions du milieu.

En effet, à l'échelle de l'intercoupe, PRT varie de façon importante.

Dans les 2 premières semaines

L'influence de la coupe sur le développement des racines dans les semaines suivantes apparaît comme la conséquence de l'ablation du système aérien, qui a trois effets immédiats :

— provoquer la mort des talles ayant dépassé le stade montaison;

— supprimer la quasi totalité des tissus chlorophylliens;

— perturber brusquement les équilibres trophiques et hormonaux dans la plante.

Dans une prairie à *Panicum maximum* « Adiopodoumé » exploitée toutes les 6 semaines et fertilisée, il y a à chaque coupe un certain nombre de talles montées, du fait du peu de sensibilité de la plante au photopériodisme dans les conditions d'Adiopodoumé.

La corrélation trouvée, à partir de l'intercoupe 3, entre la variation du nombre de talles et celle de PRT, conduit à penser que, après l'année d'installation de la prairie, la baisse marquée de PRT durant cette période est liée à la mort et à l'entrée en décomposition d'une fraction importante des réseaux racinaires.

Cette baisse ne peut en effet s'expliquer, en théorie, que de 2 manières : par une perte de poids spécifique des racines liée à la mobilisation des réserves pour couvrir les besoins de la respiration et de la repousse, ou bien par la mort et la décomposition des racines.

La première explication ne peut pas rendre compte des variations de PRT observées, comme le montre le calcul suivant effectué à titre d'exemple.

Talineau et Heilmann (1968) estiment la teneur en glucides solubles des racines de *Panicum maximum* à 3 à 4 %. Davidson et Milthorpe (1966 b) ont montré que, si l'on coupait une plante de *Dactylis glomerata* à 2,5 cm du sol, en ne laissant subsister aucun limbe foliaire, la teneur en glucides solubles des racines diminuait de moitié environ. La variation de poids que cela représenterait, dans le cas de notre essai (où l'intensité de la défoliation est bien moindre) est de l'ordre de $60 \text{ kg} \cdot \text{ha}^{-1}$ pour $\text{PRT}_1 \approx 3 \text{ t} \cdot \text{ha}^{-1}$ lors des coupes (en 2^e année d'essai). Seule la 2^e explication peut donc être retenue.

Les études d'absorption d'éléments marqués par les graminées ont mis en évidence l'unité de structure constituée par une talle et les racines qui s'y rattachent (Dodd et Van Amburg, 1970; Gillet, 1970) bien que la circulation d'un élément marqué dans l'ensemble d'une plante soit possible (Troughton, 1960).

Il est donc tentant de penser que la chute de masse observée après les coupes est due à l'entrée en décomposition des racines issues de la base des talles dont la fauche a provoqué la mort, et qui meurent à leur tour.

Ce n'est cependant pas une certitude pour 3 raisons.

D'abord, il se peut qu'il y ait un temps de latence de quelques jours entre la mort des racines et leur entrée en décomposition, que la diminution observée au début d'un intercoupe correspond partiellement à l'évolution de matériaux morts depuis longtemps déjà, ceci malgré la corrélation entre P_r et P_t . Par exemple, la mort de racines pourrait se produire lors de la montaison dans chaque intercoupe. Cependant, Oswalt *et al.*

(1959) ont observé l'entrée en décomposition des racines de graminées de zone tempérée fauchées, 48 h après la coupe.

De plus, on a constaté que de nouvelles racines pouvaient apparaître à la base de toutes les talles, quel que soit leur âge (Picard, 1977). De même, les racines qui meurent sont peut-être réparties, elles aussi, sur les talles de tous âges.

Enfin, dans quelques cas exceptionnels, certaines racines peuvent être émises à la base de chaumes (Picard, 1977) ce qui prouve que le système racinaire qui leur est attaché peut rester actif pendant un certain temps. Troughton (1974) signale que, dans certaines conditions, en culture artificielle, la durée de vie des racines peut être indépendante de celle des talles qui les portent, mais ceci ne serait qu'un cas particulier.

Malgré ces réserves, il est très vraisemblable que le fait de faucher les plantes provoque la mort d'une part non négligeable des racines, sans doute en grande partie attachées aux talles ayant dépassé le stade montaison.

