



HAL
open science

Photosynthèse, répartition des assimilats et rhizodéposition chez le maïs (*Zea Mays L.*) soumis à la compaction du sol

Ashraf Tubeileh

► **To cite this version:**

Ashraf Tubeileh. Photosynthèse, répartition des assimilats et rhizodéposition chez le maïs (*Zea Mays L.*) soumis à la compaction du sol. Sciences agricoles. Institut National Polytechnique de Lorraine, 2000. Français. NNT : 2000INPL088N . tel-01749946

HAL Id: tel-01749946

<https://hal.univ-lorraine.fr/tel-01749946>

Submitted on 29 Mar 2018

HAL is a multi-disciplinary open access archive for the deposit and dissemination of scientific research documents, whether they are published or not. The documents may come from teaching and research institutions in France or abroad, or from public or private research centers.

L'archive ouverte pluridisciplinaire **HAL**, est destinée au dépôt et à la diffusion de documents scientifiques de niveau recherche, publiés ou non, émanant des établissements d'enseignement et de recherche français ou étrangers, des laboratoires publics ou privés.



AVERTISSEMENT

Ce document est le fruit d'un long travail approuvé par le jury de soutenance et mis à disposition de l'ensemble de la communauté universitaire élargie.

Il est soumis à la propriété intellectuelle de l'auteur. Ceci implique une obligation de citation et de référencement lors de l'utilisation de ce document.

D'autre part, toute contrefaçon, plagiat, reproduction illicite encourt une poursuite pénale.

Contact : ddoc-theses-contact@univ-lorraine.fr

LIENS

Code de la Propriété Intellectuelle. articles L 122. 4

Code de la Propriété Intellectuelle. articles L 335.2- L 335.10

http://www.cfcopies.com/V2/leg/leg_droi.php

<http://www.culture.gouv.fr/culture/infos-pratiques/droits/protection.htm>

001N PLO88V

INSTITUT NATIONAL POLYTECHNIQUE DE LORRAINE



ECOLE NATIONALE SUPERIEURE D'AGRONOMIE
ET DES INDUSTRIES ALIMENTAIRES



LABORATOIRE AGRONOMIE ET ENVIRONNEMENT

THESE

Pour obtenir le grade de

DOCTEUR DE L' INSTITUT NATIONAL POLYTECHNIQUE DE LORRAINE

Discipline: Sciences Agronomiques

Présentée par

Ashraf TUBEILEH

Service Commun de la Documentation
INPL
Nancy-Brabois

**PHOTOSYNTHESE, REPARTITION DES ASSIMILATS
ET RHIZODEPOSITION CHEZ LE MAÏS (*ZEAMAYS* L.) SOUMIS
A LA COMPACTION DU SOL**

Soutenue publiquement le 19 octobre 2000
devant la commission d'examen composée de

- | | | |
|----------------|--|--------------------|
| M. A. GUCKERT | Professeur, ENSAIA-INPL | Président |
| M. J-F. LEDENT | Professeur, Université Catholique de Louvain, Belgique | Rapporteur |
| M. P. GIRARDIN | Directeur de Recherches, INRA | Rapporteur |
| M. F. BARTOLI | Directeur de Recherches, CNRS | Examineur |
| M. S. P. | ENSAIA-INPL | Directeur de thèse |



136025 8074

[M] 2000 TUBEILEH, A.

INSTITUT NATIONAL POLYTECHNIQUE DE LORRAINE



ECOLE NATIONALE SUPERIEURE D'AGRONOMIE
ET DES INDUSTRIES ALIMENTAIRES



LABORATOIRE AGRONOMIE ET ENVIRONNEMENT

THESE

Pour obtenir le grade de

DOCTEUR DE L' INSTITUT NATIONAL POLYTECHNIQUE DE LORRAINE

Discipline: Sciences Agronomiques

Présentée par

Ashraf TUBEILEH

Service Commun de la Documentation
INPL
Nancy-Brabois

**PHOTOSYNTHESE, REPARTITION DES ASSIMILATS
ET RHIZODEPOSITION CHEZ LE MAÏS (*ZEA MAYS L.*) SOUMIS
A LA COMPACTION DU SOL**

Soutenue publiquement le 19 octobre 2000
devant la commission d'examen composée de

M. A. GUCKERT	Professeur, ENSAIA-INPL	Président
M. J-F. LEDENT	Professeur, Université Catholique de Louvain, Belgique	Rapporteur
M. P. GIRARDIN	Directeur de Recherches, INRA	Rapporteur
M. F. BARTOLI	Directeur de Recherches, CNRS	Examineur
M. S. PLANTUREUX	Professeur, ENSAIA-INPL	Directeur de thèse

A mes parents

A ma femme

A mon futur enfant

Au terme de ce travail, il est temps d'exprimer ma reconnaissance profonde pour Monsieur le Professeur Armand Guckert, Directeur du Laboratoire Agronomie et Environnement, pour m'avoir accueilli au sein de son laboratoire, pour ses remarques constructives et pour présider ce jury.

Je remercie vivement Monsieur le Professeur Sylvain Plantureux, directeur de thèse, pour son sourire, sa patience et pour le temps qu'il a su m'accorder. Les discussions enrichissantes que nous avons eues ont permis de surmonter les difficultés occasionnées pendant ce travail.

Je voudrais exprimer mes sincères remerciements aux membres du jury :

- Messieurs Jean-François Ledent, Professeur à l'Université Catholique de Louvain, et Philippe Girardin, Directeur de Recherches à l'INRA de Colmar, pour leur jugement du manuscrit en tant que rapporteurs et examinateurs.

- Monsieur François Bartoli, Directeur de Recherches au CNRS, qui a accepté de juger ce travail en tant qu'examineur.

Je remercie le Gouvernement français de m'avoir accordé l'opportunité de poursuivre mes études en France.

Je tiens aussi à remercier Christine pour nos discussions et collaborations pendant notre présence au laboratoire. Je me profite de cette occasion pour remercier Virginie, ancienne thésarde du laboratoire, qui m'a

aidé à m'initier pendant les premières phases de cette thèse. J'exprime aussi mes amitiés à tous les thésards au laboratoire.

Je n'oublie pas de remercier Leila, pour l'aide qu'elle m'a porté pendant certaines expérimentations et pour les discussions que nous avons eues.

Mes remerciements sont également dus à Amina, Dominique, Michel et Patrice pour leur aide pendant les expérimentations et les analyses. Je remercie aussi Mme Susset et Mme Claude pour leur soutien moral et leur disponibilité. J'adresse mes remerciements à Christophe Robin, Christophe Nguyen et Philippe Grieu ainsi qu'à tous les permanents du laboratoire.

Un grand merci à tous mes amis (notamment Ahmad) et à tous ce qui m'ont aidé à réaliser ce travail.

Enfin, j'exprime ma reconnaissance à ma famille et à ma femme pour leur soutien permanent.

INTRODUCTION.....	5
I. SYNTHÈSE BIBLIOGRAPHIQUE.....	10
<u>1. COMPACTION DU SOL</u>	11
1.1. Effet sur le sol	11
1.1.1. Densité apparente	12
1.1.2. Porosité et aération	13
1.1.3. Propriétés hydriques	15
1.1.4. Turnover et disponibilité des éléments minéraux	15
1.2. Effet sur la plante	16
1.2.1. Activité photosynthétique	17
1.2.2. Croissance et développement des parties aériennes	18
1.2.3. Croissance et développement des parties racinaires	19
1.2.4. Rendement	22
1.2.5. Efficacité d'utilisation de l'eau	23
1.3. Microflore du sol	24
1.3.1. Facteurs influençant la biomasse microbienne	25
1.3.2. Effet de la compaction sur les microorganismes du sol	26
1.3.3. Méthodes d'estimation de la biomasse microbienne	28
<u>2. EXSUDATION RACINAIRE</u>	31
2.1. Importance des rhizodépôts	32
2.2. Compaction du sol et exsudation racinaire	33
2.3. Autres facteurs affectant l'exsudation racinaire	34
2.3.1. Facteurs liés à la plante	34
2.3.2. Facteurs liés à l'environnement	36
<u>3. MODELISATION DES EFFETS DE LA COMPACTION DU SOL</u>	41
<u>4. CONCLUSIONS</u>	44

MATERIEL ET METHODES.....	46
1. Mise en place des expérimentations.....	46
1.1. Matériel végétal	46
1.2. Substrat de croissance	46
1.3. Dispositif de culture	46
1.4. Conditions et mise en culture des plantes	47
2. Mesure de l'activité photosynthétique des plantes.....	48
2.1. Chambre de mesure et dispositif expérimental	48
2.2. Procédure pour les mesures de photosynthèse	49
2.3. Détermination de l'assimilation nette	49
3. Techniques de marquage au ^{14}C	50
3.1. Principe des traceurs	50
3.2. Dispositif et montage du système	52
3.3. Procédure de marquage	52
4. Récoltes et paramètres étudiés.....	54
4.1. Récoltes des plantes non marquées	54
4.2. Récoltes des plantes marquées	55
5. Analyses.....	56
5.1. Analyse de la teneur en carbone total et en ^{14}C	56
5.1.1. Echantillons végétaux	56
5.1.2. Sol	56
5.1.3. Pièges à soude	57
5.2. Estimation de la biomasse microbienne du sol	57
6. Nombre de répétitions et traitement statistique.....	59

III. RESULTATS ET DISCUSSION.....	61
<u>1. EFFET DE LA COMPACTION SUR LES PROPRIETES PHYSIQUES DU SOL.....</u>	<u>61</u>
<u>2. EFFET DE LA COMPACTION DU SOL SUR LA CROISSANCE ET LE DEVELOPPEMENT DES PLANTES.....</u>	<u>62</u>
2.1. Croissance et développement des parties aériennes	62
2.1.1. Nombre de feuilles visibles	62
2.1.2. Hauteur des plantes	64
2.1.3. Surface foliaire	66
2.1.4. Biomasse des parties aériennes	67
2.1.5. Taux de croissance relatif des parties aériennes	68
2.2. Croissance et développement des parties racinaires	69
2.2.1. Nombre de racines	70
2.2.1.1. Nombre des axes racinaires nodaux	70
2.2.1.2. Nombre des axes racinaires séminaux	70
2.2.2. Longueur racinaire	71
2.2.2.1. Longueur moyenne	71
2.2.2.2. Longueur totale	72
2.2.3. Biomasse racinaire	73
2.2.4. Taux de croissance relatif des parties racinaires	74
2.3. Rapport biomasse parties racinaires / biomasse parties aériennes	75
<u>3. EFFET DE LA COMPACTION DU SOL SUR LES FLUX DE CARBONE.....</u>	<u>78</u>
3.1. Photosynthèse	78
3.1.1. Evolution avec l'âge	78
3.1.2. Effet de la compaction du sol	79
3.2. Bilan carboné	82

3.2.1. Quantité de ^{14}C retrouvée	83
3.2.2. Répartition du carbone	84
3.2.2.1. Répartition dans les organes végétaux	84
3.2.2.1.a. Parties aériennes	85
3.2.2.1.b. Parties racinaires	87
3.2.2.2. Répartition dans le sol	89
3.2.3. Activité spécifique totale	91
3.2.4. Activité spécifique relative	92
3.2.5. Teneur en carbone total	93
3.3. Biomasse microbienne du sol	96
IV. DISCUSSION GENERALE.....	98
V. CONCLUSIONS GENERALES ET PERSPECTIVES.....	107
REFERENCES BIBLIOGRAPHIQUES.....	112
ANNEXES.....	129
ABREVIATIONS.....	131
GLOSSAIRE.....	132
RESUME.....	134
ABSTRACT.....	135

Introduction

Au cours des années 1990, le maïs est devenu la première production végétale à l'échelle mondiale dépassant le blé et le riz. En effet, en 1999, cette production s'est élevée à plus de 600 millions de tonnes contre 584 millions de tonnes pour le blé et 596 millions de tonnes pour le riz (FAO, 2000).

L'importance de cette plante s'est accrue récemment avec la multiplication de son usage dans l'industrie alimentaire (huile, amidon, farine, semoule, aliments conservés, céréales du petit-déjeuner) à côté de son utilisation dans l'alimentation animale. Le maïs occupe actuellement la première place dans la composition des aliments aux Etats Unis et reste une grande céréale alimentaire de base pour les hommes dans les pays tropicaux. De plus, d'autres utilisations industrielles ont été développées au cours des dernières décennies. L'amidon de maïs est associé à des polymères de synthèse pour fabriquer des thermoplastiques biodégradables. De même, la production d'éthanol à partir du maïs, qui a été lancée par les américains dans le milieu des années 1970, représente une perspective prometteuse pour l'obtention d'un carburant propre.

La culture de maïs a été introduite en Europe après la découverte du nouveau monde. Peu adapté aux conditions tempérées prédominantes sur le vieux continent, le maïs est devenu cultivable dans les zones septentrionales avec le développement des variétés hybrides précoces et moins exigeantes en température. En France, elle a pris de l'importance après la seconde guerre mondiale où la production a été triplée en trois décennies.

L'expansion des surfaces et l'amélioration des rendements liées à la modernisation des techniques de production ont fait qu'en quelques dizaines d'années, la production mondiale a largement augmenté. L'utilisation intensive d'engrais, de nouvelles variétés et de pesticides ainsi que la mécanisation ont permis d'augmenter les surfaces cultivées et d'améliorer le rendement afin de satisfaire les besoins croissants de la population humaine. Dans les systèmes les plus intensifs, la production de grains de maïs peut atteindre 10 à 12 t ha⁻¹. Cette évolution vers la culture intensive ou encore la monoculture a cependant créé des problèmes de dégradation de l'environnement. Parmi ces problèmes figure la détérioration des propriétés physiques du sol sous forme d'érosion ou de compaction de la couche arable (Lal, 2000). Ces problèmes de dégradation du sol touchent aujourd'hui des millions d'hectares dans le monde.

L'intensification de l'utilisation des engins agricoles ainsi que l'augmentation continue du poids de ces engins engendrent un tassement excessif des sols, désigné par le terme « compaction du sol ». Lorsque la compaction s'exerce sur un sol humide, elle entraîne un changement dans sa structure. Il en résulte une augmentation de la densité apparente du sol et une diminution de sa porosité (Gupta *et al.*, 1989).

La compréhension de l'effet de la compaction du sol sur le fonctionnement de l'agrosystème maïs-sol est indispensable pour l'évaluation de son impact aux niveaux économique, agronomique et environnemental. En effet, la recherche d'une solution à ce problème doit passer par une meilleure connaissance des relations entre les différents éléments de l'agrosystème.

Les effets de la compaction du sol sur sa densité apparente, sa porosité et sa perméabilité à l'air et à l'eau sont relativement bien établis (Ball et Robertson, 1994). Son impact sur la morphologie du maïs a fait l'objet de nombreux travaux (Logsdon *et al.* 1987 ; Kaspar *et al.*, 1995 ; Ngunjiri et Siemens, 1995 ; Groleau-Renaud *et al.*, 1998a). La compaction du sol ralentit le développement des plantes mesuré par le stade foliaire (Young *et al.*, 1997). La croissance des parties aériennes en terme de hauteur et de biomasse est également réduite par cette contrainte (Lipiec *et al.*, 1996).

Les effets de la compaction du sol sont également marqués sur les racines. L'élongation racinaire ralentit fortement avec l'augmentation de la densité apparente du sol. De même, la biomasse racinaire subit une diminution dans la plupart des sols compactés en raison de l'accroissement de la densité du sol et de sa résistance à la pénétration. Toutefois, l'effet de la compaction du sol sur la biomasse des parties racinaires dépend de plusieurs facteurs du sol comme l'état hydrique, la texture et l'aération (Lipiec *et al.*, 1992).

La compréhension des mécanismes responsables de ces modifications morphologiques de la plante nécessite de s'intéresser aux mécanismes physiologiques. Il s'agit en particulier de l'activité photosynthétique et de la répartition du carbone assimilé entre les différents compartiments du système maïs-sol-microorganismes.

L'activité photosynthétique des plantes subissant la compaction du sol a fait l'objet d'un certain nombre d'études (Masle *et al.*, 1990 ; Zainol *et al.*, 1991 ; Tardieu, 1994 ; Bethenod *et al.*, 1996 ; Lipiec *et al.*, 1996 ; Young *et al.*, 1997). Ces auteurs ont généralement

montré que le taux d'assimilation de carbone par unité de surface foliaire diminue avec l'augmentation de la densité apparente.

La photosynthèse journalière transforme une certaine quantité de CO₂ en substrats carbonés. Cependant, ces produits ne s'accumulent que très temporairement dans les cellules où ils ont été synthétisés (sources). Une partie des photoassimilats est utilisée pour la respiration au niveau des parties aériennes alors que le reste est alloué à la croissance. Cette dernière quantité est répartie entre parties aériennes et souterraines selon les besoins et les activités métaboliques de chaque compartiment. La fraction d'assimilats transportée vers les compartiments souterrains peut atteindre jusqu'à la moitié du carbone photosynthétisé chez un maïs âgé de 3 semaines (Helal et Sauerbeck, 1986) mais elle diminue avec l'âge du végétal (Keith *et al.*, 1986 ; Qian *et al.*, 1997). Une partie de ce carbone est enfin rejeté dans le sol suite aux processus de respiration et exsudation racinaires.

La zone d'interaction entre les racines, le sol et les microorganismes, appelée la rhizosphère, est sous l'influence directe de la plante via les rhizodépôts. La libération de produits carbonés dans cette zone se traduit par une activité intense de la microflore du sol. Les exsudats racinaires sont en effet rapidement colonisés et dégradés par les microorganismes du sol (Guckert *et al.*, 1975). Ce phénomène de rhizodéposition ainsi que l'activité microbienne intense qui l'accompagne contribuent sur le plan des propriétés physiques à la formation des agrégats, ce qui améliore la stabilité du sol (Habib *et al.*, 1990 ; Traore *et al.*, 2000 ; Tubeileh *et al.*, 2001). Cet « effet rhizosphère » demeure localisé et son impact diminue en s'éloignant de la racine.

Sur la totalité du carbone alloué au système souterrain de maïs âgé de 23 jours, 40 à 45% sont rejetés dans la rhizosphère sous forme d'exsudats et de gaz carbonique (Helal et Sauerbeck, 1986). Cette fraction varie d'une espèce à l'autre et d'une étude à l'autre. Van Veen *et al.* (1991) ont rapporté qu'elle représente de 10 à 40% du carbone total assimilé. En termes de quantité apportée au sol, Lynch et Panting (1980) estiment à 240 Kg ha⁻¹ an⁻¹ la quantité d'exsudats apportée dans les 5 premiers centimètres d'un sol arable.

Concernant l'effet de la compaction du sol sur la répartition du carbone, des études en système de culture hydroponique ont démontré qu'une contrainte mécanique appliquée sur le

système racinaire peut induire des changements qualitatifs et quantitatifs au niveau des exsudats racinaires (Bœuf *et al.*, 1995). Sur un sol argileux, Sauerbeck et Helal (1986) ont mis en évidence, chez des maïs âgés de 23 jours, des modifications provoquées par l'augmentation de la densité apparente surtout au niveau des compartiments souterrains.

Les études menées jusqu'à présent sur l'effet de la compaction du sol sur la répartition du carbone présentent deux caractères prédominants : elles sont réalisées soit dans des conditions éloignées du champ (culture en hydroponie) soit sur des plantes jeunes (âgées de 3 semaines au maximum). De plus, la plupart des travaux n'ont considéré que des mesures ponctuelles à un seul âge. Cela fait que l'évolution des effets remarqués avec la durée de culture ne soit pas claire. En outre, l'effet de la compaction du sol sur la morphologie et la physiologie des plantes a été rarement étudié simultanément avec des aspects telle que la biomasse microbienne du sol.

L'objectif principal de ce travail est d'étudier, en conditions réalistes et sur des plantes relativement âgées, les effets de la compaction du sol sur les flux de carbone dans le système maïs-sol-microorganismes et leur relation avec la croissance et le développement des plantes. Parmi ces flux, nous nous intéresserons en particulier à la libération du carbone dans la rhizosphère. Pour intégrer l'aspect cinétique, nous considérerons des plantes âgées de 3, 4, 5 et 6 semaines. Ce dernier âge présente un intérêt particulier étant donné l'importance de l'activité racinaire à l'approche de la floraison mâle (à l'âge de 6 à 7 semaines dans nos conditions). Nous quantifierons les flux entrants et sortants du système. A terme, il s'agit d'être capable de prévoir la quantité de matière organique qu'une culture de maïs peut apporter dans des sols présentant différents niveaux de densité apparente. Nous nous attacherons également à étudier simultanément les aspects morphologiques et physiologiques afin de mieux comprendre les relations entre ces aspects.

Notre travail s'organise en 5 parties, dans un premier chapitre, nous faisons le point sur les effets de la compaction sur le sol, la plante et la biomasse microbienne. Nous nous focaliserons ensuite sur la relation entre la compaction du sol et l'exsudation racinaire en citant les autres facteurs affectant la libération du carbone dans le sol. Nous analyserons ces données afin d'établir les connaissances déjà acquises et identifier les lacunes à combler.

Le deuxième chapitre concerne le matériel utilisé dans nos expériences et les méthodes employées. Nous décrirons aussi les techniques de culture, de marquage et d'analyses des végétaux et du sol réalisées au cours de ce travail.

Un troisième chapitre est consacré à la présentation des résultats et à leur comparaison avec les données de la bibliographie. Nous commencerons par l'effet de la compaction du sol sur la croissance et le développement du maïs. Dans le but d'établir la morphologie des parties aériennes, nous allons déterminer le nombre de feuilles visibles (stade foliaire), mesurer la hauteur et la surface foliaire et estimer la biomasse sèche totale des tiges et feuilles. Concernant les racines, nous allons dénombrer les axes principaux nodaux et séminaux et nous allons déterminer la biomasse de l'ensemble des racines séminales et nodales (axes plus ramifications). Puis, nous expliquerons ces résultats en analysant les effets de la compaction sur l'assimilation du carbone et sur la répartition des assimilats entre les différents compartiments du système. Pour déterminer la quantité totale du carbone entrant dans la plante, nous allons procéder à la mesure de l'activité photosynthétique des plantes à l'échelle de la plante, mais aussi par unité de surface foliaire. La croissance du végétal n'est pas déterminée seulement par l'entrée du carbone dans la plante, mais aussi par l'exportation et le stockage des assimilats dans les différents tissus. C'est pourquoi nous allons ensuite nous intéresser au sort du carbone assimilé en déterminant sa répartition entre les organes du végétal et dans le sol. Une approche sur la biologie du sol sera intégrée afin de compléter les aspects du système. Ce chapitre se terminera par une étude de l'impact de la compaction du sol sur la teneur en carbone total et la microflore du sol (carbone organique). La teneur du sol en carbone total est le résultat des processus métaboliques à la fois des plantes et des microorganismes du sol.

Une discussion générale permettant de relier et de confronter tous les résultats des différentes expériences effectuées pendant ce travail fera l'objet d'un quatrième chapitre. Une analyse approfondie des résultats permettra de tirer les conclusions principales du travail.

Le dernier chapitre intègre les conclusions générales du travail et les perspectives qui s'en dégagent.

Synthèse bibliographique

L'objectif de ce chapitre est de rassembler les connaissances acquises sur la compaction du sol (ses effets sur la plante et son milieu) et sa relation avec la libération du carbone dans le sol.

Nous commencerons par une présentation de la notion de compaction du sol, de sa nature et de ses conséquences sur le sol et sur la croissance des végétaux. Son effet sur les propriétés biologiques de sol sera aussi discuté.

Ensuite, la rhizosphère et l'exsudation racinaire seront abordées en portant une attention particulière pour la relation entre la compaction du sol et l'exsudation racinaire. Les autres facteurs pouvant influencer l'exsudation racinaire seront également décrits. Aussi, la répartition du carbone au sein du système plante-sol sera traitée dans cette partie.