Ceci confirme la présence, dans tout échantillon de racines prélevé par carottage, d'une fraction de racines vivantes, qui constitue la biomasse, et d'une fraction de racines mortes que l'on peut appeler, selon Duvi-gneaud (1974) nécro-masse. Le concept de nécro-masse apparaît intéressant à introduire pour désigner cette fraction qui conserve la structure organisée des racines, ce qui la fait exclure des dosages de matière organique du sol, mais est susceptible d'évoluer très rapidement.

Cet effet d'une coupe sur la mort d'une fraction des racines n'est certainement pas spécifique des prairies à *Panicum maximum* : il a déjà été signalé (Troughton, 1957) mais son importance rarement perçue, sans doute parce qu'en zone tempérée, les graminées fourragères ne fleurissent qu'une fois dans l'année, ce qui rend le phénomène plus difficile à observer et qu'en zone tropicale humide les études sont encore trop peu nombreuses.

Cependant, en zone tempérée, Bartos (1972) a montré qu'on pouvait ajuster les données qu'il a obtenu sur une prairie à *Bouteloua gracilis* à la résultante de 2 courbes sigmoïdes décrivant l'une un phénomène de croissance, l'autre un phénomène de décomposition. Mais il n'a émis aucune hypothèse sur la cause déterminant la mort des racines.

Pourtant, dès 1942, Cepihova (citée par Troughton, 1957) a noté que, sur *Festuca pratensis* et *Phleum pratense*, la décomposition des racines intervient à l'épiaison. De plus, il existe de nombreux travaux montrant que la masse racinaire commence à baisser en été précisément après la floraison, à l'arrêt des émissions et lorsque la fauche provoque la mort des talles

montées, ou à l'automne si, en été, l'état de dessèchement du sol ne permet pas à la décomposition de se faire (Sprague, 1933; Stuckey, 1941; Goedewaagen et Schuurman, 1950; Troughton, 1951, 1957; Jacques et Schwass, 1956; Dahlman et Kucera, 1965; Garwood, 1967; Bartos, 1972; Behaegue, 1974).

Ce premier effet d'une coupe est important à partir de la 2^e année de la prairie. En première année, d'autres phénomènes paraissent mieux expliquer les évolutions observées.

En effet, la plante se trouvant privée d'une partie de son appareil photosynthétique, la reprise de la croissance se fait, au moins dans les premiers jours, partiellement aux dépens des réserves (1) en glucides solubles, comme l'ont montré de nombreux auteurs : Weinmann (1948), Troughton (1957), Barnes (1960, 1961); Barnes et Hava (1963), Ward et Blaser (1961), Davidson et Milthorpe (1965, 1966 a et b), Eahara *et al.* (1966), Bokhari et Singh (1974), Beaty *et al.* (1974), mais aussi aux dépens des autres composés labiles de la plante (Davidson et Milthorpe, 1965, 1966 b). L'utilisation des réserves des racines et des bases des tiges est fonction de l'intensité de la défoliation : s'il reste beaucoup de tissus chlorophylliens, la remobilisation des réserves est faible (Bokari et Singh, 1974; Beaty *et al.*, 1974). Si, par contre, tous les tissus chlorophylliens sont supprimés et si les réserves accumulées dans les racines et les bases des tiges sont réduites (en période de montaison par exemple : Gillet, 1970; Colby *et al.*, 1974), la repousse après coupe sera beaucoup plus lente et il peut même y avoir mort de certaines plantes. Ainsi, dans le premier cas, il y aura arrêt, s'il n'a pas déjà eu lieu, de l'émission des racines primaires (Picard, 1977) et réduction de la vitesse d'élongation des racines restées vivantes (Davidson et Milthorpe, 1966 b; Evans, 1971, 1973 a et b) et ceci, selon Brouwer (1963) et Ennik (1966) d'une part, Davidson et Milthorpe (1966 b) d'autre part, jusqu'à ce que le rapport d'allométrie :

Log (poids de matière sèche du système racinaire)

Log (poids de matière sèche du système aérien)

ait retrouvé sa valeur d'avant la coupe. Dans le second cas, les 2 phénomènes précédents seront beaucoup plus accentués et, de plus, le poids de matière sèche des racines restées vivantes diminuera.

Dans le cas d'une prairie à *Panicum maximum* exploitée toutes les 6 semaines et fertilisée, en 2^e année, ce type d'effet existe certainement mais se trouve

(1) May (1960) rappelle que certains auteurs, estimant que ce terme de « réserves » a un contenu téléologique, lui préfère celui de « accumulés », mais que « réserves » étant d'un usage courant, il est difficile de ne pas l'utiliser.

masqué par le précédent. Par contre, en 1^{re} année, il explique que la masse des racines PRT reste pratiquement inchangée dans les 2 premières semaines d'un intercoupe.

Par conséquent, dans les 2 semaines qui la suivent, une coupe a 2 types d'effets observables sur l'évolution des masses de racines, PRT :

— mort et décomposition d'un certain nombre de réseaux racinaires, ce qui entraîne une baisse marquée de PRT;

— arrêt de l'élongation des racines vivantes et, s'il n'a pas déjà été réalisé précédemment, arrêt de l'émission des racines primaires (Picard, 1977).

Dans les semaines suivantes

A la suite de la coupe, dès les premiers jours, le développement des talles non montées reprend, de nouvelles talles apparaissent et ceci se répercute sur le développement racinaire dans les semaines suivantes.

La corrélation obtenue entre l'accroissement de la biomasse épigée et celui de la masse racinaire n'est pas exactement la relation d'allométrie existant entre le développement des parties aériennes et celui des racines chez les graminées (Troughton, 1955). En effet, l'accroissement de masse racinaire observé est la résultante de 2 phénomènes : accroissement de biomasse des racines restées vivantes ou néoformées; décomposition de la nécro-masse.

Cette corrélation montre cependant que biomasses épigée et hypogée croissent de façon simultanée.

Pour une prairie exploitée normalement l'émission des racines primaires s'arrête le plus souvent avant la fin de l'intercoupe (Picard, 1977). Apparemment, l'élongation et la ramification des racines émises se poursuit au-delà de ce stade. Mais une nouvelle coupe intervient avant la période où le ralentissement de la croissance de l'ensemble du système racinaire devrait se manifester.

Il reste à étudier l'effet cumulatif de coupes successives.

En effet, selon Troughton (1957), si l'intervalle entre fauches est trop bref, les effets de chacune d'elles, au niveau des réserves, s'ajoutent, ce qui peut aller jusqu'à provoquer la mort des plantes.

Dans le cas présent, aucun effet dépressif de l'accumulation des coupes n'apparaît. L'évolution observée n'est cependant pas surprenante, car *Panicum maximum* est une plante en C4 (Monteny, 1973; Smith et Benedict, 1974) à capacité photosynthétique élevée (de 40 à 65 mg de CO₂.dm⁻².h⁻¹ selon l'âge des feuilles, d'après Monteny, 1973) et les coupes sont effectuées à une hauteur importante du sol (15 cm).

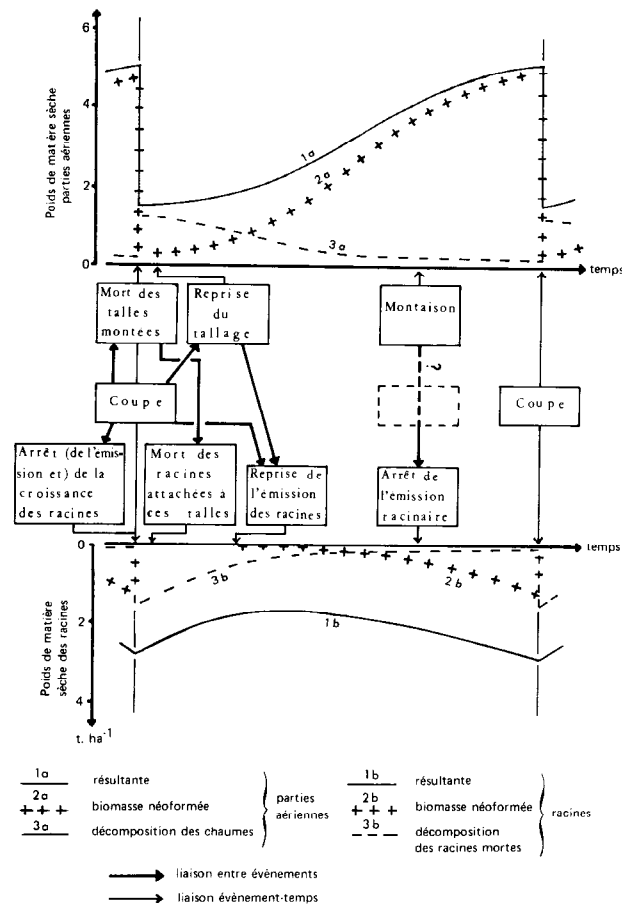


FIG. 12. — Schéma théorique de l'évolution des masses végétales dans un intercoupe.