La modélisation sera le sujet de la dernière partie du chapitre. A ce titre, il sera fait appel à quelques modèles mathématiques afin de donner une idée sur les modèles de simulation de la croissance des plantes et en particulier ceux qui prennent en compte la résistance mécanique du sol à la pénétration racinaire.

1. COMPACTION DU SOL

Le sol est un milieu complexe qui constitue le support physique et le milieu nutritif de la plante. Il fournit l'eau, retient les éléments nutritifs et permet l'activité de la microflore, intermédiaire indispensable entre les substances nutritives organiques et minérales et la plante à nourrir.

La compaction du sol est une action sur sa structure qui entraîne une augmentation de sa densité apparente et une diminution de sa porosité (Gupta *et al.*, 1989). Elle est issue d'une pression exercée sur un sol par le passage d'engins agricoles lors des travaux du sol, des épandages et de la récolte.

Le phénomène de compaction du sol constitue donc un facteur susceptible de changer les conditions de croissance et de développement de la plante. Il a en effet une action directe sur la croissance du végétal en réduisant considérablement la prolifération racinaire. Il affecte également la plante de manière indirecte en modifiant les conditions physico-chimiques du sol. C'est ainsi que la disponibilité en eau et en éléments minéraux peut être modifiée.

1.1. Effet sur le sol

En tant que milieu et support direct de la plante, le moindre changement dans ce milieu se reflète sur le développement et la croissance des végétaux.

Le niveau de la densité apparente et donc la sévérité de la compaction dépend de la charge et de la pression appliquée au sol, de la durée de la compaction (en relation avec la vitesse d'avancement des engins) et de l'état du sol. Par exemple, la compaction du sol produite en printemps induit une augmentation de la proportion d'agrégats fins par rapport à des sols compactés en automne (Alakukku et Elonen, 1996). L'augmentation du contenu hydrique du sol en saison de pluie facilite la densification du sol lors de passage d'engins agricoles. D'autre part, la teneur en matière organique affecte la résistance du sol à la compaction. Plus un sol est riche en matière organique, moins les effets du tassement sont marqués (Mouraux *et al.*, 1990).

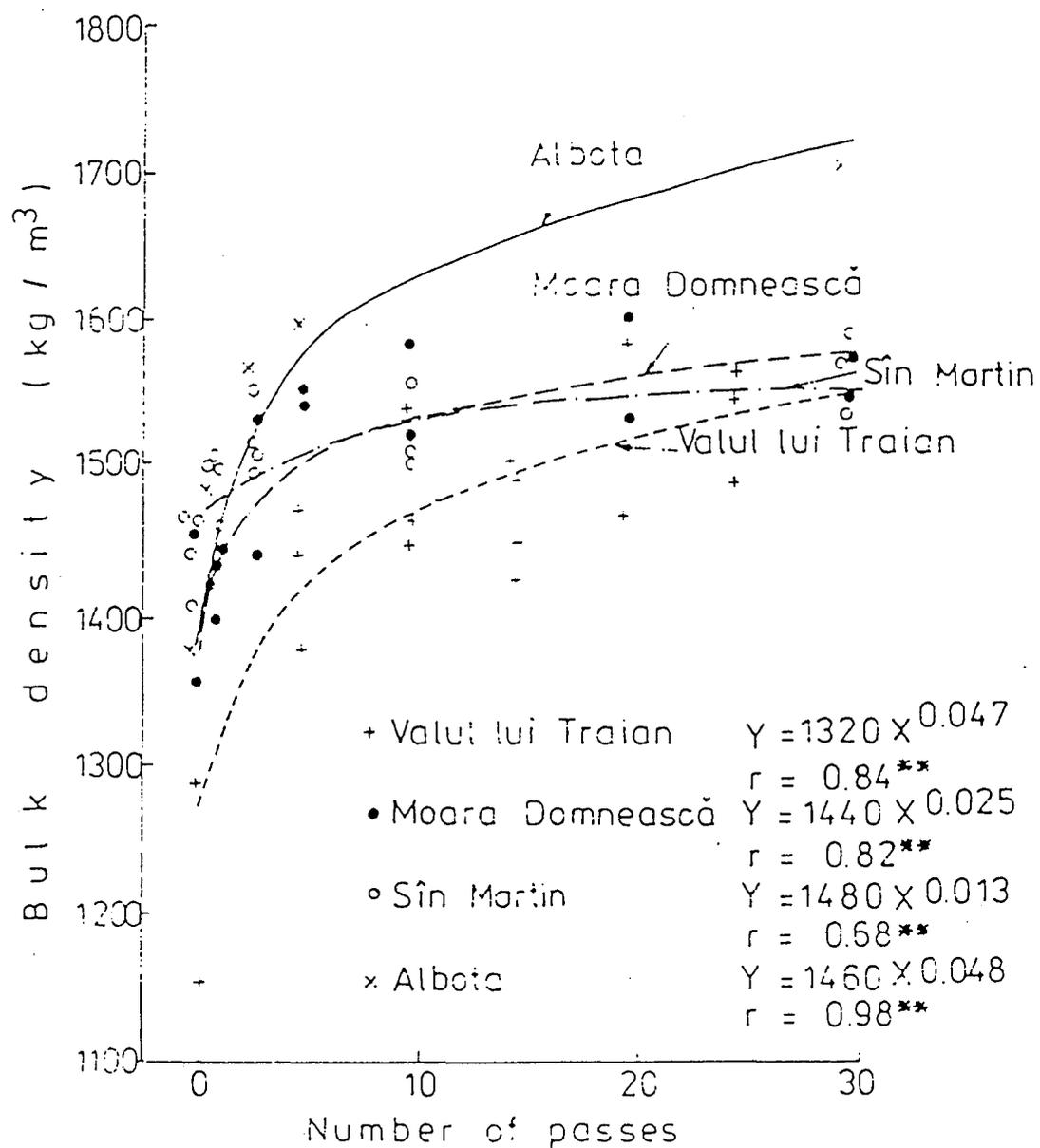


Fig. 1.1. Relation entre le nombre de passages d'engins agricoles et la densité apparente moyenne de la couche superficielle (5 – 20 cm) du sol (d'après Canarache *et al.*, 1984).

1.1.1. Densité apparente

La densité apparente est directement liée à la pression exercée sur le sol. Au champ, des augmentations de 10 à 25 % par rapport à la densité apparente initiale sont couramment enregistrées (Kaspar *et al.*, 1995). La Figure 1.1 illustre la relation entre le nombre de passages d'engins agricoles et la densité apparente du sol dans quatre sites différents. Entre le premier et le dixième passage, la densité apparente augmente fortement avec chaque passage. Cependant, au-delà de dix passages, la densité évolue plus lentement avec le nombre de passages.

Plus un sol est humide et argileux, plus il est facile à compacter. L'ampleur de la densification du sol est fonction de son état hydrique, de sa texture, de sa teneur en matière organique et de la pression exercée (Domzal *et al.*, 1991). A une densité apparente donnée, l'augmentation de la teneur en argile diminue la croissance racinaire. La densité apparente nécessaire pour obtenir une croissance racinaire optimale varie en fonction de la teneur du sol en argile plus limons. A la capacité au champ, une croissance racinaire idéale nécessite la diminution de la densité apparente du sol avec l'accroissement de la teneur en argile et limons (Fig. 1.2). Nous observons dans la même figure que la croissance racinaire diminue avec l'augmentation de la densité apparente du sol. D'autre part, la matière organique du sol, qui joue un rôle important dans l'agrégation du sol, augmente la résistance du sol à la pression exercée. En effet, l'augmentation de la teneur en matière organique réduit la sensibilité du sol à la compaction.

L'augmentation de la densité apparente se reflète directement sur la croissance des plantes. En effet, une relation inverse existe entre la densité apparente et la pénétration racinaire. Pour les sols à texture sableuse, les racines ne peuvent plus pénétrer le sol ayant une densité apparente de $1,85 \text{ g cm}^{-3}$. Dans le cas des sols argileux cette densité critique varie selon les propriétés du sol mais elle est généralement de l'ordre de $1,55 \text{ g cm}^{-3}$ (Bowen, 1981). L'effet de la compaction du sol sur les plantes est discuté plus tard dans le chapitre.

Une densité apparente donnée peut limiter la croissance des plantes dans une situation et la favoriser dans une autre. En effet, l'influence de la densité apparente sur les végétaux dépend de plusieurs facteurs du sol et du climat. Pour standardiser la notion de compaction et donc faciliter la comparaison entre les différentes conditions, Håkansson (1990) a développé

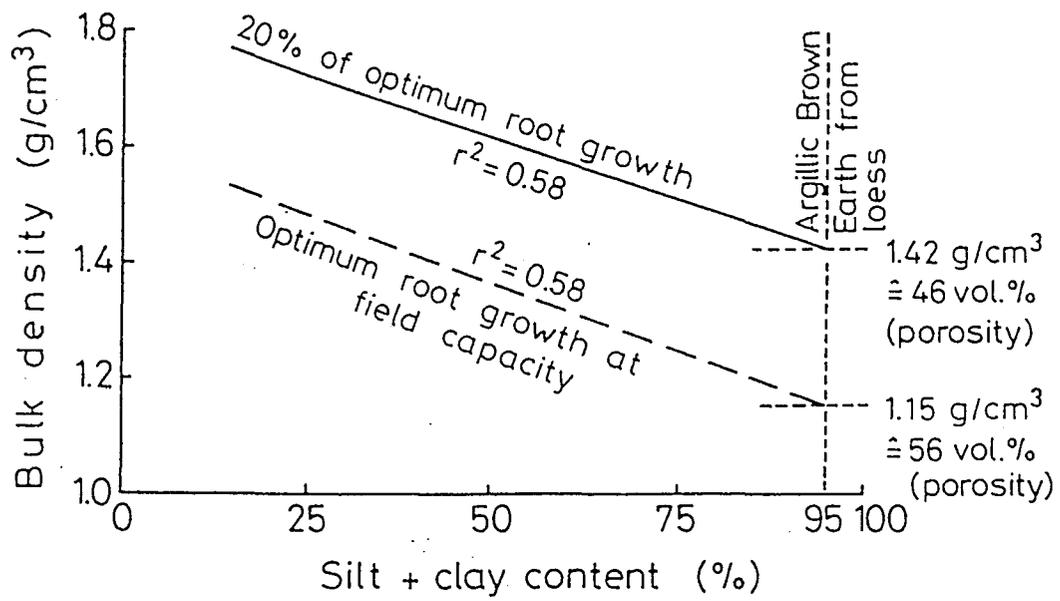


Fig. 1.2. Corrélation entre la teneur du sol en argile plus limons et la densité apparente permettant une croissance racinaire optimale ou 20% de la croissance racinaire optimale (d'après Jones, 1983).

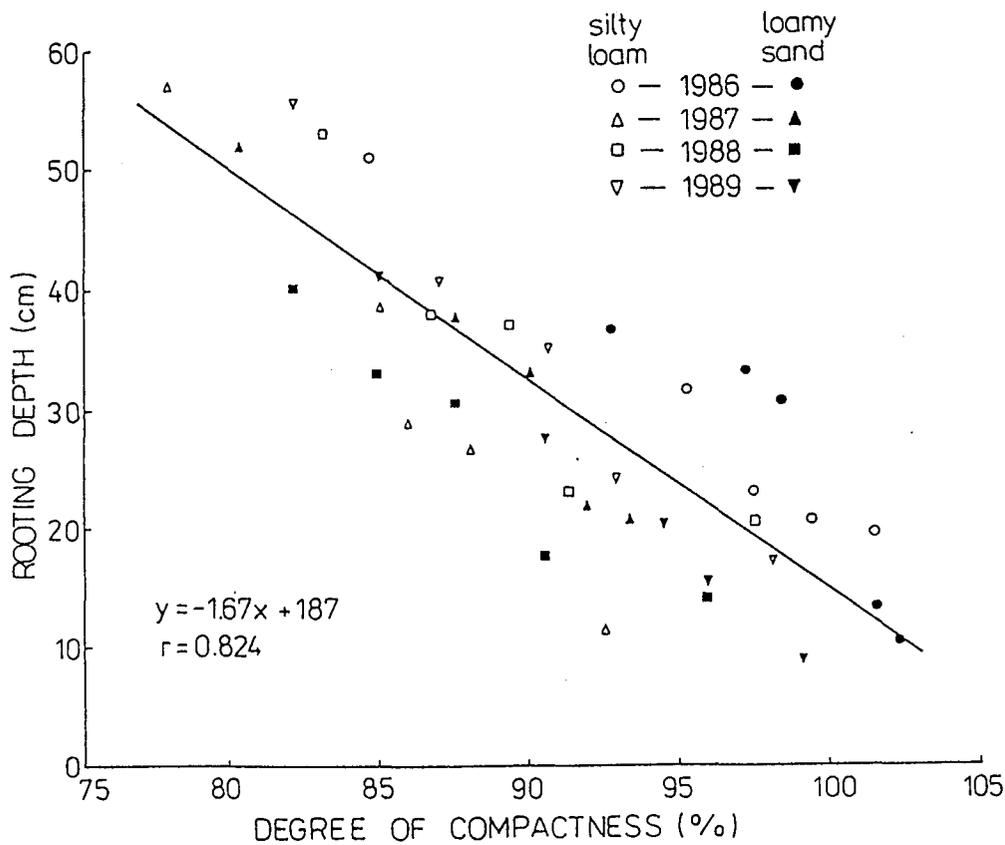


Fig. 1.3. Profondeur d'enracinement au stade montaison chez l'orge en fonction du degré de compacité du sol (%) (d'après Lipiec *et al.*, 1991).

le concept de “degré de compacité du sol” (Degree of compactness, ou D.C.). La densité apparente est exprimée en pourcentage d’une densité apparente référence pour le même sol. Le but d’utiliser cette méthode est d’obtenir, sans égard au type du sol, le rendement maximal à la même valeur de D.C. Ce concept, étant valable uniquement pour les sols minéraux, décrit les conditions de croissance mieux que la densité apparente classique étant donné l’annulation des effets d’interaction entre cette dernière et les facteurs du sol. Le degré de compacité D.C. est défini comme :

$$D.C. = 100 \rho_d / \rho_{d,p}$$

Où

ρ_d : densité apparente sèche du sol

$\rho_{d,p}$: densité apparente sèche du même sol à l’état de référence.

Lipiec *et al.* (1991) ont mis en évidence une relation linéaire inverse entre la profondeur d’enracinement et le degré de compacité (Fig. 1.3).

1.1.2. Porosité et aération

La densité apparente augmente dans un sol compacté en raison de la réorganisation et de la restructuration des particules du sol, ce qui conduit à la diminution de la porosité totale (Lindstrom et Voorhees, 1994 ; Stepniewski *et al.*, 1994). Cependant, il faut distinguer entre l’effet de la compaction du sol sur la macroporosité (diamètre des pores d supérieur à 100 μm) de celui sur la microporosité ($d < 100 \mu\text{m}$). Les macropores sont touchés en premier, la compaction réduisant le nombre et la continuité des macropores quelle que soit la texture du sol (Asady et Smucker, 1989). Cette continuité modifie la structure du sol en induisant un accroissement de la quantité des macroagrégats par rapport à la quantité totale d’agrégats (Šantruckova *et al.*, 1993). Ces modifications de structure ont un effet sur le contenu du sol en air et en eau ainsi que sur sa température (Gupta *et al.*, 1989 ; Bengough et Mullins, 1991 ; Kayombo *et al.*, 1991). De même, la croissance racinaire est affectée par la modulation de la porosité du sol où nous pouvons remarquer une baisse linéaire de la résistance du sol à la pénétration racinaire avec l’augmentation de la porosité du sol (Fig. 1.4).

La diminution de la porosité se traduit par une diminution de la diffusion d’oxygène dans le sol, augmentant ainsi les risques d’asphyxie racinaire. Des changements mineurs au

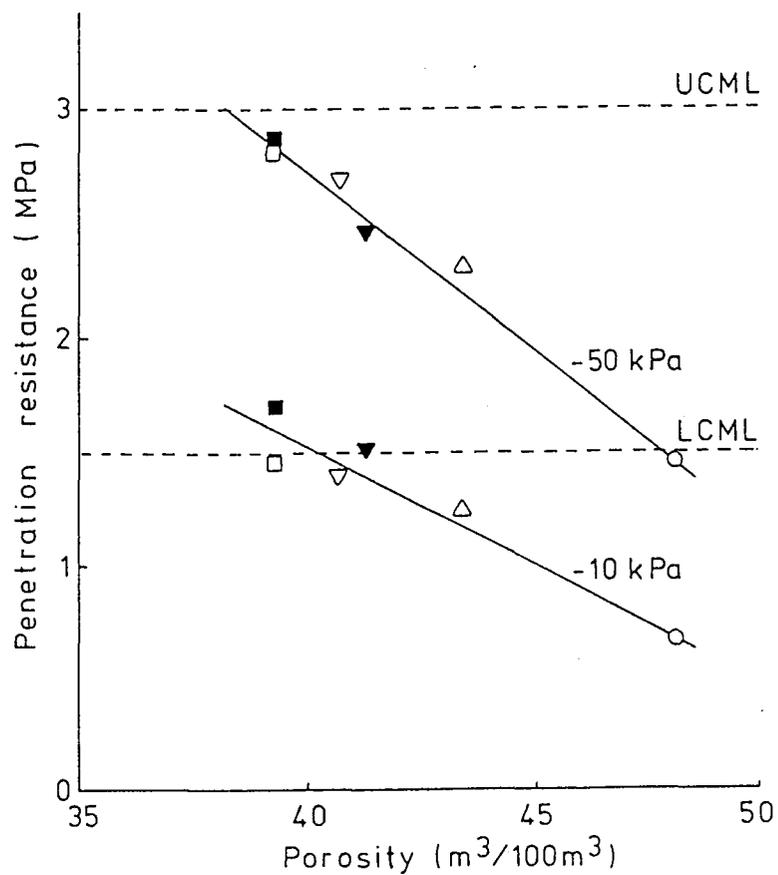


Fig. 1.4. Résistance du sol à la pénétration racinaire en fonction de la porosité totale du sol à des potentiels matriciels de -10 et -15 kPa. LCML représente la limite mécanique critique minimale et UCML représente la limite mécanique critique maximale. Les traitements étaient compaction nulle (○), compaction légère (△), compaction modérée (▽) et compaction forte (□). Les symboles fermés représentent le traitement sol moyennement humide alors que les symboles ouverts représentent le sol humide (d'après Boone *et al.*, 1994).

niveau de la porosité du sol peuvent entraîner des modifications importantes de la perméabilité à l'air. Ball et Robertson (1994) ont effectué une expérimentation en laboratoire pour étudier l'effet d'une compaction du sol simulée sur le mouvement des gaz et la structure de deux types de sol. Ils ont démontré que l'augmentation du stress appliqué induit une forte diminution de la porosité du sol et de sa perméabilité à l'air. Un stress de l'ordre de 77 kPa était suffisant pour inhiber la diffusion d'air dans le sol. De même, Asady et Smucker (1989) ont montré une accumulation du gaz carbonique dans le sol lors d'une faible aération.

La compaction du sol induit un excès d'eau et un stress d'aération au fond des sols mal drainés présentant une couche imperméable. D'après Wolkowski (1990), un sol est parfaitement aéré si sa teneur en oxygène est supérieure à 20%. Eavis (1972a) a rapporté qu'un niveau modéré de tassement (densité apparente de $1,3 \text{ g cm}^{-3}$) n'exerce pas d'effet négatif sur la croissance racinaire si la teneur du sol en oxygène n'est pas inférieure à 5 %. Cette valeur critique évolue en fonction de la densité apparente du sol. Il se trouve qu'une densité apparente relativement forte ($1,5 \text{ g cm}^{-3}$) exerce un effet négatif sur la croissance racinaire une fois la teneur en oxygène passée en dessous de 10%.

L'existence de conditions d'aération limitantes avec une compaction du sol peut masquer les effets de chaque facteur. Ainsi, afin de séparer l'effet de la faible aération de celui de la contrainte mécanique, Eavis (1972a et b) a établi un indice de stress d'aération (Aeration Deficiency Index). Cet indice est défini comme étant le changement de croissance (en pourcentage) attribué à l'existence d'une aération insuffisante. Son schéma illustrant les effets de l'impédance mécanique, l'aération et le stress hydrique sur l'élongation racinaire du pois (*Pisum sativum* L.) est présenté en Figure 1.5. Un potentiel matriciel trop faible (<100 cm d'eau) limite l'aération alors qu'un potentiel matriciel trop élevé (>100 cm d'eau) induit un stress hydrique. Les conditions optimales pour la croissance racinaire se trouvent entre ces deux points à condition qu'il n'y ait pas d'effet d'impédance mécanique exercé par la densité apparente du sol. Cet auteur a en plus déterminé des niveaux critiques d'aération (en terme de porosités remplies d'air) pour le sol à texture sableuse qu'il a utilisé. Ce niveau de porosité est de 30, 28 et 11% du volume total du sol pour des densités apparentes de 1,1, 1,4 et $1,6 \text{ g cm}^{-3}$, respectivement.

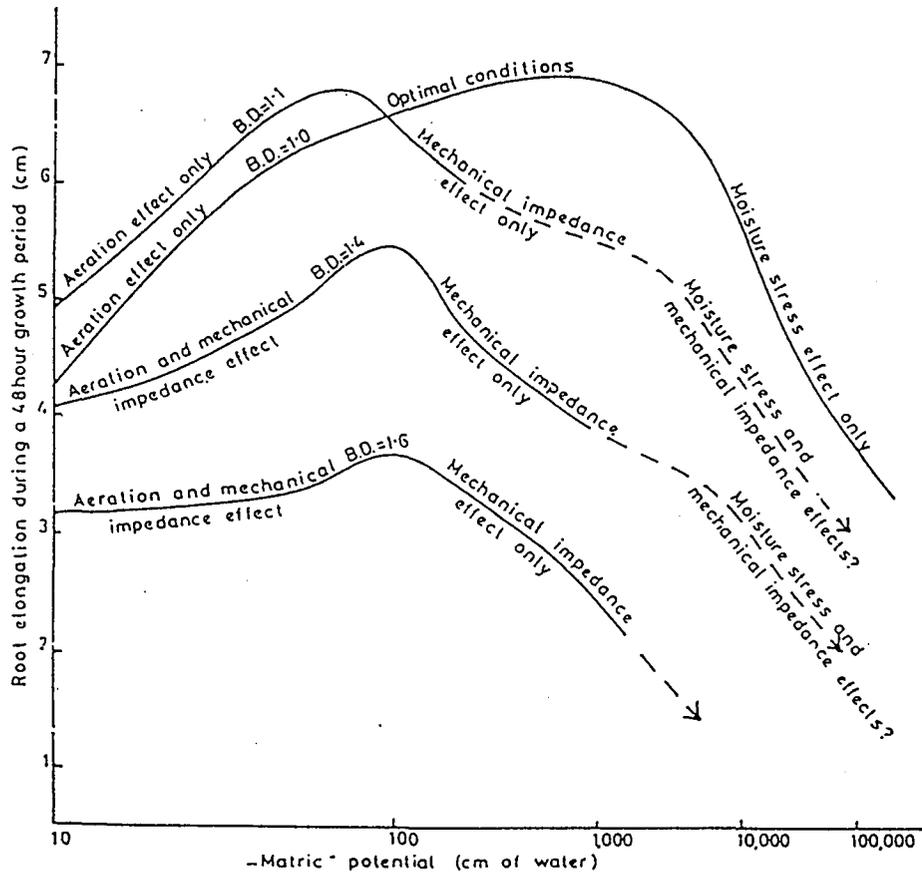


Fig. 1.5. Schéma présentant l'élongation racinaire en fonction du potentiel matriciel du sol et pour différentes densités apparentes (d'après Eavis, 1972).

1.1.3. Propriétés hydriques

La compaction du sol détruit préférentiellement les macropores retenant l'eau à faible tension par rapport aux micropores. La destruction des macropores augmente le potentiel hydrique du sol augmentant ainsi l'énergie que les racines doivent déployer pour extraire l'eau (Ankeny *et al.*, 1990).

La perméabilité du sol à l'eau dépend fortement de la structure du sol. Il est évident que la vitesse d'infiltration des pluies est directement liée à la perméabilité du sol et donc, à la densité apparente. En effet, le tassement de la couche perturbée réduit largement la vitesse d'infiltration d'eau (Kayombo *et al.*, 1991 ; Håkansson et Medvedev, 1993) provoquant des problèmes d'alimentation en eau (Meek *et al.*, 1992) et réduisant le contenu hydrique dans la couche arable (Canarache *et al.*, 1984). D'autre part, la diminution de la vitesse d'infiltration d'eau augmente les risques de ruissellement et d'érosion (Håkansson et Medvedev, 1993).

1.1.4. Turnover et disponibilité des éléments minéraux

La diminution de la quantité d'eau infiltrée dans le sol a des conséquences sur le flux hydrique et la conductivité électrique de sol (Lipiec et Stepniewski, 1995). Par conséquent, la quantité d'eau et des éléments minéraux qui migrent vers les racines avec le flux de masse va être réduite.

L'augmentation de la densité apparente et la présence d'une semelle de labour réduisent la quantité d'azote minéral du sol (Barraclough et Weir, 1988 ; Arvidsson, 1999). Cette diminution provient probablement d'une diminution de la minéralisation d'azote et d'une augmentation de la dénitrification. Breland et Hansen (1996) ont rapporté que la minéralisation d'azote dans un sol sableux enrichi en débris de trèfle blanc a été réduite lorsque la densité apparente du sol augmente de 1,1 à 1,4 g cm⁻³. La faible aération des sols tassés et mal drainés augmente le risque d'anaérobiose, ce qui provoque une augmentation de la dénitrification entraînant ainsi un déficit azoté (Hilton *et al.*, 1994 ; Stepniewski *et al.*, 1994). De même, De Neve et Hofman (2000) ont mis en évidence une diminution de la nitrification dans un sol compacté à texture sableuse. Au bout de 3 semaines d'incubation de débris végétaux dans le sol, les densités apparentes les plus élevées (1,5 et 1,6 g cm⁻³) ont

baissé la teneur du sol en NO_3^- de 8 et de 16%, respectivement par rapport à des densités plus faibles.

D'autre part, la compaction du sol peut avoir des effets positifs sur la disponibilité des minéraux du sol. Agrawal (1991) a montré que le lessivage de nitrates est réduit dans les sols sableux compactés. Ces résultats prouvent que l'effet de la compaction du sol sur la disponibilité en éléments minéraux dépend fortement du type du sol et de l'activité du système racinaire à explorer le sol.

La restriction de la croissance du végétal, en affectant l'activité du système racinaire, entraîne une réduction au niveau du prélèvement total en éléments minéraux. Castillo *et al.* (1982) ont mis en évidence une réduction de la quantité de potassium prélevée par le système racinaire du pois cultivé sur un sol compacté. Cependant, en cultivant des plantes d'orge sur un sol limono-argileux ayant différentes densités apparentes, Arvidsson (1999) a trouvé qu'une densité apparente "modérée" ($1,24 \text{ g cm}^{-3}$) provoque une augmentation de la quantité totale prélevée et de la teneur des plantes en azote, phosphore et potassium par rapport à des densités de $1,14$ et $1,34 \text{ g cm}^{-3}$. La diminution de cette teneur dans le cas de la densité forte est due à l'effet dépressif de la compaction du sol sur la diffusion de P et de K dans le sol. D'autre part, l'augmentation de la teneur en N, P et K suite à la modulation de la densité apparente de $1,14$ à $1,24 \text{ g cm}^{-3}$ est attribuée à l'amélioration du contact entre les racines et le sol et à l'augmentation de la conductivité hydraulique non saturée (Arvidsson, 1999). De même, d'autres auteurs ont rapporté que la diminution de l'accessibilité du potassium aux racines subissant la compaction du sol est, toutefois, accompagnée d'une augmentation de la mobilité de cet élément et d'une amélioration du contact entre les racines et le sol (Hallmark et Barber, 1981 ; Wolkowski, 1990 ; Lipiec *et al.*, 1992 ; Seiffert *et al.*, 1995).

Toutefois, il convient de noter que l'interaction entre la compaction et l'état hydrique du sol joue un rôle décisif au niveau de la biodisponibilité et du prélèvement des minéraux.

1.2. Effet sur la plante

En affectant l'environnement des racines et/ou en modifiant la biodisponibilité des éléments minéraux, la compaction du sol peut affecter la morphologie du végétal aussi bien que sa physiologie.

1.2.1. Activité photosynthétique

La disponibilité en assimilats photosynthétiques est un facteur déterminant pour la survie et la croissance du végétal. Cette disponibilité est fonction de l'ensemble des facteurs du milieu ayant un effet sur la photosynthèse et sur la répartition des assimilats entre les différents organes consommateurs (puits).

Agnew et Carrow (1985b) ont comparé le potentiel hydrique des feuilles Ψ_1 et la résistance stomatique chez le pâturin des prés (*Poa pratensis* L.) en étudiant l'effet de la durée de compaction et celui du niveau hydrique du sol. Lorsque le contenu hydrique du sol diminue, les plantes subissant la compaction du sol de long terme et celles soumises à un stress hydrique ont eu des potentiels hydriques de feuilles plus bas et des résistances stomatiques plus élevées par rapport aux plantes témoins. De même chez le maïs, la modulation de la densité apparente du sol de $1,28 \text{ g cm}^{-3}$ à $1,58 \text{ g cm}^{-3}$ a induit une diminution significative de la conductance stomatique chez des plantes âgées de 9 à 28 jours (Lipiec *et al.*, 1996). Etant donné que la conductance stomatique est bien corrélée à l'assimilation du carbone (Wong *et al.*, 1979), cet effet sur la conductance stomatique se traduit donc par une réduction de l'activité photosynthétique. Cependant, l'effet de la compaction du sol sur la conductance stomatique est indépendant de la croissance des parties aériennes. Zainol *et al.* (1991) ont détecté une diminution de la conductance stomatique bien que la croissance des parties aériennes ne soit pas affectée par l'augmentation de la densité apparente du sol. Ces auteurs ont également rapporté une baisse de l'assimilation du carbone par unité de surface foliaire chez des maïs soumis à une densité apparente élevée. De leur part, Bethenod *et al.* (1996) ont observé non seulement une baisse de Ψ_1 , de la conductance stomatique et de la photosynthèse nette, mais aussi une variabilité plus importante chez des plantes de maïs cultivées sur un sol compacté ($d_a = 1,6 \text{ g cm}^{-3}$) par rapport aux plantes cultivées sur un sol témoin ayant une densité apparente de $1,35 \text{ g cm}^{-3}$.

Cet effet dépressif de la compaction du sol sur la conductance stomatique et l'assimilation du carbone ne s'observe pas systématiquement. Une compaction "modérée" ($d_a = 1,42 \text{ g cm}^{-3}$) n'induit pas de changement de la conductance stomatique surtout au niveau des feuilles jeunes par rapport à une densité apparente de l'ordre de $1,28 \text{ g cm}^{-3}$ (Lipiec *et al.*, 1996). De même, Young *et al.* (1997), qui ont développé un système de culture permettant

d'appliquer une contrainte mécanique extérieure aux racines de blé et d'orge, n'ont pas pu montrer d'effet sur la photosynthèse chez des jeunes plantes d'orge. L'assimilation du gaz carbonique n'a pas été changée malgré la contrainte imposée sur les racines par l'application d'une pression externe sur le milieu de culture.

D'autres travaux effectués par Masle *et al.* (1990) ont montré une augmentation de l'ordre de 6 à 13% de l'assimilation du CO₂ par unité de surface foliaire chez les plantes de blé ayant subi la compaction du sol par rapport aux plantes témoins. Malgré cette stimulation relative de la photosynthèse, la contrainte mécanique a provoqué une baisse de la transpiration exprimée par unité de surface foliaire et de la conductance stomatique. La baisse de cette dernière engendre une diminution de la pression partielle intercellulaire du CO₂ (Masle, 1992a), ce qui induit une diminution de l'assimilation totale du carbone.

D'autre part, l'effet de la compaction du sol n'est pas constant avec l'âge des plantes. En effet, Zainol *et al.* (1991) ont montré une diminution de la conductance stomatique et de l'assimilation du carbone chez le maïs âgé de 28 jours alors que cet effet n'existait plus à l'âge de 31 jours.

La production d'un effet de la compaction du sol sur la conductance stomatique, et donc sur l'activité photosynthétique dépend surtout des potentiels hydriques du sol, des racines et des feuilles. Par conséquent, l'effet de la compaction du sol n'existe qu'après la modification de l'un des potentiels hydriques concernés.

1.2.2. Croissance et développement des parties aériennes

Ekwue et Stone (1995) ont étudié l'effet de la compaction du sol et du niveau hydrique sur la croissance du maïs. Ils ont constaté que l'augmentation de la densité apparente induit un effet négatif sur la croissance. Les plantes subissant la compaction du sol sont moins grandes et le diamètre de tiges est inférieur par rapport aux plantes témoins. Cet effet se traduit aussi par une réduction au niveau de la surface foliaire et de la biomasse sèche des parties aériennes (Ekwue et Stone, 1995 ; Masle, 1992a). Masle (1992a) attribue partiellement ce retard de croissance à la diminution de sensibilité des parties aériennes vis-à-vis du niveau des hydrates de carbone. D'autres auteurs ont mis en évidence une chute de la biomasse des parties

aériennes chez plusieurs espèces cultivées sur des sols compactés (Atwell, 1990a ; Grath et Håkansson, 1992 ; Boone *et al.*, 1994).

A part de l'effet sur la croissance, un effet sur le développement des plantes est aussi provoqué par la compaction du sol. Le maïs subissant cette contrainte a atteint la floraison 6 jours plus tard que le maïs témoin (Mouraux *et al.*, 1990).

Barraclough et Weir (1988) ont observé un jaunissement des plantes de blé cultivées sur sol compacté. Ils ont montré que la destruction de la semelle de labour augmente la biomasse sèche des parties aériennes de l'ordre de 37%. Le nombre de talles par plante et de pieds par mètre carré étaient plus grands sur le sol décompacté.

L'existence d'une contrainte mécanique appliquée sur les racines peut affecter la croissance des plantes bien que l'approvisionnement hydrique et minérale ne soit pas modifié (Young *et al.*, 1997). De plus, un effet rapide sur la croissance des parties aériennes a été signalé. En effet, l'application de cette contrainte mécanique a ralenti l'élongation foliaire de l'ordre de 36,2% pour le blé et de 27,6% pour l'orge par rapport aux plantes témoins. Par conséquent, en l'absence d'un stress hydrique ou minéral, l'hypothèse qu'un signal hormonal existe entre les racines soumises à la contrainte mécanique et les parties aériennes semble logique (Young *et al.*, 1997).

1.2.3. Croissance et développement des parties racinaires

Le volume du sol prospecté par une plante dépend de l'expansion du système racinaire. La compaction du sol modifie la croissance et la distribution des racines d'une manière suffisante pour induire une réduction du prélèvement en eau et en minéraux (Castillo *et al.*, 1982). La profondeur d'enracinement et la densité racinaire diminuent fortement avec le nombre de passages d'engins agricoles sur une parcelle du maïs (Raghavan *et al.*, 1979 ; Lipiec *et al.*, 1991).

L'élongation racinaire est un processus sensible à l'augmentation de la densité apparente. Des petites augmentations de la densité apparente induisent une forte chute de la longueur racinaire. Houlbrooke *et al.* (1997) rapportent une diminution de l'ordre de 40% de la longueur des racines de raygrass lorsque la densité apparente de la couche intermédiaire (4-

14 cm) du sol augmente de $0,9 \text{ g cm}^{-3}$ à 1 g cm^{-3} . Cet effet réducteur intervient dès les stades les plus jeunes. Logsdon *et al.* (1987) ont rapporté une baisse linéaire de la longueur racinaire en fonction de l'augmentation de la densité apparente sur des maïs assez jeunes (4 jours). Les données de la littérature montrent toujours que la contrainte mécanique imposée sur les racines induit une baisse de la longueur racinaire que ce soit en sol ou en système de culture hydroponique (Abdalla *et al.*, 1969 ; Asady et Smucker, 1989 ; Kayombo *et al.*, 1991 ; Lipiec *et al.*, 1991 ; Grath et Håkansson, 1992 ; Oussible *et al.*, 1992).

Le stress d'aération entraîne une réduction de la pénétration racinaire (Eavis, 1972b ; Logsdon *et al.*, 1987 ; Vepraskas, 1994). La combinaison de la contrainte mécanique avec un stress d'aération du sol aboutit d'une part à une augmentation du diamètre racinaire, et d'autre part, à une diminution de la longueur et de la distribution du système racinaire (Asady et Smucker, 1989 ; Bengough et Mullins, 1991). Boone *et al.* (1994) ont étudié l'effet de la contrainte mécanique et l'effet de l'aération du sol sur la croissance du pois. Ils ont mis en évidence une croissance faible et une sénescence hâtive se traduisant par une chute du rendement. Cette réduction a été attribuée à une aération insuffisante. En effet, l'humidité trop élevée du sol entraîne une diminution de la diffusion d'oxygène et une augmentation de la nitrification, ce qui crée des conditions limitantes pour la croissance des végétaux.

Le diamètre racinaire augmente sous l'influence de la contrainte mécanique. Groleau-Renaud *et al.* (1998a) ont observé un épaississement de l'ordre de 40% du diamètre des racines séminales de maïs. Cet effet s'observe surtout au niveau de la zone terminale de la racine (1 cm à partir de l'apex). De même, Logsdon *et al.* (1987) ont rapporté une augmentation linéaire du diamètre des racines séminales des plantes de maïs avec l'augmentation du stress appliqué. Cet effet s'observe même sur des plantes très jeunes âgées de 4 jours.

En ce qui concerne l'effet de la compaction du sol sur la biomasse sèche des parties racinaires, les avis des auteurs sont partagés. En effet, la réponse racinaire à la compaction du sol s'exprime souvent par une réduction de l'accumulation de matière sèche dans les racines. Toutefois, la réponse racinaire à ce genre de contrainte dépend du type de sol et du degré de compaction. Wolkowski (1991) a étudié l'effet de la compaction du sol et de la fertilisation potassique sur la croissance des plantes de maïs cultivées en serres. Il a trouvé qu'une

augmentation de la densité apparente de l'ordre de 25% induit une baisse de la biomasse racinaire sur les trois types de sol utilisés. Cependant, seul le sol à texture limono-argileuse (Hapludult) montre une biomasse racinaire significativement réduite dans le cas du traitement compacté.

La structure du sol est un autre facteur pouvant intensifier ou déprimer les effets de la compaction du sol. Ainsi, Busscher et Lipiec (1993) ont rapporté que dans le cas d'une compaction excessive ($1,6 \text{ g cm}^{-3}$), la croissance racinaire du maïs est meilleure dans un sol à structure grossière que dans un sol à particules fines. La situation est inversée dans le cas d'une compaction moins forte. Dans le cas d'une densité apparente de 1,30 ou encore $1,45 \text{ g cm}^{-3}$, la croissance racinaire est meilleure dans le sol à structure fine par rapport à l'autre sol.

Les résultats parfois contradictoires concernant l'effet de la compaction du sol sur la biomasse des parties racinaires se reflètent sur le rapport biomasse parties racinaires sur biomasse parties aériennes (PR : PA). Certains chercheurs rapportent que ce rapport augmente dans un sol tassé (Barraclough et Weir, 1988 ; Panayiotopoulos *et al.*, 1994) alors que d'autres ont démontré le contraire (Wolkowski, 1991). En fait, cette contradiction est due à l'ampleur variable de l'effet du tassement de sol sur les biomasses des parties aériennes et racinaires. Cet effet dépend de la texture du sol, du degré de compaction, de l'état hydrique du sol et de l'aération. Le rapport PR : PA varie aussi en fonction de l'âge des plantes. Le système racinaire se développe plus vite que les parties aériennes dans les premiers stades de culture afin d'assurer les besoins hydriques et nutritifs du végétal. Le développement des parties aériennes intervient plus tard. En présence d'une contrainte mécanique, le développement du système racinaire est privilégié au détriment de la croissance des parties aériennes. En effet, le maintien de l'appareil souterrain est indispensable à la survie du maïs puisqu'il s'agit de l'organe permettant l'absorption d'eau et des minéraux.

L'effet de la compaction du sol sur le turnover des racines n'a été que très peu abordé dans la bibliographie. Cependant, dans une étude très récente Iijima *et al.* (2000) ont mis en évidence une forte augmentation de la desquamation des cellules de la coiffe racinaire dans un sol compacté.

1.2.4. Rendement

La réponse du rendement à la compaction du sol suit une courbe parabolique avec un point maximal qui varie selon les conditions climatiques. Les facteurs climatiques peuvent aggraver ou diminuer l'effet de la compaction du sol sur la croissance de la plante (Asady et Smucker, 1989 ; Unger et Kaspar, 1994). Plusieurs auteurs ont rapporté qu'un certain niveau de tassement du sol est nécessaire pour assurer un rendement satisfaisant (Kayombo *et al.*, 1991 ; Vepraskas, 1994 ; Håkansson et Medvedev, 1993). Ainsi, Nyborg et Malhi (1989) ont conclu que le travail conservateur du sol (Conservation tillage, en anglais), qui se traduit par l'accroissement de la densité apparente, est idéal pour les sols légers et bien drainés. Cependant, il existe un seuil critique au-dessus duquel une réduction significative du rendement est inévitable (Hammel, 1994 ; Unger et Kaspar, 1994). Ce seuil varie selon les caractéristiques du sol, les conditions climatiques et l'espèce cultivée (Atwell, 1990 ; Henderson, 1991 ; Hammel, 1994 ; Malhi et Nyborg, 1994 ; Vepraskas, 1994). Henderson (1991) a remarqué que les céréales telles que le blé et l'orge, dont la croissance est rapide pendant les premiers stades de culture, sont plus sensibles à la compaction que d'autres espèces.

L'état hydrique d'un sol, directement lié aux précipitations, joue un rôle critique sur le rendement dans le cas d'un sol compacté (McCormak, 1987). Dans un sol peu humide, et si l'aération n'est pas un facteur limitant, le tassement du sol peut réduire l'évaporation, donc augmenter l'efficacité d'utilisation de l'eau, limitant ainsi les effets de sécheresse (Voorhees, 1992). D'autre part, Grath et Håkansson (1992) et Douglas *et al.* (1995) ont rapporté que la compaction du sol a réduit le rendement du pois lorsqu'il y a eu des successions d'années humides. Le labour profond, permettant de détruire la couche compactée imperméable, augmente le rendement du soja et du maïs à condition que le niveau d'eau ne devienne pas limitant. Par contre, ce processus qui se traduit par une diminution de la densité apparente induit une chute du rendement pendant les années sèches suite à l'accélération du dessèchement du sol. Ainsi, la compaction printanière induit une augmentation du rendement de l'orge de 6% dans des parcelles non irriguées (Alakukku et Elonen, 1996). De plus, la levée de l'orge est meilleure dans les parcelles compactées au printemps par rapport à celles compactées en automne et aux parcelles témoins (non compactées). Ce phénomène est dû à la diminution de l'évaporation dans le sol compacté en printemps.

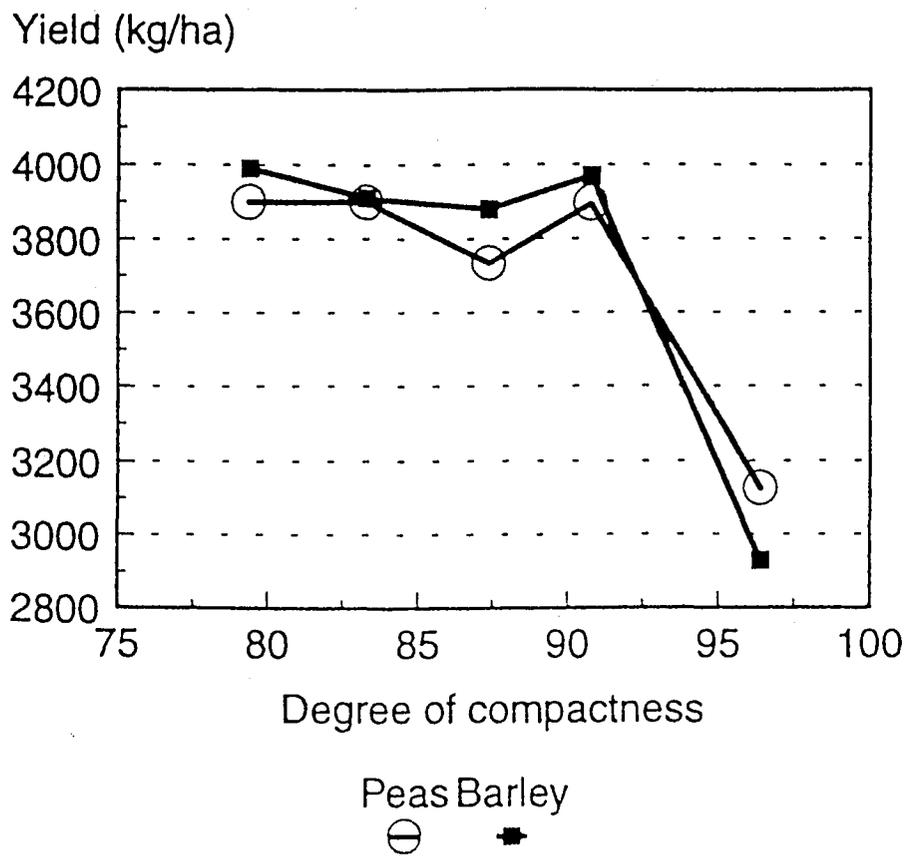


Fig. 1.6. Rendement en grain (en kg ha⁻¹) du pois et de l'orge en fonction du degré de compactage de la couche labourée (d'après Grath et Arvidsson, 1997).

Il est bon de rappeler que le rendement diminue pour des tassements excessifs, surtout lorsque le sol est humide (Canarache *et al.*, 1984 ; Lowery et Schuler, 1994 ; Douglas *et al.*, 1995 ; Ngunjiri et Siemens, 1995 ; Arvidsson et Håkansson, 1996). En accord avec ces données, Grath et Arvidsson (1997) ont rapporté une forte diminution du rendement de l'orge et du pois lorsque le degré de compacité du sol atteint plus de 95% (Fig. 1.6). Par rapport aux sols légers, les sols à texture lourde sont plus sensibles à la compaction (McCormak, 1987) et présentent des chutes de rendement plus marquées (Lal, 1996). Des chutes allant jusqu'à 50% du rendement de maïs ont été enregistrées sur des terres argileuses (Raghavan, 1978). De même, il a été montré durant des expériences au Suède que les pertes de rendement dues à la compaction du sol ont été accentuées avec l'augmentation de la teneur du sol en argile (Håkansson, 1985 ; Arvidsson et Håkansson, 1996).

Une étude de long terme a été menée par Lal et Ahmadi (2000) afin d'établir les effets des différentes pratiques culturales sur le rendement du maïs en monoculture. Le passage d'engins agricoles sur toute la parcelle a provoqué une diminution significative du rendement seulement pendant 2 ans sur 11. Cependant, la moyenne des rendements des 11 années montre une chute de l'ordre de 10% dans ce traitement par rapport au traitement témoin.

1.2.5. Efficience d'utilisation de l'eau (EUE)

L'efficience d'utilisation de l'eau (Water Use Efficiency – WUE, en terminologie anglosaxonne) est un autre paramètre sensible au changement de la densité apparente du sol. Il représente la quantité de matière sèche produite par unité de volume d'eau consommée.

Agrawal (1991) a montré que les sols sableux ont une moindre surface spécifique et un coefficient de percolation plus élevé que les autres types de sol. Le tassement de ce type de sol induit une amélioration de l'efficience d'utilisation de l'eau. En effet, les plantes cultivées sur le sol compacté valorisent les quantités d'eau disponibles mieux que les plantes cultivées sur le sol non compacté. Ce phénomène est attribué à l'augmentation de la conductivité hydraulique non saturée du sol et à la diminution des pertes dues à la percolation profonde (Agrawal, 1991).