5. CONCLUSION

Les résultats obtenus montrent que la dynamique racinaire d'une prairie à *Panicum maximum* est liée d'abord à l'évolution des masses racinaires dans un intercoupe.

A cette échelle, ils peuvent être résumés par le schéma théorique suivant (fig. 12), inspiré de celui de Bartos (1972).

Biomasse des parties aériennes

— Lors d'une coupe, la biomasse chute brutalement, du fait de l'exportation d'une part importante de la végétation.

— L'évolution dans les jours suivants dépend du pourcentage de talles montées lors de la coupe : si ce pourcentage est faible, la biomasse réaugmente très rapidement, la repousse des talles restées au stade végétatif étant très rapide (Picard et al., 1973); si par contre il est important, la biomasse continue à diminuer

en raison de l'entrée en décomposition des chaumes et du temps de latence dans la reprise de la croissance.

— Puis la croissance des talles non montées et celle des talles néoformées domine et la biomasse augmente jusqu'à la coupe suivante.

Masse des racines

— Lors d'une coupe, une partie des racines meurt et entre en décomposition. Peut-être s'agit-il de celles attachées aux talles elles-mêmes mortes.

— Dans les jours qui suivent, l'émission de nouvelles racines et la croissance de celles encore vivantes sont bloquées, mais la décomposition de la nécromasse est intense : la masse racinaire totale diminue, d'autant plus fortement que le pourcentage de talles mortes à la coupe est élevé.

— L'émission des racines primaires reprend environ 10 jours après et dure 10 jours à 3 semaines. Elle s'arrête en général avant la fin de l'intercoupe. La masse racinaire ayant atteint un minimum relatif, recommence à croître. L'augmentation jusqu'à la prochaine coupe est proportionnelle à celle des parties aériennes.

Il y a donc un parallélisme frappant entre les évolutions des systèmes aérien et racinaire.

— A la mort des talles montées semble correspondre celle des racines qui leur sont attachées.

— A la chute de biomasse aérienne, liée à l'exportation du produit de la coupe et à la décomposition des chaumes correspond une chute de biomasse racinaire, liée à la décomposition des racines mortes.

— Au tallage, correspond l'émission de nouvelles racines primaires.

— A la croissance des parties aériennes correspond celle des racines.

Il existe cependant quelques différences : le tallage reprend plus tôt que l'émission des racines, les nouvelles racines apparaissent sur les talles de tous âges, l'arrêt du tallage et celui de l'initiation des racines primaires ne sont pas directement liés dans tous les intercoupes.

L'expérience réalisée porte sur une prairie à *Panicum maximum* « Adiopodoumé », variété qui n'est que peu ou pas sensible au photopériodisme, exploitée toutes les 6 semaines et convenablement fertilisée après chaque coupe : dans ce cadre bien précis, l'évolution des biomasses paraît essentiellement réglée par l'interaction du rythme d'exploitation et du rythme de montaison de la plante.

Les enseignements tirés de ce travail peuvent cependant aider à comprendre, au moins partiellement, les phénomènes observés à propos des prairies de zone tempérée, l'évolution dans un intercoupe de 6 semaines

en zone tropicale représentant partiellement, mais de façon très « accélérée », celle qui s'étend sur un an en zone tempérée.

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

BIBLIOGRAPHIE

- BARNES (D.L.), 1960. — Growth and management studies on Sabi Panicum and star Grass. *Rhod. Agric. J.*, 57 : 399-411 et 451-7.
- BARNES (D.L.), 1961. — Residual effects of cutting frequency and fertilizing with nitrogen on root and shoot growth, and the available carbohydrate and nitrogen content of the roots of Sabi Panicum (*Panicum maximum*, Jacq.). *Rhod. Agric. J.*, 58 (6) : 365-69.
- BARNES (D.L.), HAVA (K.), 1963. — Effects of cutting on seasonal changes in the roots of Sabi Panicum (*Panicum maximum*, Jacq.). *Rhod. J. Agric. Res.*, 1 : 107-110.
- BARTHOLOMEW (W.V.), MEYER (J.), LAUDELOUT (H.), 1953. — Mineral nutrient immobilization under forest and grass fallows in the Yangambi (Belgian Congo) region. *Publ. INEAC, Ser. Sci.*, 57, 27 p.
- BARTOS (D.L.), 1972. — Root dynamics of a short grass ecosystem. Ph. D. Th., Colorado State Univ., 129 p.
- BEATY (E.R.), SAMPAIO (E.V.S.B.), ASLEY (D.A.), BROWN (R.H.), 1974. — Partitioning and translocation of ¹⁴C photosynthate by bahiagrass (*Paspalum notatum*, Flugge). In : Proc. 12th Int. Grassld Cong., Moscou. Biol. physiol. aspects of the intensification of Grassld utilization : 19-27.
- BEHAEGUE (T.J.), 1974. — Experiments on the seasonal variations of grass growth. In : Proc. 12th Int. Grassld Cong., Moscou. Grassld utilization : 76-85.
- BOISSEZON (P. de), 1973. — Les matières organiques des sols ferrallitiques. In : Les sols ferrallitiques. Tome IV. *Init. Doc. Tech.* n° 21, Paris, ORSTOM, pp. 9-66.
- BOKHARI (U.G.), SINGH (J.S.), 1974. — Effects of temperature and clipping on growth, carbohydrates reserves, and root exudation of western wheatgrass in hydroponic culture. *Crop. Sci.*, 14 : 790-4.
- BONZON (B.), PICARD (D.), 1969. — Matériel et méthodes mis en œuvre sur le Centre ORSTOM d'Adiopodoumé pour l'étude de la croissance et du développement en pleine terre des systèmes racinaires. *Cah. ORSTOM, sér. Biol.*, 9 : 3-18.
- BROUWER (R.), 1963. — Some physical aspects of the influence of growth factors in the root medium on growth and dry matter production. *Jaarb. Inst. Biol. Schick. Onderz. Landbgewas.*, 11-30.
- CEPIHOVA (A.), 1942. — Cité par TROUGHTON, 1957.
- CÉSAR (J.), 1971. — Etude quantitative de la strate herbacée de la savane de Lamto (Moyenne Côte d'Ivoire). Thèse, Paris, 95 p.
- COLBY (W.G.), FENNER (H.), DRAKE (N.), OOHARA (H.), YOSHIDA (N.), FUKANGA (K.), OOHARA (Y.), 1974. — Role of soluble carbohydrate reserves in the growth and performance of timothy (*Phleum pratense*). In : Proc. 12th Int. Grassld Cong., Moscou. Biol. Physiol. aspects of the intensification of grassland utilization : 74-81.
- COOPER (A.J.), 1972. — Root temperature and plant growth. *AOAS Quat. Rev.*, 6 : 12-19.
- DAHLMAN (R.C.), KUCERA (C.L.), 1965. — Root productivity and turnover in native prairie. *Ecol.*, 46 (1) : 84-89.
- DAUDET (F.A.), LESPINAT (P.A.), 1969. — Etude avec un humidimètre à neutrons du bilan hydrique naturel d'une culture. *Agron. Trop.*, 24 (12) : 1157-68.
- DAVIDSON (J.L.), MILTHORPE (F.L.), 1965. — Carbohydrate reserves in the regrowth of cocksfoot (*Dactylis glomerata* L.). *J. Brit. Grassld Soc.*, 20 : 15-18.
- DAVIDSON (J.L.), MILTHORPE (F.L.), 1966 a. — Leaf growth in *Dactylis glomerata* following defoliation. *Ann. Bot.*, 30 (118) : 173-84.
- DAVIDSON (J.L.), MILTHORPE (F.L.), 1966 b. — The effect of defoliation on the carbon balance in *Dactylis glomerata*. *Ann. Bot.*, 30 (118) : 185-188.
- DODD (J.D.), VAN AMBURG (G.L.), 1970. — Distribution of Cs 134 in *Andropogon scoparius* Michx. clones in two native habitats. *Ecol.*, 51 (4) : 685-89.
- DUVIGNEAUD (J.), 1974. — La synthèse écologique. Doin, Paris, 296 p.
- EAHARA (K.), MAENO (N.), YAMADA (J.), 1966. — (Physiological and ecological studies on the regrowth of herbage plants). In : *Herb. Abs.*, 1967 : 348.
- ELDIN (M.), 1971. — Le climat. In : Le milieu naturel de Côte d'Ivoire. *Mém. ORSTOM* n° 50, 391 p.
- ENNIK (G.C.), 1966. — Influence of clipping and soil fumigation on shoot and root production of perennial rye-grass and white clover. *Jaarb. Inst. Biol. Schick. Onderz. Landbgewas.* : 11-18.
- 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. — Seasonal variation in appearance and growth of grass roots. *J. Brit. Grassld Soc.*, 22 (2) : 121-130.