Toutefois, l'amélioration de l'EUE n'est pas systématiquement enregistrée dans les sols tassés. Lorsque l'aération est limitante, une diminution de l'efficience d'utilisation de

l'eau peut avoir lieu (Lipiec *et al.*, 1992). Ceci suggère que la valorisation de l'eau disponible dans un sol compacté dépend de plusieurs facteurs tels que le type du sol, son aération et l'espèce cultivée.

Le tassement du sol pourrait avoir d'autres effets bénéfiques pour la plante. En effet, le tassement du sol en printemps réduit l'évaporation et améliore le contact entre la semence et le sol, ce qui réduit la consommation d'eau pendant les temps de sécheresse (Alakukku et Elonen, 1996).

La compaction du sol affecte directement la croissance des plantes en modifiant leur physiologie et la morphologie. Une diminution du potentiel hydrique des feuilles, de la conductance stomatique et de l'activité photosynthétique par unité de surface foliaire est généralement observée chez les plantes soumises à la compaction du sol. De plus, l'augmentation de la densité apparente du sol induit une diminution de la hauteur des plantes, de la surface foliaire et de la biomasse des parties aériennes. Au niveau du système racinaire, nous pouvons constater une forte diminution de la longueur des racines dans les sols tassés accompagnée d'un épaississement racinaire. Quant à la biomasse racinaire, elle est réduite surtout lorsque la compaction du sol est accompagnée d'une mauvaise aération. Dans le cas où les plantes ne sont pas capables de satisfaire leurs besoins hydriques et minéraux, cette diminution de la croissance peut induire des graves chutes du rendement.

1.3. Microflore du sol

La microflore du sol une composante essentielle du système sol-plante qui régule le dynamique et le recyclage des éléments minéraux dans le sol. La biomasse microbienne du sol n'est pas une entité statique. La relative stabilité de cette biomasse est le résultat d'équilibres dynamiques : à tout instant des microorganismes naissent, se multiplient et meurent. Les microorganismes dégradent des substrats, synthétisent de la matière organique nouvelle, puis sont à leur tour lysés. Leur nombre total varie, dans des limites plus ou moins larges, en fonction des conditions environnementales et de toutes les interventions extérieures. La composition qualitative et quantitative de la biomasse microbienne est une des caractéristiques qui contribuent à définir un sol mais, d'un autre côté, cette composition résulte en partie de la nature physico-chimique et de la structure de ce sol.

La microflore du sol joue un rôle important dans la libération des éléments labiles immobilisés augmentant ainsi la biodisponibilité de ces éléments pour d'autres composantes de l'écosystème (Treeby *et al.*, 1989). En particulier, la contribution des microorganismes dans l'acquisition de fer par les végétaux a fait l'objet de plusieurs travaux. Les sidérophores bactériens et fongiques chélatent le Fe (III) et le rendent plus accessible pour les plantes. De plus, Crowley *et al.* (1991), cités dans Masalha *et al.* (2000) ont montré que ces sidérophores ont une affinité au fer plus importante que celle des phytosidérophores (issus de la plante). Ces sidérophores sont ensuite transportés vers l'apoplaste racinaire par diffusion et flux de masse (Mengel, 1995, cité dans Masalha *et al.*, 2000). Cette voie d'acquisition de fer est d'une importance majeure chez le maïs (Von Wiren *et al.*, 1993) et le tournesol (Masalha *et al.*, 2000). De même, Helal et Sauerbeck (1984) ont détecté un doublement de l'activité phosphatase dans la rhizosphère par rapport au sol non cultivé. Ce phénomène a été attribué soit à l'augmentation de la quantité de phosphore dans la biomasse microbienne du sol soit à l'amélioration de l'extractibilité du phosphore. Le rôle des microorganismes dans la fixation symbiotique d'azote et dans la solubilisation de phosphate a été discuté par Bowen et Rovira (1999).

1.3.1. Facteurs influençant la biomasse microbienne

Wardle (1998) a synthétisé plusieurs travaux traitant des facteurs qui peuvent modifier la biomasse microbienne du sol. Cette analyse montre que le pH, le carbone du sol et la latitude sont les trois paramètres qu'il faut prendre en compte lors de la construction d'un modèle qui estime la variabilité temporaire de la biomasse microbienne du sol.

La présence des végétaux stimule la microflore du sol (Helal et Sauerbeck, 1984 ; Höflich *et al.*, 2000). Cependant, toutes les espèces n'ont pas la même influence sur les microorganismes vivant dans leur voisinage. Les légumineuses comme le lupin et le pois exercent un effet stimulateur sur l'activité microbienne plus fort que des plantes céréalières tels que le blé, l'orge ou encore le maïs (Höflich *et al.*, 2000).

Le maintien de la biomasse est assuré par les apports nutritionnels provenant de la végétation. Il s'agit de l'exsudation, de la sécrétion ainsi que de la desquamation des cellules racinaires. Les résidus des plantes après la récolte représentent la source la plus importante du

carbone organique de sol (Tableau 1.1). L'exsudation racinaire représente une source importante du carbone autour de la racine (Meharg et Killham, 1988), ce qui stimule l'activité microbienne dans cette zone. Whipps et Lynch (1985, 1986) estiment que les composés organiques rejetés par les plantes en phase de croissance dans la rhizosphère exercent un effet considérable sur les microorganismes du sol. La biomasse microbienne dans la zone des racines de maïs âgé de 25 jours présente $377 \mu\text{g C g}^{-1}$ sol. Cette biomasse diminue en s'éloignant de la racine où elle est de l'ordre de 326 et $287 \mu\text{g C g}^{-1}$ pour les zones intermédiaire et extérieure vis-à-vis de la racine, respectivement (Helal et Sauerbeck, 1984). Cet effet de la racine sur son environnement immédiat est désigné par le terme "Effet Rhizosphère" (Hiltner, 1904).

Tableau 1.1. Sources et quantités du carbone apportées dans un sol arable dans les 5 cm superficiels (d'après Lynch et Panting, 1980).

Source	Quantité (Kg.ha ⁻¹ an ⁻¹)
• Paille et résidus de la plante	2800
• Décomposition racinaire	400
• Exsudation racinaire	240
• Microbes autotrophes	100
Total	3540

1.3.2. Effet de la compaction sur les microorganismes du sol

La compaction du sol est un facteur qui peut changer les conditions du milieu de la microflore du sol. Barber et Gunn (1974) ainsi que Bœuf-Tremblay *et al.* (1995) ont montré que la contrainte mécanique modifie la quantité et la composition des exsudats racinaires chez le maïs et les céréales. Ceci peut avoir des conséquences sur le nombre et la diversité des microorganismes. Ikeda *et al.* (1997) ont mis en évidence des changements qualitatifs dans les communautés bactériennes du rhizoplan du maïs et du melon cultivés sur sol compacté. Une densité apparente de $1,4 \text{ g cm}^{-3}$ induit une augmentation de la population de *Pseudomonas fluorescens* et des bactéries r-stratégiques (capables de former des colonies en deux jours) au dépens des autres types de bactéries.

La compaction du sol induit une augmentation de la biomasse microbienne du sol. Rasiah (1999) a étudié l'effet de l'incubation des débris de trèfle rouge sur la minéralisation d'azote et sur la biomasse microbienne dans un sol en fonction de sa densité apparente (cf. ci-dessous). La densité apparente élevée ($1,43 \text{ g cm}^{-3}$) augmente le carbone et l'azote microbiens de l'ordre de 24 et 36% respectivement, par rapport au sol non compacté ($1,28 \text{ g cm}^{-3}$). De même, Breland et Hansen (1996) ont détecté une augmentation de l'azote de la biomasse microbienne.

Faute de pouvoir estimer la biomasse microbienne du sol, Santruckova *et al.* (1993) ont établi des quotients métaboliques $q\text{CO}_2$ et $q\text{O}_2$ pour avoir une idée sur l'activité microbienne. Ces quotients sont calculés à partir des données concernant la production de gaz carbonique et la consommation d'oxygène par les microorganismes lorsque le sol est en conditions d'aération suffisantes. Les quotients métaboliques sont alors considérés comme des indicateurs probables de l'activité microbienne. Ces quotients suggèrent que l'aptitude de la communauté microbienne à minéraliser de la matière organique est plus forte dans le sol compacté que dans le sol non compacté à condition d'avoir une bonne aération.

L'accroissement de la biomasse microbienne pourrait être attribué à deux phénomènes. D'une part, la compaction du sol stimulerait la libération du carbone dans le sol augmentant ainsi la quantité de substrats nécessaires pour la survie des microorganismes. Un élément en faveur de cette hypothèse a été fourni par Sauerbeck et Helal (1986) qui ont observé une augmentation de la proportion du carbone exsudé avec l'augmentation de la densité apparente du sol. Egalement, des travaux en milieu de culture hydroponique et stérile ont montré que le maïs subissant la contrainte mécanique (simulée par des petites billes de verre) exsude plus de carbone qu'un maïs croissant sans contrainte physique (Boëuf-Tremblay *et al.*, 1995 ; Groleau-Renaud *et al.*, 1998a). D'autre part, la compaction, en réduisant la porosité du sol, fournirait une certaine protection physique aux microorganismes du sol. Breland et Hansen (1995) ont rapporté que le pourcentage des pores accessibles pour les nématodes diminue largement dans un sol compacté. De même, un sol à texture fine (petite taille de porosité) fournit plus de protection pour les bactéries contre les attaques des protozoaires par rapport à un sol à texture grossière (Juma, 1993).

La biomasse microbienne du sol n'est pas la seule à profiter de la protection physique fournie par la compaction du sol. Pour comparer l'effet de deux densités apparentes sur la minéralisation d'azote, Breland et Hansen (1995) ont incubé du fumier et des débris de trèfle blanc dans un sol sableux cultivé avec de *Lolium multiflorum*. La densité apparente élevée du sol ($1,4 \text{ g cm}^{-3}$) induit une baisse de la minéralisation d'azote par rapport à une densité apparente de l'ordre de $1,1 \text{ g cm}^{-3}$. Cet effet négatif de la compaction sur la minéralisation était plus fort avec l'augmentation de l'humidité du sol. La diminution de la minéralisation s'explique par la diminution de la taille des pores accessibles pour les nématodes ($>30 \mu\text{m}$) qui se nourrissent sur les bactéries et les champignons, ce qui réduit le turnover d'azote.

Par ailleurs, Rasiah (1999) a observé un effet stimulant de la compaction du sol sur la minéralisation. Par rapport au sol non amendé, l'incubation des débris de trèfle rouge pendant 70 jours induit une augmentation de la minéralisation d'azote de l'ordre de 31% dans le sol à forte densité apparente ($1,43 \text{ g cm}^{-3}$) et de l'ordre de 22% dans le sol légèrement compacté ($1,28 \text{ g cm}^{-3}$). De même pour le carbone, la compaction du sol a amoindri la minéralisation du carbone (De Neve et Hofman, 2000). Cependant, les pools labiles de matière organique sont plus sensibles à ce facteur que la matière organique stable. Rasiah et Kay (1998) ont trouvé que la compaction du sol réduit plus la minéralisation du carbone et de l'azote issus des résidus fraîchement apportés au sol que la fraction organique stable. L'ensemble de ces résultats suggère une protection physique que le sol compacté exerce vis-à-vis des apports organiques récents.

1.3.3. Méthodes d'estimation de la biomasse microbienne

La quantification de la biomasse microbienne du sol est indispensable pour comprendre les relations plante-sol-microorganismes et le fonctionnement de l'écosystème en général. La biomasse microbienne du sol peut être évaluée directement en comptant toutes les cellules bactériennes et les spores de champignons ou indirectement via la détermination de l'activité biologique du sol.

- Méthodes directes

Ces méthodes reposent sur le dénombrement de cellules bactériennes et de spores de champignons. L'observation au microscope est l'application directe de ces méthodes. Cette

opération permet de déterminer des volumes de bactéries et de champignons et calculer les masses correspondantes.

Outre son caractère fastidieux, cette procédure a l'inconvénient de ne pas distinguer les organismes vivants de ceux qui sont morts. L'imprécision de ces méthodes est très grande et elles ne sont guère utilisées pour des calculs de biomasse.

- Méthodes indirectes

Ces méthodes reposent sur l'hypothèse qu'il existe une relation directe entre l'activité et la biomasse microbiennes. De ce fait, elles ne prennent en compte que les organismes vivants. Parmi ces techniques on trouve des méthodes qui dosent le carbone minéralisé, l'ATP ou l'ammonification de l'arginine. Une synthèse de ces méthodes a été réalisée par Martens (1995). Les deux méthodes suivantes sont les plus couramment utilisées :

Fumigation-incubation : développée par Jenkinson et Powlson (1976). Les microorganismes du sol sont tués par une fumigation au chloroforme qui détruit la perméabilité sélective des membranes des cellules dont le contenu devient accessible. Cet échantillon du sol est alors réensemencé avec une petite quantité du sol original. La colonisation de l'échantillon stérilisé se refait très rapidement. Le développement microbien se traduit par un dégagement de gaz carbonique intense, beaucoup plus important que le volume émis par un échantillon de sol identique non soumis à une fumigation préalable. Cet accroissement est attribué à l'utilisation, par les microorganismes réensemencés, de la biomasse tuée par la fumigation. Une partie seulement du carbone de la biomasse est minéralisée et transformée en dioxyde de carbone, le reste étant incorporé dans la biomasse néoformée.

Fumigation-extraction : mise au point par Vance *et al.* (1987). Elle consiste à doser, après fumigation par le chloroforme, le carbone organique provenant de la biomasse microbienne lysée (Joergensen, 1995). L'avantage de cette méthode réside dans sa rapidité par rapport à la méthode précédente. Par contre, la réponse de microorganismes à la fumigation par le chloroforme n'est pas toujours constante. Hu et Van Bruggen (1998) ont rapporté que la fumigation est plus efficace sur les bactéries actives par rapport aux bactéries moins actives. De même, les différents types de microorganismes ne réagissent pas de la même façon à la

fumigation. Le chloroforme tue 82-89% de bactéries présentes dans un sol argileux alors que son efficacité atteint 99% sur les champignons (Lynch et Panting, 1980).

La microflore du sol est fortement sensible aux conditions environnementales et à l'intervention de l'homme. Les substrats carbonés libérés par le système racinaire sont nécessaires pour la survie des microorganismes du sol. La compaction du sol, en augmentant la quantité d'exsudats, stimule l'activité microbienne du sol. De plus, la compaction du sol exerce un effet physique protecteur vis-à-vis de la microflore du sol.

2. EXSUDATION RACINAIRE

La présence de la plante dans le sol induit des changements dans les propriétés de son environnement. De même, ce milieu exerce un effet sur la croissance des plantes.

L'accroissement considérable des populations microbiennes dans la rhizosphère s'explique par la présence, dans cette région, de substrats énergétiques abondants. Un très grand nombre d'études, réalisées surtout avec des graminées annuelles, mais aussi avec quelques autres plantes annuelles ou pérennes, a montré qu'en effet, les racines sont à l'origine d'un flux important de carbone et d'azote vers le sol.

Les racines représentent des puits importants pour le carbone fixé durant le processus de photosynthèse. D'après Helal et Sauerbeck (1984), la fraction du carbone alloué aux racines de maïs âgé de 25 jours est de l'ordre de 42% du carbone fixé. L'importance de ces transferts varie selon les plantes, selon leur stade de développement et selon les conditions extérieures. Une partie des photosynthétats dirigés vers les racines est utilisée pour assurer le développement du système souterrain alors que l'autre partie (13% du carbone total fixé) est exsudée dans le sol sous forme du gaz carbonique et d'autres produits carbonés (Helal et Sauerbeck, 1984).

Le terme exsudation est souvent employé abusivement comme synonyme de rhizodéposition. En effet, l'ensemble des composés carbonés libérés par les racines dans le sol est désigné par le terme rhizodépôts. Ces composés ont une nature très diverse et ils résultent des processus différents. Voici les principaux composés libérés par les racines regroupés selon leur nature (d'après Rovira *et al.*, 1979):

- Exsudats : l'exsudation désigne en fait la diffusion passive des composés de faible masse moléculaire (sucres, acides aminés, vitamines, régulateurs de croissance) dans les espaces intercellulaires (apoplasme) et migrant vers la surface racinaire. Le rejet de ces composés ne résulte pas des processus métaboliques.
- Sécrétions et excréctions : concerne des composés de haute masse moléculaire (enzymes ou acides organiques) libérés suite aux processus métaboliques.
- Lysats : l'autolyse des cellules de l'épiderme est un processus assez fréquent. Les parois cellulaires sont digérées par les microorganismes et les cellules deviennent

fortement colonisées par les microorganismes. En effet, les cellules desquamées représentent un apport parfois très important de matière organique.

- Libération de composés gazeux : composés volatils de faible masse moléculaire (éthylène, CO₂).

- Mucilage : des exsudats non solubles composés essentiellement de polysaccharides et des acides galacturoniques avec une petite fraction de protéines. Les mucilages sont partiellement granulaires, partiellement fibrillaires et de haute masse moléculaire. Ils proviennent de plusieurs sources telles que l'appareil de Golgi dans les cellules de la coiffe et les poils absorbants. Le mucilage est produit par la dégradation des parois cellulaires primaires des cellules mortes de l'épiderme.

- Mucigel : ce terme concerne le matériel gélatineux qui se trouve à la surface des racines dans le sol. A côté des mucilages naturels et modifiés, le mucigel comprend les cellules bactériennes et leurs produits métaboliques liés avec des colloïdes de sol.

Dans cette étude, le terme "exsudation" désignera la libération du carbone sous formes d'exsudats *sensu stricto*, de sécrétions, de mucilages et de mucigel.

2.1. Importance des rhizodépôts

Les rhizodépôts jouent un rôle lubrifiant qui facilite la pénétration racinaire dans le sol (Samtsevich, 1965 ; Atwell, 1993). Ils peuvent aussi mobiliser certains éléments minéraux directement par l'acidification de la rhizosphère, la solubilisation des cations absorbés ou précipités et la sécrétion des agents chélateurs. D'autre part, le mucilage issu des racines de maïs joue un rôle dans l'agrégation du sol (Habib *et al.*, 1990 ; Traore *et al.*, 2000). En effet, l'adsorption des mucilages sur les argiles se termine par la formation des microstructures qui représentent la première étape de la formation des agrégats stables du sol. De même, Morel *et al.* (1991) ont trouvé que la libération du mucilage par les racines de maïs augmente la stabilité des agrégats de sol. Cet effet s'observe immédiatement après l'incorporation des exsudats racinaires dans le sol et indépendamment de l'activité microbienne. Le mucilage sécrété par les racines de maïs est rapidement colonisé et dégradé par les bactéries (Guckert *et al.*, 1975), ce qui se traduit par une activité microbienne intense autour des racines (cf. paragraphe 1.3.1 du même chapitre).

2.2. Compaction du sol et exsudation racinaire

Sauerbeck et Helal (1986) ont trouvé une augmentation de la part d'assimilats allouée aux compartiments souterrains dans un sol compacté. La quantité de carbone utilisée par mètre de racine a été doublée en modifiant la densité apparente de $1,2 \text{ g cm}^{-3}$ à $1,5 \text{ g cm}^{-3}$. Cependant, la fraction du ^{14}C qui se trouve dans le système racinaire par rapport au ^{14}C total diminue avec l'augmentation de la densité apparente, alors que la partie perdue sous forme de $^{14}\text{CO}_2$ et celle qui reste dans le sol augmentent fortement (Sauerbeck et Helal, 1986).

L'effet de la compaction du sol sur l'exsudation racinaire a été aussi étudié en culture hydroponique. Dans ces conditions, on peut simuler les effets de la compaction du sol par des petites billes de verre qui exercent une contrainte mécanique sur le système racinaire. Les milieux hydroponiques permettent surtout de travailler en conditions stériles, ce qui permet de récupérer des exsudats racinaires non dégradés. En conditions hydroponiques et stériles, Barber et Gunn (1974) ont constaté que les billes de verre stimulent l'exsudation des hydrates de carbone et des acides aminés chez le maïs. Schönwitz et Ziegler (1982) ont trouvé que la quantité de sucres et de vitamines exsudés par les racines d'un maïs jeune (7 jours) est triplée en présence de la contrainte mécanique (diamètre de billes de 2 mm). Bœuf-Tremblay *et al.* (1995) ont aussi rapporté que l'application d'une contrainte mécanique (diamètre de billes de 1 mm) induit une augmentation de la quantité de composés organiques et inorganiques exsudée par le système racinaire de maïs. En effet, la quantité d'exsudats solubles rejetés par gramme de matière sèche des racines a été multipliée par quatre dans les conditions de contrainte mécanique imposée sur des plantes au stade 5 à 6 feuilles visibles. Plus récemment, et encore en conditions hydroponiques et stériles, Groleau-Renaud *et al.* (1998a) ont rapporté qu'une contrainte mécanique (diamètre de billes de 1 mm) imposée sur les racines provoque une augmentation du carbone exsudé par gramme de carbone de racines.

D'autre part, la compaction du sol induit des modifications qualitatives des exsudats. Schönwitz et Ziegler (1982) ont montré que la modification engendrée par la contrainte mécanique varie entre les différents sucres et vitamines. La concentration de sucres et de vitamines dans les exsudats diminue pour les plantes influencées par la contrainte mécanique. L'altération de la composition des exsudats racinaires a été rapportée aussi par Bœuf-Tremblay *et al.* (1995). Ces auteurs ont trouvé une forte augmentation de la teneur en azote des exsudats solubles dans le cas des plantes ayant subi la contrainte mécanique. Cette teneur

a été triplée au stade 3 à 4 feuilles visibles, alors qu'elle a été multipliée par sept au stade 6 à 7 feuilles visibles. Cependant, la teneur en carbone des exsudats hydrosolubles subit une forte chute sous l'influence de la contrainte mécanique. Ces modifications ont induit une chute de la valeur du ratio C/N des exsudats de 12,2 à 2 (Boeuf-Tremblay, 1995).

Toutefois, des réponses différentes sont enregistrées en cas des plantes de blé et d'orge cultivées sur un sol compacté. Ces différences sont attribuées à une variabilité génétique qui existe entre les différents génotypes de la même espèce (Masle, 1992a).

2.3. Autres facteurs affectant l'exsudation racinaire

L'exsudation racinaire est un processus qui dépend des relations sources-puits et qui implique des processus actifs et passifs. Elle est fonction de plusieurs facteurs biotiques et abiotiques. Certains facteurs sont relatifs à la plante alors que d'autres sont liés au milieu et aux conditions environnementales.

Toutefois, il convient de remarquer l'existence d'une variabilité importante entre les données de répartition de carbone entre les différentes études étant donné la différence au niveau des conditions de culture et des méthodes expérimentales.

2.3.1. Facteurs liés à la plante

◇ Espèce

Liljeroth *et al.* (1994) ont comparé l'exsudation racinaire chez le blé et le maïs cultivées en conditions contrôlées. Ils ont trouvé que la proportion du carbone alloué au système racinaire par rapport au ^{14}C fixé est plus grande dans le cas des plantes de blé. D'autre part, la biomasse des parties aériennes du maïs est plus grande que celle du blé, ce qui représente un facteur de compensation en terme de quantité. Davenport et Thomas (1988) ont comparé la répartition du carbone chez le maïs (*Zea mays* L.) et le brome (*Bromus inermis* Leyss.) sur deux ans. Ils ont trouvé que sur un cycle de culture, 90% du carbone fixé reste dans la partie aérienne du maïs par rapport à 60% chez le brome. En effet, le brome possède un système racinaire 5 fois plus grand que celui du maïs. Par conséquent, la rhizodéposition était deux fois plus importante chez le premier par rapport au deuxième.