- GARWOOD (E.A.), 1968. — Some effects of soil water conditions and soil temperature on the roots of grasses and clover. II. Effects of variation in the soil-water content and in soil temperature on root growth. *J. Brit. Grassld Soc.*, 23 (2) : 117-28.
- 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.
- GOEDEWAAGEN (M.A.J.), SCHUURMANN (J.J.), 1950. — Root production of agricultural crops on arable land and on grassland as a source of organic matter in the soil. IV Int. Cong. Soil Sci., Amsterdam. Trans. Vol. 2 : 28-31.
- 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 cocksfoot (*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 ryegrass (*Lolium multiflorum*) and tall fescue (*Festuca arundinacea*). *N.Z.J. Sci. Techn.*, 37, A : 569-83.
- KLEINENDORST (A.), BROUWER (R.), 1965. — The effect of temperature on two different clones of perennial ryegrass. *Jaarb. Inst. Biol. Schick. Onderz. Landbgewass* : 29-39.
- LAUDELOUT (H.), GERMAIN (R.), 1954. — Premiers résultats sur la dynamique chimique des jachères herbacées et des pâtures à Yangambi. V Cong. Int. Sci. Sol. Léopoldville, II. 10 : 312-21.
- LAUDELOUT (H.), 1962. — Dynamique des sols tropicaux et les différents systèmes de jachère. F.A.O. Rome, 126 p.
- LEMAIRE (F.), 1975. — Action comparée de l'alimentation azotée sur la croissance du système racinaire et des parties aériennes des végétaux. *Ann. Agron.*, 26 (1) : 59-74.
- MAY (L.H.), 1960. — The utilization of carbohydrate reserves in pasture plants after defoliation. *Herb. Abs.*, 30 (4) : 239-43.
- MONTENY (B.), 1973. — Anatomie et échange de CO₂ chez *Panicum maximum*. *Oecol. Plant.*, 8 (2) : 125-40.
- NYE (P.H.), 1958. — The relative importance of fallow and soil in storing plant nutrients in Ghana. *J.W. Af. Sci. Assoc.*, 4 : 31-49.
- NYE (P.H.), GREENLAND (D.J.), 1960. — The soil under shifting cultivation. *Tech. Common. Bur. Soil Sci. Bull.* 51, 156 p.
- 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.), 1968. — Etude sommaire du type de la loi de distribution de certains paramètres racinaires. *Cah. ORSTOM, sér. Biol.*, 5 : 3-14.
- PICARD (D.), FILLONNEAU (C.), 1972. — Mise en évidence d'une période critique pour la fauche chez les graminées. L'exemple de *Panicum maximum*. *Fourrages*, 52 : 71-80.
- 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.), BONZON (B.), 1973. — Programme d'étude des interactions sol-plantes fourragères en milieu tropical humide. 2231.10. Profils racinaires de la station de Bouaké. Résultats. Premières interprétations. ORSTOM, *multigr.* 27 p.
- PICARD (D.), FILLONNEAU (C.), BONZON (B.), HAINNAUX (G.), SICOT (M.), TALINEAU (J.C.), 1973. — Comportement de quelques plantes fourragères en Côte d'Ivoire, en fonction de différents modes d'exploitation. *Cah. ORSTOM, sér. Biol.*, 19 : 3-14.
- PICARD (D.), BONZON (B.), 1974 a. — Programme d'étude des interactions sol-plantes fourragères en milieu tropical humide. 22231.20. Profils racinaires de l'essai B à la station de Gagnoa. Résultats. Premières interprétations. ORSTOM, *multigr.*, 22 p.
- PICARD (D.), BONZON (B.), 1974 b. — Programme d'étude des interactions sol-plantes fourragères en milieu tropical humide. 2231.40. Profils racinaires de l'essai B à la station d'Adiopodoumé. Résultats. Premières interprétations. ORSTOM, *multigr.*, 28 p.
- PICARD (D.), 1976. — Dynamique racinaire de *Panicum maximum* Jacq. et apport au sol de matière organique. Thèse, Clermont, 275 p.
- PICARD (D.), 1977. — Dynamique racinaire de *Panicum maximum* Jacq. I. Emission des racines adventives primaires dans un intercoupe, en liaison avec le tallage. *Cah. ORSTOM, sér. Biol.*, vol. XII, n° 3.
- ROOSE (E.), CHEROUX (M.), 1966. — Les sols du bassin sédimentaire de Côte d'Ivoire. *Cah. ORSTOM, sér. Pédol.*, vol. IV, n° 2 : 51-92.
- SMITH (B.N.), BENEDICT (C.R.), 1974. — Carbon isotopic ratios of chemical constituents of *Panicum maximum*. *Pl. Cell Physiol.*, 15 (5) : 949-51.
- 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. Abs.*, 1975 : 819.