Tableau 1.2. Répartition de la radioactivité (en pourcentage de la radioactivité totale retrouvée) entre les différents compartiments du système maïs-sol en fonction de l'âge des plantes (d'après les données de Helal et Sauerbeck, 1986(a) ; Liljeroth *et al.*, 1994(b) ; Merckx *et al.*, 1986(c) ; Qian *et al.*, 1997(d)). Dans les travaux de Liljeroth *et al.* (1994) et de Qian *et al.* (1997), la fraction de carbone respirée est sommée avec celle retrouvée dans le sol.

<u>Age des plantes (jours)</u>	<u>28c</u>	<u>28d</u>	<u>30a</u>	<u>42c</u>	<u>44b</u>	<u>56d</u>	<u>57b</u>	<u>84d</u>	<u>112d</u>
Parties aériennes	69,2	66,7	57	70,6	66,2	73,5	74,4	77,5	81,5
Compartiments souterrains (somme)	30,8	33,3	43	29,4	33,8	26,5	25,6	22,5	19,5
dont									
racines	27,2	21,2	24	27,8	20,1	19	14	16,8	14,3
sol	3,6	12,1	3	1,5	13,7	7,5	11,6	5,7	5,2
CO ₂ (respiration rhizosphérique)			16						

La distribution du carbone fixé durant la photosynthèse entre les différents compartiments d'un système plante-sol est relativement stable d'une graminée à une autre. Gregory et Atwell (1991) ont trouvé que le blé et l'orge possèdent des modalités comparables de répartition d'assimilats.

◇ Age des plantes

Les modalités d'allocation des composés carbonés issus de la photosynthèse aux différents puits ne sont pas constantes au cours du cycle de croissance du végétal. La fraction retenue dans les parties aériennes augmente avec le vieillissement des plantes (Tableau 1.2). Comme l'exsudation est directement liée au carbone des racines (Xu et Juma, 1994), la diminution de la part du carbone allouée au système souterrain se traduit par une baisse de la fraction de carbone rejetée dans le sol.

Chez le maïs, Helal et Sauerbeck (1986) ont observé qu'à 30 jours de culture 43% du ^{14}C fixé est alloué aux racines (Tableau 1.2). Le $^{14}\text{CO}_2$ qui résulte de la respiration racinaire et de la décomposition de la matière organique représente 38% de cette quantité (soit environ 16% du ^{14}C fixé). A ce stade de culture, 7% du carbone transporté aux racines (3% du ^{14}C fixé) reste dans le sol sous forme de métabolites et de masse microbienne. Une diminution de cette fraction est observée aux stades de récoltes suivants. A l'âge de 44 jours, 33,8% du carbone photosynthétisé est transporté vers les racines contre seulement 25,6% à l'âge de 57 jours (Liljeroth *et al.*, 1994). La fraction libérée dans le sol (^{14}C du sol plus $^{14}\text{CO}_2$ issu de la respiration des racines et du sol) représente 13,7% du carbone fixé à l'âge de 44 jours contre 11,6% à l'âge de 57 jours.

De même, Qian *et al.* (1997) ont étudié les cinétiques de répartition du carbone chez des plantes de maïs cultivées sur un sol limoneux en conditions contrôlées. La fraction du carbone libéré dans le sol diminue constamment avec le vieillissement des plantes. Pour les plantes âgées de 4 semaines, cette fraction est de l'ordre de 12,1% du carbone total fixé (soit 36,6% du carbone transporté vers les compartiments souterrains). Cette fraction diminue pour représenter 7,5, 5,7 et 5,2% du carbone total fixé à 8, 12 et 16 semaines de culture, respectivement.

Des tendances similaires ont été observées chez le blé. A l'âge de 6 semaines, une proportion de 50% du carbone photosynthétisé par les parties aériennes est transportée vers les parties racinaires dont une quantité allant jusqu'à la moitié se retrouve dans le sol (Merckx *et al.*, 1985 ; Keith *et al.*, 1986 ; Liljeroth *et al.*, 1994). Au stade 57 jours, 40% du ^{14}C photosynthétisé rentre dans le compartiment souterrain dont 56,7% est rejeté dans le sol. Toujours chez des plants de blé, Keith *et al.* (1986) ont observé que la proportion du ^{14}C qui reste dans le compartiment aérien atteint 90% à 14 semaines de culture. Après l'anthèse, seulement 5% du ^{14}C fixé par les plantes de blé et d'orge est transporté au système racinaire (Gregory et Atwell, 1991).

En travaillant sur des plants de maïs cultivés en conditions hydroponiques et stérile, Bœuf-Tremblay *et al.* (1994) ont trouvé une forte réduction de la quantité d'exsudats solubles avec l'augmentation de l'âge des plantes. Cette quantité est maximale à l'âge de 7 jours après la germination, une diminution de 30 et de 55% est enregistrée dans le cas des plantes ayant un âge de 12 et de 20 jours, respectivement. De plus, Bœuf-Tremblay *et al.* (1995) ont observé une exsudation plus intensive dans le cas des plantes jeunes (3 à 4 feuilles visibles) par rapport aux plantes ayant 5 à 6 feuilles visibles. En revanche, ils ont observé que la quantité de mucilages (exsudats non solubles) exsudée augmente légèrement avec le vieillissement des plantes.

◇ Morphologie des plantes

Xu et Juma (1994) ont étudié les liens entre, d'une part, le carbone des parties aériennes, celui des racines et la longueur racinaire et la quantité du carbone exsudé chez deux cultivars d'orge. Ils ont trouvé que la longueur racinaire, parmi les facteurs mentionnés, joue le rôle le plus important dans l'exsudation racinaire. De leur part, Groleau-Renaud *et al.* (1998a) ont suggéré que l'exsudation racinaire est mieux corrélée avec le nombre de racines qu'avec d'autres paramètres morphologiques telle que la biomasse racinaire.

2.3.2. Facteurs liés à l'environnement

◇ Présence de microorganismes

En général, la présence de la microflore du sol stimule l'exsudation racinaire. Martin (1977) a rapporté que dans un sol stérile, le pourcentage du ^{14}C alloué aux racines par rapport au ^{14}C fixé est de 14,3% alors que ce rapport est de 22,6% dans le cas d'un sol non stérilisé.

Par conséquent, étant donné que la quantité du carbone libéré dans le sol est proportionnelle à la quantité transférée aux racines, cette augmentation doit se traduire sur la quantité d'exsudats. Barber et Martin (1976) ont trouvé qu'en conditions stériles, 5-10% de carbone assimilé est libéré par les racines, alors que cette fraction est de 12-18% en présence de microorganismes. De même, la présence de *Pseudomonas putida* induit un doublement de la quantité d'exsudats libérés par les plantes de blé (Prikryl et Vancura, 1980). Par comparaison avec des plantes du maïs cultivées stérilement, les plantes inoculées par *Enterobacter agglomerans* ont exsudé une quantité plus grande des hydrates de carbone dans la fraction soluble des exsudats (Laheurte *et al.*, 1990).

Groleau Renaud *et al.* (1998b) ont trouvé que la quantité d'exsudats solubles a été multipliée par 4 lorsque des plantes de maïs sont cultivées dans un milieu non stérile par rapport à un milieu axénique. Cet effet stimulant des microorganismes s'observe sur les exsudats solubles mais aussi sur le mucilage.

◇ Milieu de culture

La nature du milieu de culture exerce un effet sur l'exsudation racinaire. Merckx *et al.* (1985) ont rapporté que la répartition du carbone au sein de la plante de blé est influencée par la texture du sol. A l'âge de 6 semaines, le pourcentage du carbone libéré dans un sol sableux par rapport au carbone total fixé est de l'ordre de 20,7% alors qu'il ne représente que 15% dans le cas d'un sol limoneux argileux (Merckx *et al.*, 1985). De même, la proportion d'assimilats alloués aux racines est toujours plus grande dans le cas du sol sableux. Ces résultats montrent qu'il faut être prudent lorsqu'il s'agit d'étudier l'exsudation racinaire en conditions artificielles (hydroponie par exemple) car ces conditions ne reflètent pas ce qui se passe en conditions de sol.

En culture hydroponique de maïs âgé de 12 jours, Groleau-Renaud *et al.* (2000) ont montré que la composition de la solution de culture a influé sur la quantité d'exsudats solubles. Cette quantité était maximale lorsque le maïs était cultivé dans une solution de KCl par rapport à la solution nutritive ou à l'eau déminéralisée.

◇ Nutrition des plantes

Chez le blé et le maïs, Liljeroth *et al.* (1994) ont trouvé que l'amélioration de la nutrition azotée induit une augmentation de la fraction du carbone libéré dans le sol par rapport au carbone alloué aux racines qui diminue avec l'augmentation du niveau d'azote dans le sol. Cette augmentation de l'exsudation peut être due à l'accélération de la respiration racinaire nécessaire pour prélever l'azote. Ces résultats montrent que le système racinaire investit moins de carbone dans les processus relatifs au maintien et au développement par rapport au processus de prélèvement des minéraux.

La composition des exsudats pourrait être aussi influencée par la nutrition minérale des plantes. Jones et Darrah (1995) ont observé une très forte augmentation de la quantité de malate et de citrate exsudée par des plantes de maïs ayant subi un stress nutritif.

◇ Niveau hydrique du sol

La photosynthèse est un processus sensible aux potentiels hydriques du sol et de la plante. Un stress hydrique modéré ralentit le rythme de la photosynthèse suite à la fermeture des stomates (Chaves, 1991). De même, Brevedan et Hodges (1973) ont appliqué un stress hydrique aux plantes de maïs par la destruction d'une partie du système racinaire (root pruning en anglais). Ils ont mis en évidence une diminution de l'assimilation du carbone de l'ordre de 17% dans le cas des plantes stressés.

Dans le cas des plantes de blé subissant un niveau hydrique limitant, la répartition de carbone est modifiée en faveur du système racinaire afin que la plante puisse mieux exploiter les ressources en eau existantes (Kalapos *et al.*, 1996). Par contre, la proportion du carbone exsudé diminue dans le cas des plantes de blé stressées par rapport aux plantes bien arrosées (Gregory *et al.*, 1997). Dans une synthèse bibliographique, Gregory *et al.* (1997) remarquent que le moindre stress au niveau de l'environnement des racines modifie la répartition des assimilats en faveur du système souterrain.

◇ Température

La température basse (10-15°C) augmente l'exsudation racinaire chez le blé (Martin et Kemp, 1980). De même, Vancura (1967) a rapporté une augmentation de la quantité d'exsudats libérés par les racines de maïs en diminuant la température de 19 à 5°C. Il a aussi

trouvé que cette température basse induit l'exsudation de 3 nouveaux sucres qui ne sont pas exsudés à 19°C. D'autre part, une température élevée peut modifier l'exsudation racinaire. Une augmentation de l'exsudation est enregistrée chez les racines des plantes de tomate cultivées à température élevée (21/31°C) (Rovira, 1959).

◇ pH

McDougall (1970) a montré que les racines du blé exsudent d'une façon plus intensive à pH de 5,9 qu'à pH de 6,4. De plus, elle a rapporté que les exsudats, à leur tour, peuvent altérer le pH du milieu, ce qui peut influencer la libération de produits carbonés dans le sol.

◇ Lumière

Moorby *et al.* (1974) ont indiqué que l'augmentation de l'intensité lumineuse induit une forte augmentation de la vitesse de transport des assimilats chez le maïs. Cette observation est en accord avec l'argument basé sur la présence d'un gradient de concentration entre les sources et les puits. Ce gradient est plus important pendant le jour car il y a une accumulation des photosynthétats dans les feuilles. Le gradient de concentration induit une accélération du transport d'assimilats vers les puits par diffusion. Par conséquent, cette accélération se traduit par une augmentation de la quantité du carbone dirigé vers les racines.

Rovira (1959) a étudié l'effet de l'intensité lumineuse sur l'exsudation racinaire chez le trèfle et la tomate. Il a rapporté que la modification de ce paramètre peut changer quantitativement la composition des exsudats. En effet, la quantité de serine, d'acide glutamique et de α -alanine présents dans les exsudats du trèfle subit une baisse avec la diminution de l'intensité lumineuse. Cependant, l'effet de ce facteur sur les exsudats de la tomate est différent de celui sur les exsudats du trèfle. Une intensité lumineuse faible réduit la quantité d'acide aspartique, d'acide glutamique, de phénylanine et de leucine dans les exsudats racinaires de la tomate alors que la quantité de serine et d'asparagine augmente. Cette modification est attribuée à un effet de la lumière sur la nutrition minérale qui induit une accumulation des acides aminés dans les parties aériennes. Par conséquent, il est probable que le niveau des acides aminés dans les racines (et donc dans les exsudats) soit affecté (Rovira, 1959).

◇ **Concentration atmosphérique en CO₂**

Selon Masle (1992b), l'augmentation de la teneur atmosphérique en gaz carbonique devrait améliorer la performance des plantes subissant un stress hydrique ou une contrainte mécanique. Deux explications sont possibles. D'une part, une concentration élevée en gaz carbonique induit une augmentation de la photosynthèse augmentant ainsi la quantité des assimilats disponibles pour la croissance et pour le maintien de la pression osmotique. Deuxièmement, la chute de la conductance stomatique permet de garder des potentiels hydriques élevés à un niveau hydrique (du sol) donné. Par conséquent, l'augmentation du rythme de photosynthèse se traduit par une augmentation de la quantité de carbone libérée dans le sol.

Chez le blé, l'amélioration de l'activité photosynthétique provoquée par une concentration en CO₂ de 700 ppm induit une augmentation de la masse totale des parties aériennes et racinaires (Cheng et Johnson, 1998). Cependant, la répartition relative d'assimilats entre les différents compartiments n'est pas altérée (Kuikman *et al.*, 1990 ; Cheng et Johnson, 1998). Le doublement de la concentration atmosphérique du gaz carbonique induit une augmentation de l'ordre de 60% de la quantité du carbone soluble issu de l'exsudation racinaire présent dans le sol rhizosphérique. Une forte augmentation de la respiration rhizosphérique est aussi documentée pour la même raison. Cette augmentation est proportionnelle à l'augmentation au niveau de la fixation du gaz carbonique (Cheng et Johnson, 1998).

Les exsudats racinaires représentent une source très importante de matière organique du sol. La nature et la quantité des exsudats différent suivant l'espèce et l'âge de la plante. La présence des microorganismes stimule l'exsudation racinaire. La contrainte mécanique, comme d'autres stress (thermique, nutritif), modifie qualitativement et quantitativement les exsudats racinaires. La compaction du sol augmente la fraction de carbone allouée aux racines et celle libérée sous forme d'exsudats. D'autre part, le stress hydrique induit une augmentation du carbone investi dans les racines sans que cela se traduise par une stimulation de l'exsudation.

D'une façon générale, les facteurs stimulant la croissance (niveau élevé de CO₂, nutrition minérale satisfaisante) provoquent une augmentation de l'exsudation racinaire.

3. MODELISATION DES EFFETS DE LA COMPACTION DU SOL

L'impact de la compaction du sol est fonction des propriétés du sol, de l'espèce cultivé et des conditions climatiques. La compréhension des effets de la compaction sur le sol et les végétaux représente un enjeu scientifique alors que la prévision des effets sur le rendement des cultures est indispensable au plan agroéconomique.

Un écosystème est extrêmement complexe et il est trop difficile, et parfois impossible, de l'étudier sans le simplifier ou décomposer. C'est là où la notion de modèle intervient. Ainsi, la modélisation est une simplification de la réalité. Le modèle sert à décrire et/ou de prédire le fonctionnement d'un système à un instant donné et dans des conditions données. La mise en équations mathématiques des différentes relations qui lient la densité apparente du sol aux facteurs du sol et du climat est ainsi une étape qui facilite l'identification des conséquences relatives à la modulation d'un de ces facteurs sur le système entier.

Un modèle peut être défini à l'échelle d'un organe, d'une plante ou à l'échelle du peuplement. Des modèles conçus pour des fins agronomiques comme CERES-Maize (Jones et Kiniry, 1986) ou encore Corngro (Tscheschke et Gilley, 1979) permettent de simuler la croissance et de prédire le rendement à l'échelle d'une culture du maïs. Le modèle CERES-Maize se base principalement sur le cumul des sommes de température nécessaires pour atteindre chaque phase au cours du développement d'une culture de maïs. Il est composé de plusieurs sous-modèles qui calculent la transpiration du peuplement végétal, le bilan hydrique du sol, l'accroissement de surface foliaire du couvert et la production et répartition de matière sèche. Le modèle simule les effets des conditions climatiques, de l'eau du sol, de l'azote et du cultivar sur la croissance et le rendement. Des modèles similaires ont été élaborés pour simuler la croissance et le rendement des légumineuses. Boote *et al.* (1998) ont mis au point un modèle mathématique qui prend en compte le développement des cultures, le bilan carboné, le bilan azoté dans la plante et dans le sol ainsi que le bilan hydrique. Ces modèles de simulation de la croissance à l'échelle de la culture ont des entrées pour les variables climatiques qui peuvent intervenir pendant la saison et influencer la croissance et/ou le rendement de la culture.

Une autre partie des modèles concerne un aspect particulier du fonctionnement de la plante. Grant (1989) a construit un modèle qui permet de simuler l'assimilation du carbone et la répartition d'assimilats entre les différents compartiments. Il existe des modèles partiels qui sont limités à un organe de la plante. Les modèles qui simulent la croissance du système souterrain sans prendre en compte les parties aériennes y figurent. Dans cette catégorie, on peut trouver des modèles qui traitent l'architecture racinaire (Chikushi et Hirota, 1998 ; Pagès et Aries, 1988). Pagès et Pellerin (1996) ont élaboré un modèle tridimensionnel qui permet de décrire la colonisation du sol par le système racinaire du maïs. Ils ont proposé que les racines s'allongent selon une fonction monomoléculaire du temps thermique :

$$L=A(1-e^{-bT})$$

Où

L : longueur de la racine

A : longueur racinaire finale

b : paramètre de vitesse (rate parameter)

T : temps thermique nécessaire pour l'émergence.

La confrontation des résultats calculés par le modèle avec ceux obtenus au champ montre la nécessité de prendre en compte certains facteurs tels que la densité apparente du sol et son état hydrique.

Certains modèles intègrent la contrainte mécanique que la racine peut rencontrer étant donnée que l'élongation racinaire est un paramètre fortement sensible aux conditions du milieu. McCoy (1991) a développé un modèle mathématique qui permet de calculer l'élongation racinaire en fonction de plusieurs facteurs parmi lesquels on trouve la contrainte mécanique qu'un sol peut exercer sur le système racinaire.

De leur part, Veen et Boone (1990) ont étudié l'effet de la résistance du sol et de son potentiel hydrique sur la croissance des racines séminales de maïs. Ils ont défini la relation selon la formule suivante :

$$R=m(\varphi_0 - \pi_i - W_c - \sigma)$$

Où

- R : le rythme d'élongation cellulaire (cm jour^{-1}),
 m : le facteur d'extensibilité ($\text{cm jour}^{-1} \text{kPa}^{-1}$),
 φ_0 : le potentiel hydrique à l'extérieur de la racine (kPa),
 π_i : le potentiel osmotique de la solution cellulaire (kPa),
 W_c : la pression cellulaire critique qui doit être affranchi pour que l'élongation soit possible (kPa), et
 σ : la résistance mécanique issue du sol au contact de la racine.

De même, Grant (1993) a développé un modèle compréhensif qui simule la croissance racinaire en fonction des facteurs du sol. Il a pris en considération l'effet de la résistance du sol à la pénétration en plus d'autres propriétés du sol. Toutefois, ce modèle a besoin d'être intégré dans un modèle de simulation du fonctionnement à l'échelle de la plante entière. Il convient aussi de noter que ce modèle n'estime ni l'exsudation racinaire ni la microflore du sol.

D'autres modèles qui évaluent la force rencontrée par les racines sont analysés par Bengough et Mullins (1990). Toutefois, ces modèles prennent en compte le système racinaire à part des organes aériens. La microflore du sol est aussi négligée dans ce genre de modèles.

Il existe de nombreux modèles qui simulent les processus du végétal de l'échelle de l'organe jusqu'à l'échelle du peuplement. Les modèles d'architecture racinaire ont besoin d'être couplés avec d'autres modèles qui simulent la croissance des parties aériennes afin qu'ils soient plus proches de la réalité. Cependant, l'introduction des facteurs comme la résistance du sol et des variables comme la biomasse microbienne du sol semble indispensable pour comprendre le fonctionnement global d'un écosystème. Les données concernant l'effet de la compaction du sol sur l'exsudation racinaire et la biomasse microbienne du sol sont rares. C'est pourquoi il est nécessaire d'accumuler des connaissances sur ces aspects avant de pouvoir élaborer des modèles encore plus compréhensifs.

4. CONCLUSIONS

La compaction du sol augmente la densité apparente du sol et réduit sa porosité et sa perméabilité à l'air et à l'eau. Cette contrainte ralentit le développement des plantes, estimé par le nombre des feuilles visibles. Cet effet sur le stade foliaire se traduit par une diminution de la hauteur du végétal, de la surface foliaire et de la biomasse des parties aériennes en sol compacté. Les effets sur le système racinaire sont encore plus prononcés. La longueur racinaire subit une forte chute due à la résistance mécanique élevée du sol. De plus, la biomasse des parties racinaires est fortement réduite dans le cas des plantes compactées. D'autre part, la compaction du sol stimule l'exsudation racinaire et induit, par la suite, une augmentation de l'activité microbienne.

Des travaux nombreux ont été menés pour étudier les effets de la compaction du sol sur les propriétés physico-chimiques du sol et sur la plante. Toutefois, ces études sont souvent partielles car elles se sont limitées à une ou plusieurs composante(s) du système maïs-sol-microorganismes. Nous pouvons trouver des modèles qui simulent l'effet de la compaction du sol sur l'architecture racinaire mais sans parler des organes aériens. Des éléments importants tels que l'exsudation racinaire ou la biomasse microbienne ont été étudiés sans les relier à d'autres paramètres relatifs à la croissance et au développement des plantes.

D'autre part, la plupart des travaux sont effectués sur des plantes jeunes qui ne dépassent pas l'âge de trois semaines. Dans ces conditions, il est difficile de suivre la croissance du maïs sous l'influence de la compaction du sol à long terme ou d'extrapoler les résultats sur des plantes plus âgées.

La modélisation des effets de la compaction du sol sur le système maïs-sol-microorganismes nécessite l'acquisition de données sur les flux entrants, les flux sortants et la répartition des flux entre les composantes du système. Dans ce contexte, nous allons étudier les effets de la compaction du sol sur le fonctionnement du système maïs-sol-microorganismes. Cette étude a été conduite sur plusieurs séries des plantes en phase de croissance végétative ainsi que sur une série des plantes en phase de floraison mâle. L'objectif de ce travail est de quantifier les flux entrants et sortants du système ainsi que la répartition du carbone dans les différents compartiments en fonction de la compaction du sol et de l'âge des

plantes. En étudiant ce facteur à plusieurs stades de croissance, nous chercherons à apporter des informations sur les cinétiques de répartition des produits carbonés au sein du système.

Matériel et Méthodes

1. Mise en place des expérimentations

1.1. Matériel végétal

Au cours de ce travail nous avons utilisé des semences de maïs (*Zea mays* L.) cultivar DEA, variété demi-précoce obtenue par Pioneer.

En plus de son importance agronomique présentée dans l'introduction, le maïs est connu pour la quantité importante d'exsudats qu'il rejette dans le sol. De plus, c'est une plante largement étudiée ce qui nous permet d'utiliser des informations déjà acquises sur certains aspects morphologique, physiologique et agronomique.

1.2. Substrat de croissance

Le substrat utilisé dans ce travail est un mélange de sol limono-sableux tamisé à 5 mm (cf. annexe 1) et de sable lavé et calibré à 2 mm dans les proportions 2/1 (poids). L'analyse du sol montre que la teneur en carbone total est de l'ordre de 1,90% pour la terre et 1,52% pour le mélange. Le pH à l'eau de la terre est de 8,0.

Ce mélange a été choisi pour trois raisons :

- Le maïs préfère un sol à texture légère à condition d'avoir une alimentation hydrique suffisante, ce qui a influé sur notre choix de substrat.
- D'autre part, ce type de substrat nous permet d'extraire les racines plus facilement que dans un sol à forte teneur en argile.
- Enfin, ce mélange permet de simuler la compaction du sol sans avoir un risque d'asphyxie. En conséquence, ce type de sol permet d'étudier l'influence de la résistance mécanique du sol à la pénétration racinaire.

1.3. Dispositif de culture

Des cylindres en PVC (40 cm de hauteur x 15,5 cm de diamètre) ont été adaptés pour offrir un espace non limitant à la croissance racinaire d'un maïs jusqu'au stade début floraison mâle. Les cylindres ont été fermés par le dessous avec une grille afin d'assurer l'aération du sol. Une couche de gravier (2 à 3 cm) représente une zone tampon entre la grille et le sol (Fig. 2.1).

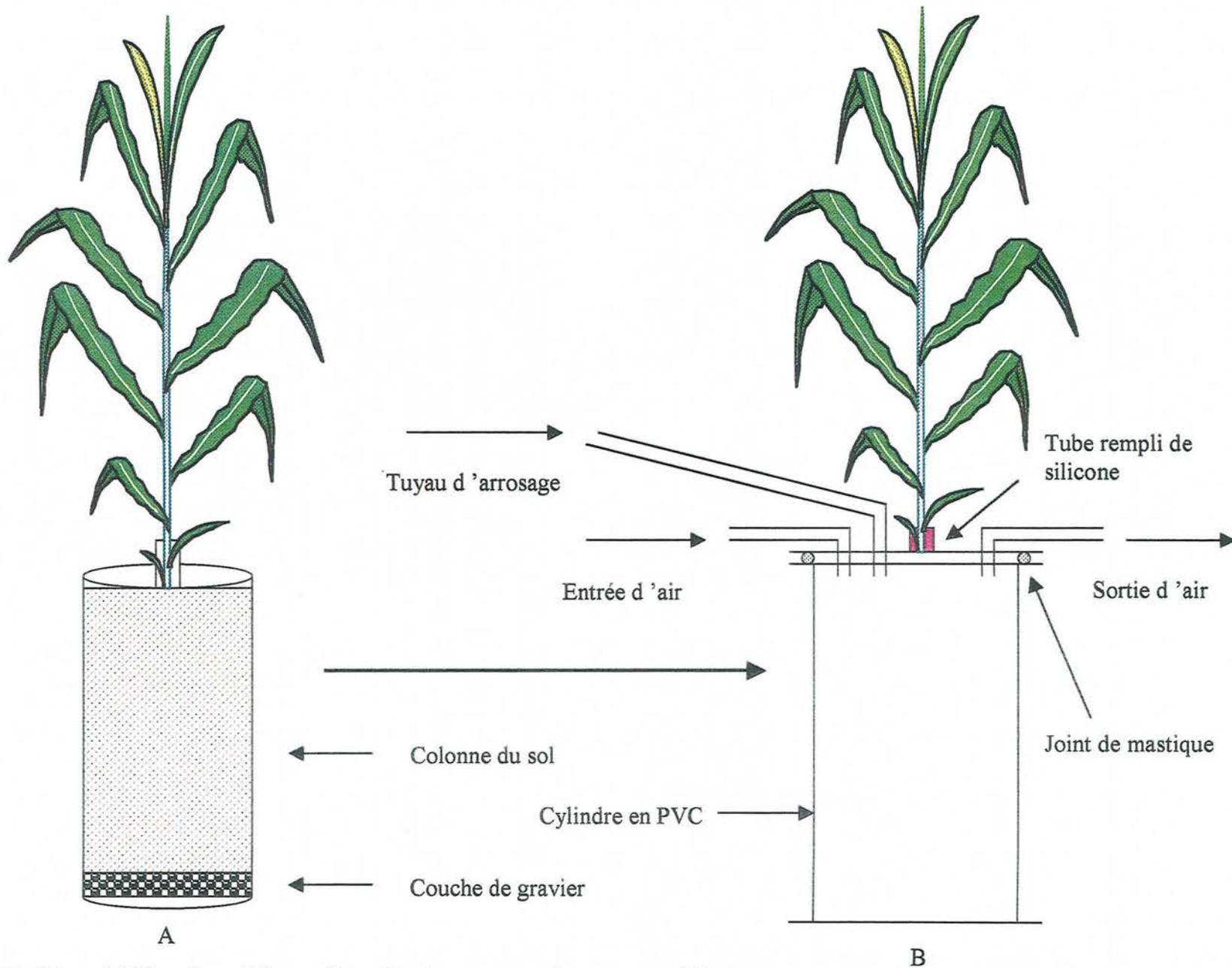


Fig. 2.1. Dispositif de culture (A) et préparation des pots pour le marquage (B).

La masse de terre nécessaire pour préparer une colonne de 35 cm a été calculée pour chaque traitement. Cette quantité est de 8,58 kg pour le sol témoin et 9,57 kg pour le sol compacté. Le substrat a été bien mélangé avec une quantité d'eau équivalente à 15% du poids sec du sol (soit 65% de la capacité au champ du sol non compacté). Des études préliminaires ont montré que ce niveau est optimal pour la croissance de maïs dans nos conditions. Le sol humidifié a été ensuite rempli dans les pots. **Nous avons choisi deux densités apparentes à étudier (1,30 et 1,45 g cm⁻³)** suite à des essais qui ont montré qu'une densité de l'ordre de 1,60 g cm⁻³ était trop forte pour permettre une pénétration racinaire alors que la densité apparente 1,45 g cm⁻³ était capable d'induire des effets de contrainte mécanique sur les plantes. Ainsi, **la densité 1,30 g cm⁻³ représente la densité faible favorable à la croissance racinaire alors que la densité 1,45 g cm⁻³ simule la compaction du sol.**

La pression exercée par le passage d'engins agricoles au champ est instantanée. Afin de reproduire la compaction du sol exercée en conditions de champ, nous avons appliqué une pression modérée de courte durée (quelques minutes) pour obtenir la densité 1,45 g cm⁻³. Une pression exercée par un cric hydraulique (Fig. 2.2) est appliquée au fur et à mesure du remplissage du sol afin d'assurer une compaction homogène des différentes couches du sol. La préparation des pots du traitement sol non compacté n'a nécessité qu'une légère vibration.

1.4. Conditions et mise en culture des plantes

La culture se déroule en chambre de culture (phytotron) avec une humidité relative constante (70%) et une photopériode de 16 heures. La température pendant le jour est de 23°C alors que la température nocturne est de 18°C. L'éclairage est assuré par des lampes fluorescentes (Osram Power Star HQI 400W) avec une intensité lumineuse comprise entre 300 et 350 $\mu\text{mol m}^{-2} \text{s}^{-1}$.

Des semences de maïs sont calibrées entre 0,29 et 0,31 g afin de réduire la variabilité de croissance au départ. Elles sont ensuite stérilisées selon les étapes suivantes pour obtenir des plantules saines:

- rinçage des graines à l'acide sulfurique pur pendant 30 secondes, suivi par trois rinçages à l'eau distillée,
- trempage à l'alcool pendant 5 minutes suivi par trois rinçages à l'eau distillé stérile,



Fig. 2.2. Photo montrant le processus du tassement du sol effectué à l'aide d'un cric hydraulique.

- trempage à l'eau oxygénée (H_2O_2) pendant 30 minutes suivi par trois rinçages à l'eau distillée stérile,
- les semences sont ensuite mises à germer sur des boîtes gélosées (Agar agar 8 g L^{-1}) à l'étuve ($25^\circ C$) pendant 3 jours.

Les plantules les plus homogènes (même longueur du coléoptile et des racines) ont été sélectionnées pour la culture. Au jour de la mise en culture (jour 1), une plantule a été placée dans un trou au centre de chaque pot et les racines ont été couvertes par une petite couche de terre meuble. Le niveau hydrique a été réajusté à 15% et les pots ont été placés aléatoirement dans le phytotron.

La nutrition minérale des plantes est assurée à l'aide de la solution nutritive de Hoagland et Arnon (1938) dont la composition est détaillée dans l'annexe 2. Les pertes hydriques dues à l'évapotranspiration sont estimées par pesées et la solution est rajoutée à la surface du sol. Ces pertes hydriques sont compensées 3 fois par semaine aux stades jeunes et 4 à 5 fois par semaine après 28 jours de culture. Afin d'éliminer toute source d'hétérogénéité, une randomisation des plantes est effectuée après chaque arrosage.

2. Mesure de l'activité photosynthétique des plantes

La photosynthèse est un processus de stockage d'énergie produite essentiellement dans les chloroplastes en présence de lumière. Ce paramètre est mesuré afin de déterminer l'effet de la densité apparente sur la disponibilité d'assimilats nécessaires pour le fonctionnement et la croissance du végétal.

2.1. Chambre de mesure et dispositif expérimental

L'expérimentation se déroule dans une chambre hermétiquement fermée (Strader, Angers, France) pilotée par un ordinateur qui contrôle la température et l'humidité relative (Fig. 2.3). La chambre, de dimensions 100x100 cm avec une hauteur de 150 cm, repose sur une rigole remplie d'eau acidifiée (pH 3 à 4) qui assure l'étanchéité du système et empêche la diffusion du CO_2 . Le volume total vide dans la chambre plus le socle est de 2100 L. Deux ouvertures assurent le renouvellement de l'air dans l'enceinte. Ces deux sorties se ferment pendant la prise de mesures. L'une possède une poignée de fermeture alors que l'autre se ferme avec un sac étanche en polyéthylène afin de maîtriser toute surpression ou dépression

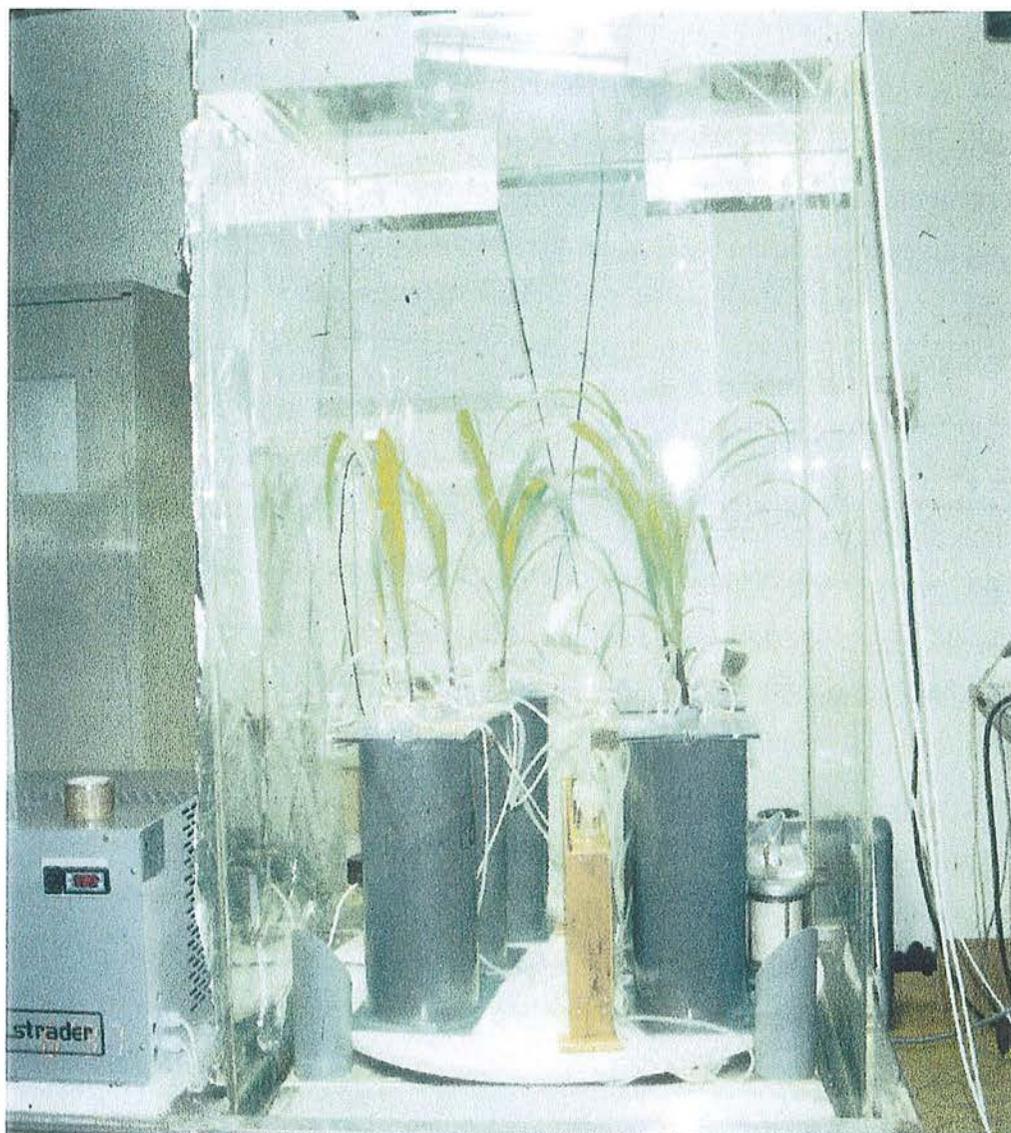


Fig. 2.3. Photo montrant les plantes dans l'enceinte de marquage.

provoquées par les fluctuations de température pendant la fermeture hermétique de la chambre (volume mort).

L'éclairage est produit par des lampes fluorescentes (Osram Power Star HQI 400W) et l'intensité lumineuse dans la chambre est constante aux alentours de $400 \mu\text{mol m}^{-2} \text{s}^{-1}$. Afin de se situer en conditions réelles, la concentration en gaz carbonique dans l'enceinte pendant les essais est maintenue entre 300 et $450 \mu\text{mol mol}^{-1}$.

2.2. Procédure pour les mesures de photosynthèse

L'assimilation du carbone est un processus sensible aux conditions du milieu et variable selon l'âge de la plante. Afin d'étudier son évolution au cours du temps, la photosynthèse nette a été mesurée à raison de deux fois par semaine entre l'âge de 3 semaines et l'âge de 6 semaines. Plus précisément, cette expérimentation a été effectuée sur des plantes âgées de 21, 25, 28, 32, 35, 39 et 42 jours à raison de trois répétitions par âge et par traitement. L'étude est effectuée sur une seule plante à la fois.

En vue d'une séparation ultérieure entre les compartiments souterrains et les parties aériennes, un tube en plastique (diamètre de 3 cm et hauteur de 8 cm) est placé autour de la tige au stade 4 feuilles visibles. Le pot de culture est placé dans un cylindre en PVC (diamètre de 20 cm et hauteur de 40 cm) conçu pour séparer les compartiments souterrains des parties aériennes à l'aide de 2 plaques en PVC placées autour du tube en plastique (cf. Fig. 2.1). Du silicone liquide (Rhodorsil, Aventis, France) est versé dans le tube afin d'assurer l'étanchéité autour de la tige. Les espaces entre les plaques, le tube et le cylindre sont isolés avec du mastic de bourrage (Auto Sealer 08568, 3M, USA).

Afin d'acclimater la plante, celle-ci est transférée dans cette enceinte une heure avant de commencer les mesures. La durée de mesure varie entre 20 et 40 minutes selon la vitesse de fixation du carbone qui est fonction de l'âge de plante.

2.3. Détermination de l'assimilation nette

La prise des mesures de l'activité photosynthétique est effectuée dès la fermeture des 2 sorties de l'enceinte. La concentration en CO_2 à l'intérieur de la chambre est alors contrôlée

par un analyseur infrarouge à circuit fermé (Li-6200, Li-Cor Corp., Lincoln, NE, USA) permettant aussi de calculer la vitesse d'assimilation du CO₂ par la plante.

L'assimilation nette du gaz carbonique à l'échelle de la plante entière est obtenue à partir de la pente de la droite. En déterminant la surface foliaire, nous pouvons calculer la photosynthèse nette par unité de surface foliaire et par seconde selon la formule suivante :

$$PS = (S \cdot V / 22,4) / (LA \cdot 60)$$

Où

PS : Photosynthèse nette en μmol par mètre carré et par seconde

S : Pente de la courbe de décroissance du CO₂ dans l'enceinte, représente l'assimilation nette en ppm par minute

V : Volume de l'enceinte en litres

LA : Surface foliaire déployée (photosynthétiquement active) en mètre carré.

3. Techniques de marquage au ¹⁴C

Le milieu physique et les microorganismes du sol modifient la rhizodéposition quantitativement et qualitativement (cf. chapitre I). En conditions non stériles, il est difficile de distinguer les composés issus de la plante de ceux issus de la communauté microbienne du sol. De plus, les molécules simples libérées sont très rapidement consommées et transformées en biomasse microbienne avant qu'elles soient minéralisées. Il est donc indispensable d'utiliser des traceurs pour pouvoir établir un bilan carboné et pour suivre le métabolisme des composés au sein de la plante et dans le sol.

3.1. Principe des traceurs

Les différents isotopes d'un élément ont les mêmes propriétés chimiques. Le remplacement de l'un par l'autre dans une molécule ne modifie donc pas la fonction de celle-ci. Par contre, le rayonnement émis permet de la détecter, de la localiser, de suivre son mouvement et même de la doser à distance. En reposant sur ce principe, il existe deux méthodologies différentes permettant de quantifier la quantité totale du carbone contenue dans un compartiment :

- Dilution isotopique : elle repose sur les différences de composition isotopique des sources d'un élément (P, N, etc...). A l'application d'une petite quantité d'un isotope, cette quantité se répartit d'une façon homogène dans un compartiment (racines, sol, tiges, etc...). La détermination de la teneur en élément isotopique permet de mesurer la quantité totale de cet élément présente dans le compartiment sans avoir à en extraire la totalité.
- Marquage isotopique : il consiste à exposer la plante à une atmosphère enrichie en carbone isotopique (^{13}C ou ^{14}C) sous forme de gaz ou de poudre (appliquée sur les feuilles). Cette technique permet d'étudier, sans le perturber, le fonctionnement du vivant, de la cellule à l'organisme entier.

Deux approches de marquage isotopique sont couramment utilisées :

- le marquage continu (Continuous Labeling, en anglais) :

La plante est exposée à une atmosphère enrichie en $^{14}\text{CO}_2$ à partir de sa germination ou quelques jours après. Tous les compartiments du système sont marqués d'une façon homogène. Ce type de marquage permet d'estimer les quantités de carbone apportées par la plante dans le sol au cours d'un cycle de culture. Cependant, le marquage continu ne permet pas de discriminer entre l'exsudation et le turnover racinaires. D'autre part, son utilisation implique une régulation de tous les paramètres environnementaux sur du long terme, ce qui est difficilement possible au champ.

- le marquage court :

Le principe du marquage court (Pulse Labeling) consiste à exposer une ou plusieurs parties de la plante à une atmosphère enrichie en $^{14}\text{CO}_2$ pendant un temps court (quelques minutes à quelques heures). Ce type de marquage est utilisé pour estimer les flux instantanés, permettant ainsi d'étudier les mouvements et les pertes du carbone récemment assimilé (pools labiles de carbone) en réponse par exemple à une modification des conditions de l'environnement. En contrepartie, le marquage court ou ponctuel n'est pas suffisant pour marquer uniformément l'ensemble des tissus. Il ne donne aucune information sur les éléments remaniés. L'utilisation de cette technique permet de s'affranchir d'une régulation rigoureuse des conditions environnementales, ce qui rend possible son utilisation au champ.

Dans notre étude, nous avons employé les techniques de marquage court étant donné les objectifs que nous nous sommes fixés.

3.2. Dispositif et montage du système

Pour le marquage des assimilats, nous utilisons la même enceinte que celle utilisée précédemment pour mesurer l'activité photosynthétique.

La veille du marquage, le pot de culture est placé dans le pot en PVC précédemment décrit afin de séparer les compartiments souterrains de l'atmosphère ambiante. Deux orifices présents sur ces plaques assurent l'entrée et la sortie de l'air qui balaye le compartiment souterrain. Un troisième orifice permet l'arrosage du système de culture. L'étanchéité des cylindres est vérifiée en passant un courant d'air à travers le cylindre submergé dans une bassine d'eau. Une fois l'étanchéité vérifiée, les plantes sont placées dans l'enceinte de marquage afin de les acclimater. Le compartiment souterrain est continuellement balayé par de l'air issu d'une bouteille d'air comprimé FID (concentration en CO₂ de 380 ppm). Le flux d'air est contrôlé à l'entrée par des robinets qui assurent un débit constant de 250 mL.min⁻¹ dans chaque pot. La sortie du pot est reliée à un piège à soude au moment du marquage qui permet de fixer le gaz carbonique total (¹⁴CO₂ et ¹²CO₂) libéré par le compartiment souterrain. Ce piège à soude est constitué d'un tube en verre (diamètre de 3,5 cm et hauteur de 25 cm) fermé hermétiquement par un bouchon à jupe et contenant 180 mL de NaOH (1 N). L'air bulle dans la solution de soude par l'extrémité d'un capillaire à 19 cm de la surface de la soude. L'air sortant du piège à soude est évacué sous une hotte à flux laminaire. La circulation de l'air pendant toute la durée du marquage permet d'éviter l'accumulation du CO₂ dans le sol et afin d'assurer des conditions normales non stressantes pour les racines et les microorganismes. Le bon fonctionnement du système est entièrement vérifié (y compris les pièges à soude) pour éviter les fuites.

3.3. Procédure de marquage

Du fait que la vitesse d'assimilation augmente au cours de la croissance, la durée de chaque marquage varie selon l'âge des plantes. Cependant, cette modulation de la durée de culture n'induit pas de facteur d'hétérogénéité entre les différentes expérimentations. Warembourg et Estelrich (2000) ont montré que la variation du temps d'exposition du végétal

au ^{14}C n'affecte pas la répartition d'assimilats récents entre les différents compartiments du système plante-sol.

A chaque date de marquage, l'assimilation collective des six plantes placées dans l'enceinte de marquage est mesurée afin de déterminer la durée de marquage. Cette durée correspond au temps nécessaire pour que les six plantes aient assimilé les deux tiers du gaz carbonique présent dans l'enceinte. La concentration en CO_2 dans l'enceinte au début du marquage est toujours fixée à 360 ppm (concentration atmosphérique). L'envoi de l'atmosphère enrichie en $^{14}\text{CO}_2$ s'arrête lorsque cette concentration atteint 120 ppm. Les durées de marquage sont de 120, 55, 26 et 19 minutes pour des plantes marquées respectivement à l'âge de 22, 29, 35 ou 42 jours.

Pour des raisons techniques, le marquage est généralement effectué 8 heures après le début de la photopériode. Swinnen *et al.* (1994) ont montré que le temps de marquage dans la journée n'affecte pas la distribution des assimilats.

Une quantité de 310 μL de $\text{Na}_2^{14}\text{CO}_2$ est injectée dans un petit récipient qui représente le réacteur. La réaction commence dès l'ajout d'une quantité abondante (25 à 30 mL) d'acide sulfurique ($N/3$) dans le réacteur à l'aide d'une seringue. Un agitateur assure le brassage du mélange alors qu'une pompe placée à l'intérieur de l'enceinte aspire, en balayant le réacteur, le $^{14}\text{CO}_2$ dégagé par la réaction de l'acide sulfurique sur la solution de $\text{Na}_2^{14}\text{CO}_2$ et le rejette dans l'atmosphère de l'enceinte. En termes de radioactivité, la quantité de $\text{Na}_2^{14}\text{CO}_2$ introduite contient 6 MBq. L'activité spécifique (AS) du $^{14}\text{CO}_2$ à l'intérieur de l'enceinte de marquage est de 14,04 MBq g^{-1}C .

A la fin du marquage, l'atmosphère de l'enceinte est continuellement renouvelée en système ouvert par de l'air ambiant. L'air sortant de l'enceinte est dirigé vers un manchon de chaux sodée qui piège l'excédent de $^{14}\text{CO}_2$.