- SPRAGUE (H.B.), 1933. — Root development of perennial grasses and its relation to soil conditions. *Soil Sci.*, 36 (3) : 189-209.
- STUCKEY (I.), 1941. — Seasonal growth of grass roots. *Amer. J. Bot.* 28 : 486-91.
- TALINEAU (J.C.), HEILMAN (P.), 1968. — Intérêt d'une méthode d'expérimentation en sacs plastiques et mesure de certains paramètres pouvant caractériser la réaction de *Panicum maximum* à l'exploitation. *Cah. ORSTOM, sér. Biol.*, 5 : 35-47.
- TALINEAU (J.C.), 1970. — Action des facteurs climatiques sur la production fourragère en Côte d'Ivoire. *Cah. ORSTOM, sér. Biol.*, 14 : 51-76.
- TALINEAU (J.C.), ROOSE (E.J.), 1974. — Réserve hydrique du sol et comparaison de son utilisation par une graminée et une légumineuse fourragères tropicales. Comm. Coll. « Isotope and Radiation Technique in soil physics and irrigation studies 1973 », IAEA, Vienne, SM-176/26 : 447-64.
- TAERUM (R.), 1970. — A study of root and shoot growth on three grass species in Kenya. *E. Af. Agr. For. J.*, 36 (2) : 155-70.
- TROUGHTON (A.), 1951. — Studies on the roots and storage organs of herbage plants. *J. Brit. Grassld Soc.*, 7 (6) : 197-206.
- TROUGHTON (A.), 1955. — The application of the allometric formula to the study of the relationship between the roots and shoots of young grass plants. *Agric. Prog.*, 30 (1) : 59-65.
- TROUGHTON (A.), 1957. — The underground organs of herbage grasses. Comm. Bur. Past. Field Crops Bull. 44 : 163 p.
- TROUGHTON (A.), 1960. — Growth correlations between the roots and shoots of grass plants. Proc. 8th Int. Grassld Cong. Physiol. of herbage growth : 280-3.
- 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.
- VILLARES (J.B.), TUNDISI (A.), BECKER (M.), 1953. — Contribuição para o estudo dos pastagens de capim coloniao, *Panicum maximum* Jacq., na produção dos bovinos de corte em regioes tropicais do estado de Sao Paulo. I. — Características do sistema subterraneo do gramineo em varios tipos de solos. *Bol. Industr. Anim.*, 13 : 3-23.
- WARD (C.Y.), BLASER (R.E.), 1961. — Carbohydrate food reserves and leaf area in regrowth of orchard grass. *Crop. Sci.*, 1 : 366-70.
- WEINMANN (H.), 1948. — Underground development and reserves of grasses. *J. Brit. Grassld Soc.*, 3 : 115-140.