Le terme "temps de chasse" représente le temps écoulé entre la fin du marquage et la récolte des plantes. En d'autres mots, c'est le temps alloué au ^{14}C assimilé pendant le marquage pour qu'il soit réparti dans les différents compartiments du système maïs-sol. Cette période est de 42 heures dans notre étude. Une étude sur le maïs en conditions de culture

similaires aux nôtres a montré que les fractions d'assimilats récents retenues dans les compartiments végétaux d'un maïs âgé de 25 jours après semis évolue peu après 24 heures de marquage (Todorovic, 2000).

4. Récoltes et paramètres étudiés

Pour les expériences destinées à étudier la morphologie, la répartition du carbone et la microflore du sol, les plantes sont récoltées à 4 âges différents : 21, 28, 35 et 42 jours. En ce qui concerne l'activité photosynthétique, elle a été mesurée à raison de deux fois par semaine. En effet, trois points intermédiaires ont été rajoutés afin de suivre plus finement les cinétiques d'évolution de ce paramètre.

4.1. Récoltes des plantes non marquées

A la fin de la période de culture et après les essais d'assimilation du gaz carbonique, les parties aériennes sont séparées des racines à la surface du sol. Les feuilles visibles sont dénombrées et la hauteur des plantes (de la base de la tige jusqu'à la feuille la plus haute) est mesurée. Une feuille est dite « visible » lorsqu'on peut repérer l'extrémité du limbe en regardant la plante latéralement.

Afin de pouvoir calculer l'activité photosynthétique par unité de surface foliaire, les feuilles sont numérisées et la surface foliaire est déterminée par le logiciel Analyra V 2.0 développé par le CIRAD. Il s'agit ici de la surface foliaire photosynthétiquement active (surfaces déployées vivantes). La biomasse sèche des parties aériennes (tiges, feuilles et panicule mâle à l'âge de 42 jours) est déterminée après les avoir séchées dans une étuve à 60°C pendant 3 jours.

Les racines sont soigneusement retirées du sol et complètement lavées à l'eau du robinet. La modélisation de la réponse du végétal vis à vis de la contrainte mécanique imposée nécessite l'acquisition de données sur l'architecture racinaire. Pour cela, le nombre et la longueur moyenne des axes principaux des racines nodales et séminales ont été déterminés. La biomasse sèche des racines nodales et séminales est également déterminée.

L'activité microbienne est un autre paramètre qui est fortement lié à la plante cultivée et aux conditions du sol. Pour étudier l'effet de la compaction du sol sur cette composante de

l'écosystème, un échantillon de sol humide homogénéisé est prélevé après avoir enlevé les fractions racinaires. Pour stopper toute activité microbienne, cet échantillon est conservé à -15°C jusqu'au moment du dosage de la biomasse microbienne.

4.2. Récoltes des plantes marquées

Il convient tout d'abord de définir le terme « compartiment » tel qu'il est employé ici. Un compartiment peut être à l'amont ou à l'aval du passage des photosynthétats. En conséquence, chaque source et chaque puits représente un compartiment. En plus des organes végétaux, ils existent trois autres compartiments importateurs d'assimilats. Il s'agit du sol (rhizosphérique et non rhizosphérique) et de la respiration rhizosphérique.

A la fin du temps de chasse, les plantes sont coupées à la surface du sol et les parties aériennes sont divisées en trois compartiments : tiges, feuilles complètement déployées et feuilles jeunes partiellement déployées. La panicule mâle représente un quatrième compartiment aérien qui apparaît dans le cas des plantes marquées à 42 jours.

Tous les compartiments végétaux sont ensuite conservés à -25°C. Ils sont ensuite lyophilisés et pesés pour déterminer leur biomasse sèche, et broyés avec un broyeur à billes afin d'effectuer les analyses de carbone total et de ^{14}C .

L'établissement du bilan carboné nécessite l'acquisition d'informations sur la quantité du carbone libéré dans le sol. Cette quantité est répartie entre le sol rhizosphérique soumis à l'influence directe de la plante et le sol non rhizosphérique (ou « bulk soil »). Pour ce faire, nous avons récupéré les particules de sol qui restent adhérentes aux racines au moment de l'échantillonnage. Les racines sont alors enlevées, en essayant de ne pas perdre le sol adhérent, et bien lavées dans une barquette remplie d'eau. La solution dans la barquette est récupérée et congelée à -25°C. Le poids sec du sol rhizosphérique est déterminé après lyophilisation de cette solution. Deux échantillons du sol non rhizosphérique sont prélevés après enlèvement de toutes les racines. L'un de ces échantillons est lyophilisé afin d'effectuer les analyses de carbone alors que l'autre échantillon est congelé humide à -15°C afin de l'utiliser pour déterminer le carbone organique issu de la biomasse microbienne du sol.

5. Analyses

Les échantillons végétaux et le sol ont été analysés afin de déterminer la teneur en carbone total et en ^{14}C . Le sol humide conservé à -15°C est analysé pour déterminer le carbone organique issu de la biomasse microbienne.

5.1. Analyse de la teneur en carbone total et en ^{14}C

5.1.1. Échantillons végétaux

Après homogénéisation des échantillons broyés, une fraction est pesée et analysée à l'aide d'un autoanalyseur C/N/S Na 1500 Carlo Erba (Carlo Erba Instrumentazione, Milan, Italie) pour déterminer la teneur en carbone total des compartiments végétaux et du sol.

La radioactivité contenue dans les organes végétaux est déterminée par la technique de Benoit *et al.* (1994) qui consiste à relier un détecteur de radioactivité β - en flux continu Flo-One\Beta (Packard, Meriden, CT, USA) à la sortie de l'autoanalyseur C/N/S. Les produits de combustion sont alors véhiculés par le gaz vecteur (flux d'hélium traversant l'autoanalyseur) dans la cellule de comptage du détecteur.

Le rendement global de l'analyse du détecteur couplé à l'autoanalyseur est déterminé en réalisant une gamme étalon avec une solution de ^{14}C -glucose ($\text{AS} = 17,8 \text{ kBq mL}^{-1}$). Le glucose est déposé sur de la poudre végétale non marquée et subit la combustion. Parallèlement à cela, l'activité de glucose utilisée pour chaque point de la gamme est déterminée par le comptage en scintillation liquide (Packard Instrument Company, Downers Grove, IL, USA).

5.1.2. Sol

La teneur du sol en carbone total est déterminée par l'autoanalyseur C/N/S Na 1500 Carlo Erba. Cependant, étant donné la faible activité ^{14}C du sol, la sensibilité du Flo-One\Beta ne permet pas de détecter cette radioactivité. C'est pourquoi la radioactivité du sol est déterminée en utilisant une autre méthode. Un échantillon du sol est brûlé à 900°C pendant 20 minutes à l'aide du Carmograph (Wösthoff, Bochum, Allemagne). Le CO_2 libéré est alors piégé dans 15 ml d'un mélange d'éthanolamine et d'éthermonoéthylique de l'éthylène glycole (20/80% v/v). La radioactivité piégée est ensuite comptée pendant 10 minutes en scintillation

liquide (Packard) à partir de 10 mL du mélange du mélange piègeant auquel sont ajoutés 10 mL de liquide scintillant (Packard Scintillator Plus Cocktail, Packard Instrument Company).

5.1.3. Pièges à soude

Le gaz carbonique issu de la respiration rhizosphérique est piégé dans les solutions de soude (1 *N*). Le carbone total piégé est estimé par titration indirecte des OH⁻ restant de la soude avec une solution d'HCl (0,33 *N*) en présence de thymolphthaline (indicateur) après précipitation des carbonates avec une solution de BaCl₂ (20% w/v). En ce qui concerne le ¹⁴C, il est compté directement en scintillation liquide (Packard) à partir de 1 mL de soude contenant le ¹⁴CO₂ auquel sont ajoutés 10 mL d'un liquide scintillant (Ultima Gold, Packard Instrument Company).

5.2. Estimation de la biomasse microbienne du sol

La méthode Fumigation-Extraction (Vance *et al.*, 1987) est utilisée pour estimer la biomasse de la microflore du sol. Afin d'éliminer le carbone soluble du sol non microbien ainsi que les petites fractions racinaires, une pré-extraction avec une solution de K₂SO₄ (0,05 *M*) a précédé l'analyse (Mueller *et al.*, 1992).

A la récolte, un échantillon homogénéisé du sol est bien nettoyé des racines et conservé à -25 °C afin de stopper toute activité microbienne. Le sol est décongelé quelques heures avant de commencer la pré-extraction. Une quantité de 50 g de sol humide est divisée en deux échantillons de 25 g, le premier est utilisé pour la fumigation alors que le deuxième sert comme témoin non fumigué. Un volume de 100 mL de K₂SO₄ (0,05 *M*) est rajouté à chaque échantillon. Les échantillons sont ensuite mis sous agitation pendant 1 heure à 40 tours par minute, puis centrifugés pendant 15 minutes à 2000 tours par minute. Finalement, le surnageant est enlevé pour éliminer les fractions de carbone soluble non microbien.

La fumigation des échantillons commence avec le rajout de quelques gouttes de chloroforme sur le sol. Les échantillons sont ensuite enfermés dans un dessiccateur à vide contenant un bêcher rempli avec 25 mL de chloroforme. Le vide est réalisé à l'intérieur de l'incubateur jusqu'à ce que le chloroforme commence à bouillir. Le point d'ébullition du chloroforme se situe aux alentours de -0,7 bar. Le vide est encore maintenu pendant 2 minutes après ce point pour s'assurer que l'atmosphère dans l'incubateur est saturée avec la vapeur du

chloroforme. Le dessiccateur est ensuite placé à l'obscurité à 25°C pendant 24 heures. A la fin de cette période d'incubation, l'atmosphère est évacuée à nouveau afin de s'assurer qu'il n'y ait plus de chloroforme dans les échantillons de sol. La fumigation provoque une lyse des cellules microbiennes et le contenu des cellules lysées est extrait à l'aide d'une solution de K_2SO_4 (0,5 M). Le volume rajouté de cette solution est équivalent à 4 fois le poids sec du sol. Les échantillons sont ensuite mis sous agitation pendant 45 minutes avant d'être filtrés sur du papier filtre Whatman No. 42. Les filtrats récupérés sont conservés à -15°C en attendant le dosage du carbone organique. La salinité élevée de la solution de K_2SO_4 empêche la décomposition du matériel microbien extrait.

La teneur en carbone organique total est déterminée pour le traitement fumigué au chloroforme et pour le traitement témoin (non fumigué) à l'aide d'un analyseur de carbone organique total (DC 190, Dohrmann, Allemagne). La différence entre les deux échantillons correspond au carbone libéré suite à la lyse de biomasse microbienne par la fumigation et extrait au K_2SO_4 (0,5 M). Cependant, ce carbone ne représente pas la totalité du carbone microbien. Ainsi, un coefficient de proportionnalité (K_{EC}) de 0,45 est utilisé pour estimer le carbone organique total de la biomasse microbienne (Jenkinson et Ladd, 1981). Ce coefficient représente la fraction du carbone microbien qui est libéré par la fumigation et extractible par la solution de K_2SO_4 .

Ainsi, nous pouvons calculer le carbone organique issu de la biomasse microbienne selon la formule suivante :

$$C_{org} = (C_{org} SF - C_{org} ST) / K_{EC}$$

Où

C_{org} : carbone organique issu de la biomasse microbienne du sol (en $\mu g.g\ sol^{-1}$)

$C_{org} SF$: carbone organique du sol fumigué

$C_{org} ST$: carbone organique du sol témoin (non fumigué)

K_{EC} : facteur de conversion (ici de 0,45)

6. Nombre de répétitions et traitement statistique

Pour les expérimentations destinées à mesurer les paramètres morphologiques, le nombre de répétitions a varié entre 4 et 7 plantes par âge. Des difficultés techniques tel que le volume de la chambre de marquage nous ont empêché d'utiliser un grand nombre de répétitions pour l'étude de la répartition du carbone. Ainsi, nous avons écarté les plantes extrêmes et choisi 3 plantes présentant la hauteur moyenne de chaque traitement pour les marquer au ^{14}C . De même, les expérimentations consacrées à déterminer l'activité photosynthétique ainsi que la biomasse microbienne du sol ont été effectuées en utilisant 3 plantes par traitement et par âge. Les plantes ont été réparties selon un plan expérimental en randomisation totale.

Afin d'établir les effets des facteurs indépendants que nous avons étudiés (âge des plantes et compaction du sol), tous les résultats ont été traités par une analyse de variance à deux facteurs (SPSS 7.5.1, 1996). Une comparaison de moyennes en utilisant le test de la plus petite différence significative (PPDS) a été ensuite effectuée à l'aide du logiciel Statistica (Version 5, 1995) pour étudier la différence entre les traitements à chaque date de récolte. La différence est considérée significative au seuil de $P < 0,05$. La barre d'erreur utilisée dans les graphiques représente les écart-types. Des courbes de régression simple ont été effectuées pour comparer les effets des deux traitements sur certains paramètres morphologiques.

Résultats et Discussion

Notre objectif est d'étudier l'effet de la compaction du sol sur les flux du carbone dans un agrosystème maïs-sol-microorganismes. Nous étudions le développement et la croissance de plantes âgées de 3 à 6 semaines, leur physiologie (assimilation et répartition du carbone dans la plante et vers la rhizosphère) et la microflore du sol. L'étude des corrélations entre les aspects morphologiques et physiologiques nous permet d'approfondir nos connaissances sur la mode d'action de la compaction du sol.

Dans un premier temps, nous commencerons par la détermination des effets de la compaction sur les propriétés physiques du sol afin de vérifier l'efficacité du traitement. Ensuite, nous présenterons les effets de la compaction sur le développement et la croissance des plantes. Pour expliquer ces paramètres de morphologie, nous établirons le bilan carboné du système et nous nous intéresserons aux flux du carbone entre les différents compartiments. Pour ce faire, nous étudierons l'assimilation du carbone et sa répartition dans les organes aériens, dans le système racinaire et dans le sol. A terme, les flux constituent la masse de carbone dans les organes. La comparaison de ces flux instantanés nous permet de comparer les effets de court et de long terme exercés par la compaction du sol sur la répartition de matière sèche. La détermination de la masse du carbone nécessitera le dosage de la teneur en carbone total de chacun des compartiments du végétal.

Les composés organiques libérés dans le sol représentent un substrat important pour la biomasse microbienne. Le dosage du carbone organique du sol permettra d'estimer cette biomasse. Une schématisation des flux de carbone entre ces différents compartiments sera présentée à la fin de ce chapitre. Ce schéma visera à décrire globalement les relations entre la compaction du sol et les différentes composantes de l'agrosystème maïs-sol-microorganismes.

1. EFFET DE LA COMPACTION SUR LES PROPRIETES PHYSIQUES DU SOL

La préparation du traitement compacté ($1,45 \text{ g cm}^{-3}$) a été réalisée par une pression appliquée sur le sol humidifié. Cette pression induit une augmentation de la densité apparente de l'ordre de 12% par rapport à la densité apparente témoin ($1,30 \text{ g cm}^{-3}$). D'autre part, l'augmentation de la densité apparente provoque une chute de la capacité de rétention hydrique du sol. En effet, dans le cas du sol témoin, la capacité au champ est de 23% du poids sec du sol alors qu'elle ne dépasse pas 19% dans le cas du sol compacté. Cette diminution résulte de la diminution du pourcentage des macropores, qui retiennent l'essentiel de l'eau du sol, par rapport au volume total de porosité.

La densification du sol a induit une diminution du volume de la porosité, mais cela n'a pas été suffisant pour provoquer des conditions d'aération asphyxiantes. En effet, après avoir tassé le sol et réajusté le niveau hydrique (15% du poids sec du sol), l'air occupe encore 29% des vides dans le sol ayant la densité $1,45 \text{ g cm}^{-3}$ contre 35% pour la densité $1,30 \text{ g cm}^{-3}$. Ces niveaux d'aération ne sont pas limitants d'après Wolkowski (1990) qui estime qu'un sol est suffisamment aéré si sa teneur en air n'est pas inférieure à 20%.

Tableau 3.1. Effet de la densité apparente du sol sur les paramètres morphologiques des plantes de maïs récoltées à 4 différents âges.

Age (jours)	21		28		35		42	
Densité apparente (g cm ⁻³)	1,30	1,45	1,30	1,45	1,30	1,45	1,30	1,45
Nombre de feuilles	7,00 a*	7,00 a	9,67 a	9,33 a	11,00 a	10,63 a	13,80 a**	13,25 b
Hauteur des plantes (cm)	76,4 a	67,3 a	107,3 a	101 a	130,4 a	118,8 b	155,5 a	143,8 b
Surface foliaire (m ²)	0,037 a	0,025 a	0,095 a	0,086 a	0,208 a	0,179 a	0,345 a	0,288 b
Nombre de racines nodales	5,25 a	5,00 a	8,33 a	9,00 a	11,20 a	11,33 a	16,17 a	16,33 a
Nombre de racines séminales	4,50 a	4,33 a	4,33 a	4,33 a	4,40 a	4,67 a	4,50 a	4,67 a
Longueur moyenne des racines nodales (cm)	32,1 a	22,8 a	37,8 a	22,1 b	34,4 a	31,8 a	42,7 a**	37,5 b
Longueur moyenne des racines séminales (cm)	46,5 a	32,9 b	58,9 a	40,7 b	59,1 a	44,8 b	61,1 a	54,7 b
Longueur totale des racines nodales (cm)	160,5 a	115,3 a	274,4 a	199,7 a	288,4 a	213,8 a	548,5 a	324 b
Longueur totale des racines séminales (cm)	208,9 a	165,3 a	254,8 a	176,8 b	260,3 a**	208,5 b	266 a	289 a
Biomasse des parties aériennes (g)	1,31 a	1,05 a	4,83 a	3,56 a	12,96 a**	10,35 b	27,61 a	23,47 b
Biomasse des racines nodales (g)	0,21 a	0,14 a	0,69 a	0,32 a	1,41 a	1,00 b	4,46 a	3,47 b
Biomasse des racines séminales (g)	0,16 a	0,15 a	0,20 a	0,16 a	0,75 a	0,27 b	0,89 a	0,43 a
Biomasse racinaire totale (g)	0,37 a	0,29 a	0,89 a	0,48 a	2,15 a	1,27 b	5,35 a	3,90 b
PR/PA (g g ⁻¹)	0,281 a	0,278 a	0,184 a	0,134 b	0,166 a	0,123 b	0,194 a	0,166 b

* La comparaison statistique se fait entre deux moyennes ayant le même âge. Il n'existe pas de différence significative entre les moyennes présentant la même lettre. Le test de la plus petite différence significative est utilisé au seuil de $P < 0,05$.

** Différence significative au seuil de $P < 0,10$.

2. EFFET DE LA COMPACTION DU SOL SUR LA CROISSANCE ET LE DEVELOPPEMENT DES PLANTES

La compaction du sol affecte indirectement les plantes en modifiant les conditions du sol. En effet, certaines propriétés physico-chimiques et biologiques du sol sont modifiées par l'augmentation de la densité apparente.

Les effets de la compaction du sol se traduisent au niveau de la physiologie, de la croissance et du développement de la plante. Ainsi, il est indispensable de dissocier ces effets sur chaque paramètre. Dans cette partie, nous présentons les résultats concernant le développement végétatif, évalué par l'apparition des feuilles et des racines, ainsi que la croissance caractérisée par la surface foliaire, la hauteur de plantes, la longueur racinaire et l'accumulation de matière sèche.

Plusieurs séries des plantes ont été cultivées afin d'acquérir des données sur la morphologie de maïs à l'âge de 3, 4, 5 et 6 semaines. D'autres mesures relatives à la croissance et au développement des plantes ont été effectuées sur les plantes marquées au ^{14}C à la récolte (2 jours après chaque marquage). Le Tableau 3.1 présente l'ensemble des résultats concernant l'effet de la compaction du sol sur les paramètres morphologiques mesurés.

2.1. Croissance et développement des parties aériennes

2.1.1. Nombre de feuilles visibles

La détermination des stades du maïs oblige à disséquer la plante et à suivre de façon continue l'évolution du point végétatif. Le nombre de feuilles visibles reflète d'une manière assez fidèle le stade de développement du végétal et permet d'éviter la destruction des plantes. Le comptage des feuilles visibles reste donc une méthode simple et pratique pour déterminer le stade de développement.

Pour la période de culture étudiée, nous observons une relation linéaire entre le nombre de feuilles visibles et l'âge des plantes quelle que soit la densité apparente du sol (Fig. 3.1). Le suivi du nombre de feuilles visibles ne montre pas d'effet significatif de la densité apparente sur l'émission foliaire aux trois premières dates d'observation. Néanmoins, à l'âge

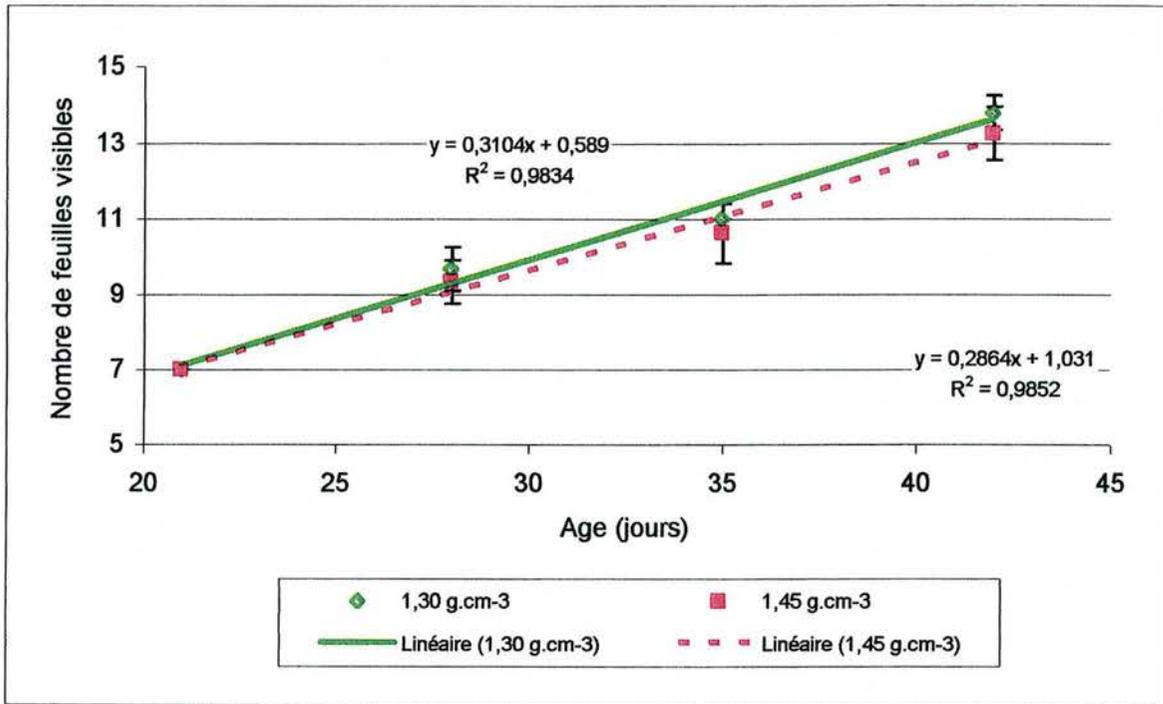


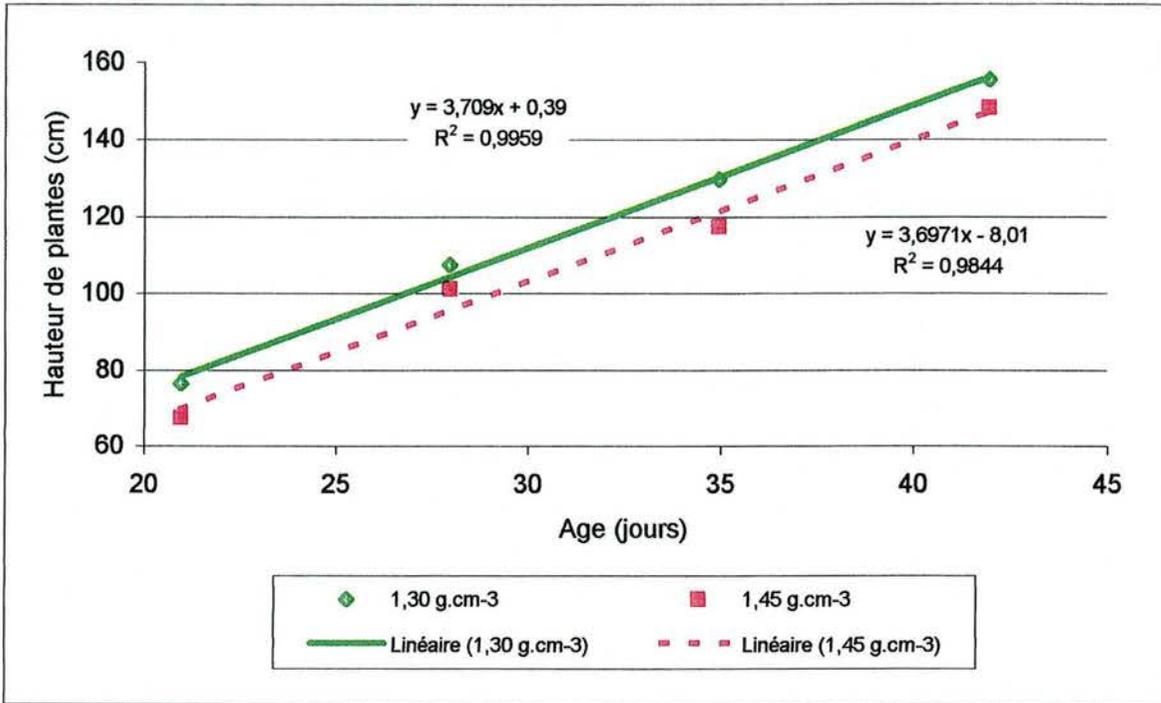
Fig. 3.1. Effet de la densité apparente du sol sur le nombre de feuilles visibles en fonction de l'âge des plantes.

de 42 jours, nous pouvons remarquer que les plantes cultivées sur sol compacté ont un nombre de feuilles statistiquement inférieur à celui des plantes témoins. En effet, à ce stade, les plantes cultivées sur la densité apparente $1,45 \text{ g cm}^{-3}$ ont émis 13,25 feuilles en moyenne contre 13,8 feuilles pour les plantes du traitement $1,30 \text{ g cm}^{-3}$.

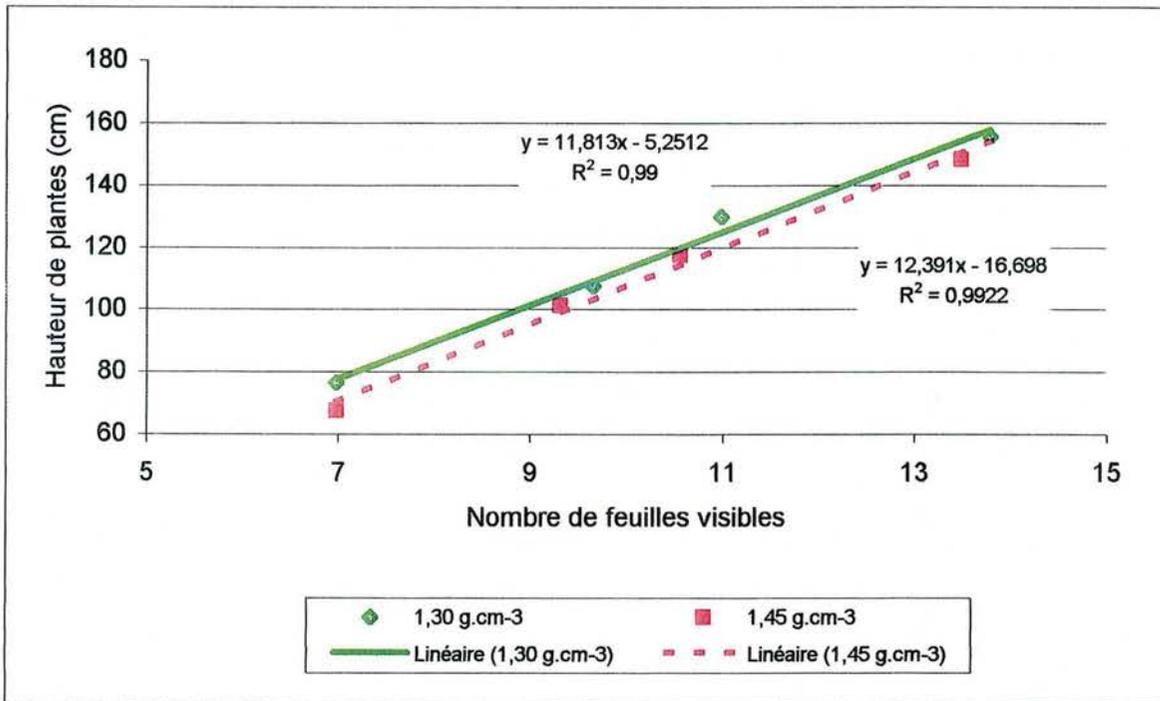
Le rythme linéaire de l'apparition foliaire que nous observons ici confirme des résultats rapportés par Brown (1977), Durr *et al.* (1990), Gay et Menetrier (1978) et Zur *et al.* (1989). Chez des plantes de maïs cultivées à différents régimes thermiques, une apparition linéaire des feuilles en fonction du temps thermique a été observée (Zur *et al.*, 1989). De même, Durr *et al.* (1990) ont mis en évidence une relation linéaire entre le nombre de feuilles visibles et la somme des températures du sol d'un côté et de l'air de l'autre côté. Cependant, les coefficients de corrélation sont plus élevés dans le cas des températures du sol. Dans notre cas, le stade foliaire est corrélé avec l'âge des plantes et la somme des températures de la même manière car nos expériences se sont déroulées en conditions de température constante. Il convient de noter aussi que dans ces conditions la température du sol et celle de l'air sont très voisines.

Nous avons par ailleurs observé un effet négatif de l'augmentation de la densité apparente sur le stade de développement. Un tel effet dépressif sur le nombre de feuilles visibles a été trouvé par une contrainte mécanique simulée par des petites billes de verre constituant le support physique en conditions de culture hydroponiques (Groleau-Renaud *et al.*, 1998a). En effet, ces auteurs ont mis en évidence un léger retard de l'apparition des feuilles chez des maïs âgés de 4 à 16 jours. Pour des durées de culture plus longues, Mouraux *et al.* (1990) ont constaté que la floraison chez des maïs subissant la compaction du sol est atteinte 6 jours plus tard que celle des plantes témoins. En ne considérant pas le retard de la date de l'émergence (3 jours), ce retard de développement s'avère de 3 jours, ce qui est comparable à nos résultats.

Afin de séparer l'effet de la compaction du sol sur le développement, exprimé en terme de stade foliaire, de celui sur la croissance nous présenterons les résultats en fonction de l'âge mais aussi par rapport au stade de développement végétatif. De plus, ce type de présentation nous permet de diminuer la variabilité qui peut exister au niveau au rythme de croissance des plantes entre les différentes expériences.



A



B

Fig. 3.2. Effet de la densité apparente du sol sur la hauteur de plantes en fonction de (A) l'âge des plantes et (B) du nombre de feuilles visibles.

Les sommes des températures nécessaires pour arriver à chaque stade de développement ont été calculées à partir des températures maximales et minimales avec une température de base de 6°C. Le Tableau 3.2 montre les cumuls des températures nécessaires pour atteindre les 4 stades que nous avons étudiés tout en comparant avec des données expérimentales concernant la même variété (DEA). Ces chiffres représentent les valeurs moyennes des résultats obtenus au champ sur trois ans et dans plusieurs sites expérimentaux par l'AGPM (Association Générale des Producteurs de Maïs).

Tableau 3.2. Sommes des températures nécessaires pour produire un certain nombre de feuilles (maïs, variété DEA). Comparaison entre notre étude (plantes cultivées en pots en phytotron) et les données de l'AGPM obtenues au champ.

Stade foliaire	Nos données	Essai au champ (AGPM)
7	351	320
9-10	449	390-420
10-11	547	420-460
13-14	645	550-600

Les sommes des températures qu'il faut cumuler pour émettre un certain nombre de feuilles sont plus importantes dans notre étude par rapport aux données fournies par Picard *et al.* (1985) ou encore par l'AGPM. Dans notre étude, il faut rajouter au moins 30 degrés-jour aux valeurs rapportées par l'AGPM pour produire le même nombre de feuilles. Cette différence est probablement due à l'intensité lumineuse beaucoup moins forte en phytotron par rapport au champ. En effet, nous ne pouvons pas comparer nos résultats avec ceux obtenus au champ compte tenu de la différence au niveau des conditions climatiques.

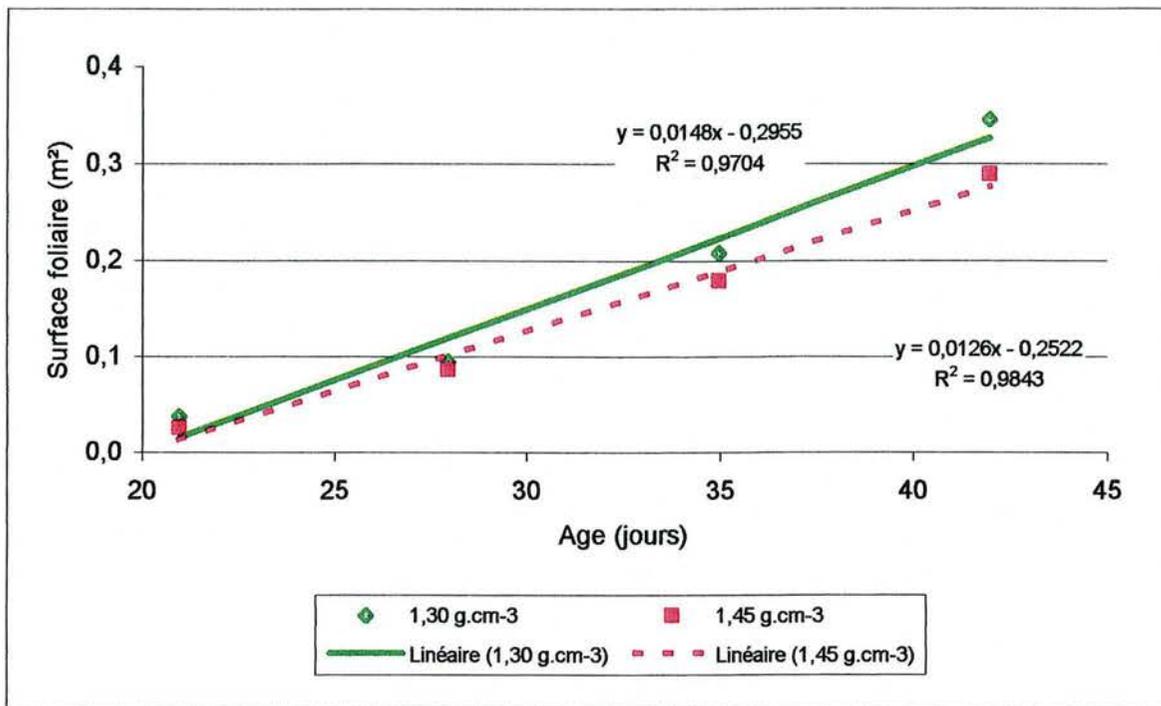
2.1.2. Hauteur des plantes

Pour la même durée de culture, la hauteur des plantes est plus faible lorsqu'elles sont cultivées sur un sol compacté (Fig. 3.2 A). L'analyse de variance montre que cet effet est très hautement significatif ($P < 0,001$). Par rapport aux plantes témoins, la hauteur des plantes stressées est plus faible de 6% à l'âge de 28 jours à 12% à l'âge de 21 jours.

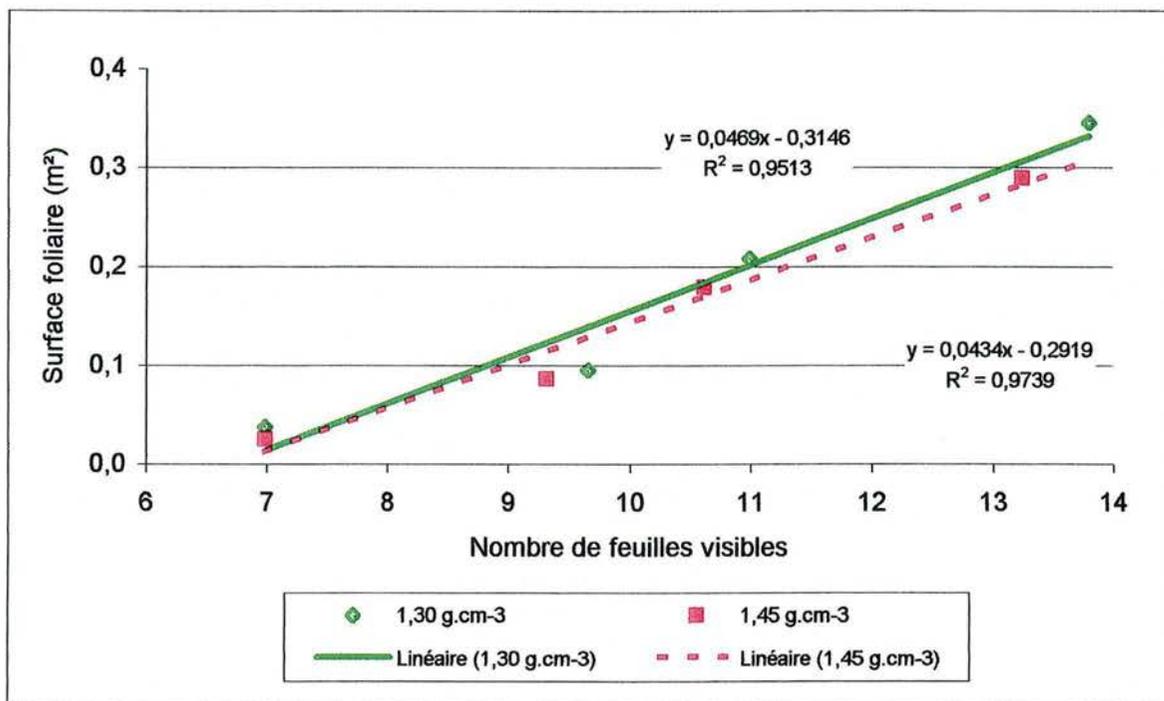
Dans notre étude, la plus grande différence de hauteur entre les deux traitements est observée à l'âge de 21 jours ($P < 0,10$). La hauteur moyenne des plantes témoins était de 76 cm contre 67 cm pour les plantes cultivées sur le sol compacté. Cependant, la différence entre les deux traitements en terme de pourcentage diminue avec l'âge des plantes. A la dernière récolte, cette différence ne représente plus que 7% de la hauteur des plantes témoins. Ceci suggère que les plantes soumises à la compaction s'adaptent à la contrainte imposée aux âges plus avancés.

D'autre part, la hauteur des plantes est également fortement corrélée au stade foliaire (Fig. 3.2 B) quelle que soit la densité apparente du sol. Cependant, la différence entre les deux traitements est atténuée en prenant le nombre de feuilles visibles en compte. Nous pouvons donc supposer que l'effet dépressif de la compaction du sol sur le développement explique en partie cette diminution observée au niveau de la hauteur des plantes.

Des résultats montrant une baisse de la hauteur sont documentés dans la bibliographie. Lipiec *et al.* (1996) ont observé une diminution de l'ordre de 15% de la hauteur du maïs âgé de 28 jours et cultivé sur un sol moyennement compacté ($d_a = 1,42 \text{ g cm}^{-3}$) en comparant avec un sol non compacté ($d_a = 1,28 \text{ g cm}^{-3}$). De même, à l'âge de 40 jours, une réduction de 14% de la hauteur des plantes de maïs a été signalée par Ngunjiri et Siemens (1995). En conditions hydroponiques, Groleau-Renaud *et al.* (1998a) ont mis en évidence une forte diminution de ce paramètre induite par la contrainte mécanique simulée par des petites billes de verre. A l'âge de 8 à 16 jours, les maïs ayant subi la contrainte mécanique ont une hauteur inférieure à celle des plantes témoins de l'ordre de 15 à 30%. Groleau-Renaud *et al.* (1998a) ont montré un effet dépressif de la contrainte mécanique plus fort que celui que nous avons mis en évidence mais sur des maïs plus jeunes que les nôtres. Cela peut conforter l'hypothèse mentionnée ci-dessus concernant l'évolution de l'effet de la compaction du sol sur la hauteur avec l'âge des plantes. Cependant, la nature du support utilisé et l'ampleur de la contrainte imposée dans les études en conditions hydroponiques expliquent le fait que l'effet soit beaucoup plus marqué dans ces conditions par rapport à nos conditions.



A



B

Fig. 3.3. Effet de la densité apparente du sol sur la surface foliaire en fonction de (A) l'âge des plantes et (B) du nombre de feuilles visibles.

2.1.3. Surface foliaire

Le fait que la photosynthèse totale de la plante est étroitement liée à la surface foliaire donne à cette dernière un rôle déterminant dans la nature et l'ampleur de la réaction de la plante vis-à-vis de la contrainte imposée.

Il existe une forte relation de type linéaire entre la surface foliaire d'une part et l'âge des plantes et le stade foliaire de l'autre part (Fig. 3.3 A et B). La droite représentant la surface foliaire des plantes soumises à la compaction du sol est inférieure à celle des plantes témoins (Fig. 3.3), et l'analyse de variance montre un effet faiblement significatif du traitement ($P < 0,10$). Les équations suivantes relient la surface au stade foliaire :

Traitement 1,30 g cm ⁻³	$Y = 0,0469X - 0,3146$	($R^2 = 0,9513$)
Traitement 1,45 g cm ⁻³	$Y = 0,0434X - 0,2919$	($R^2 = 0,9739$)

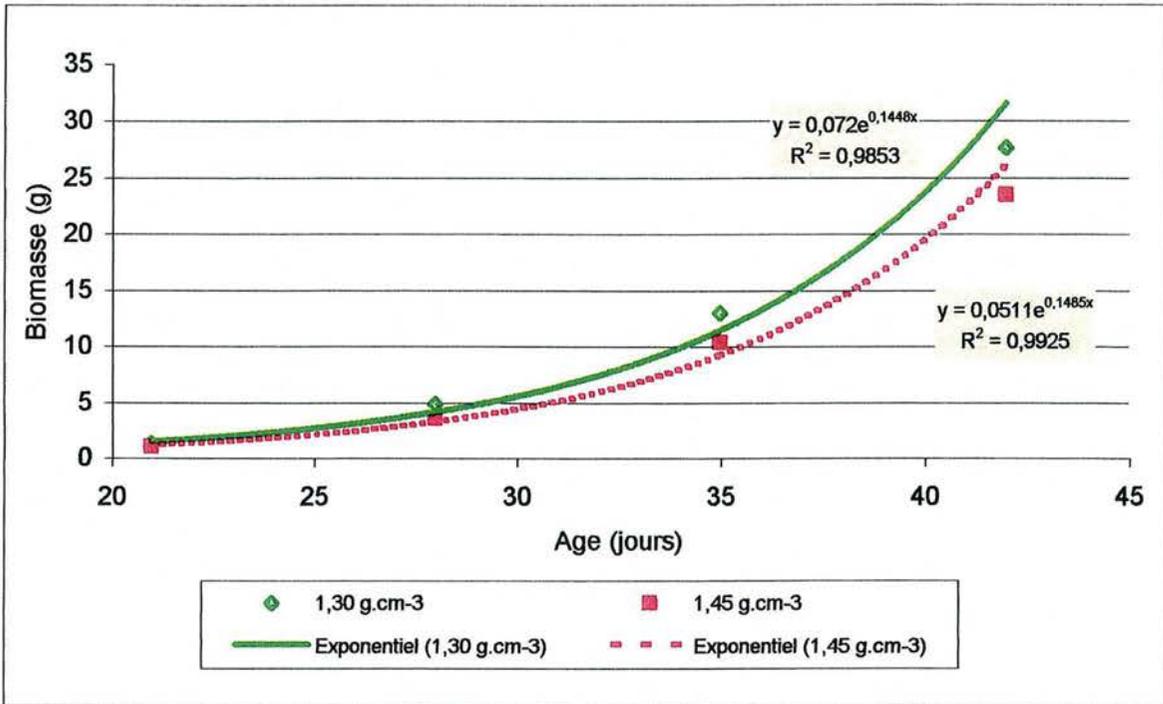
Où

Y : surface foliaire

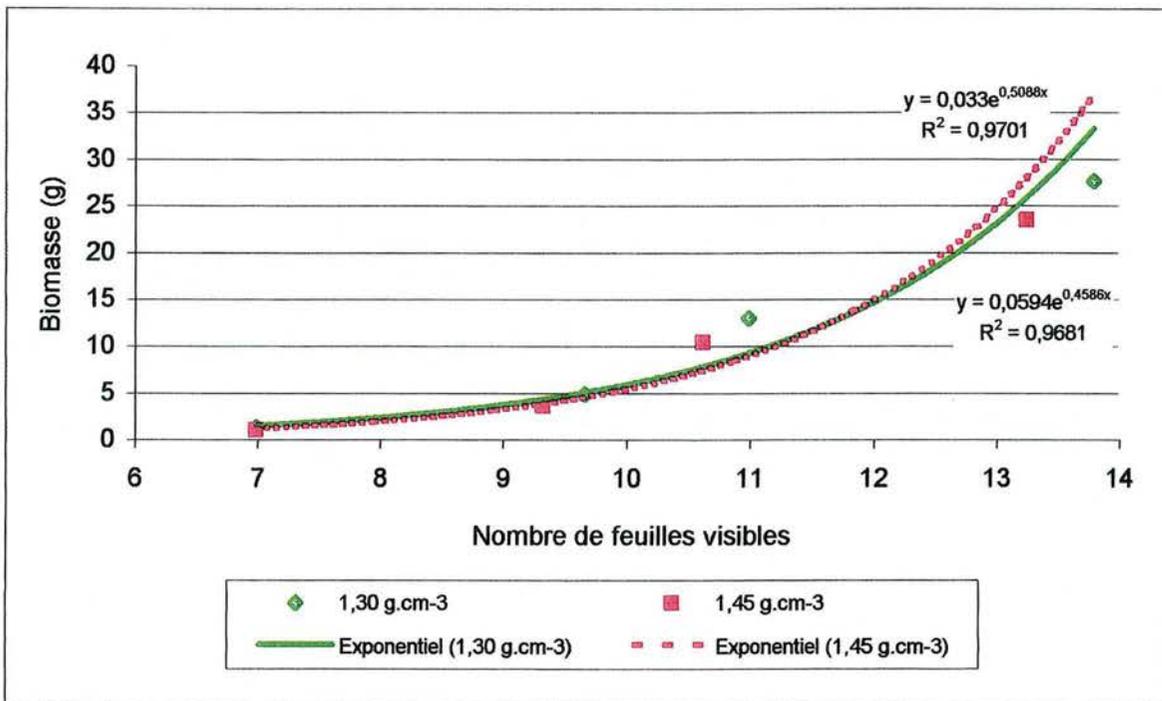
X : nombre de feuilles visibles

Nos résultats montrent qu'à 21 jours de culture, les plantes soumises à la compaction du sol ont une surface foliaire de 0,025 m² contre 0,037 m² pour les témoins (Tableau 3.1). Bien que la différence entre ces deux valeurs ne soit pas statistiquement significative, elle représente 30% de la surface foliaire des plantes témoins. L'effet de la compaction du sol persiste à l'âge de 28 jours où nous pouvons noter des valeurs de 0,095 et 0,086 m² pour les sols compacté et témoin, respectivement. Aux stades suivants, les plantes cultivées sur le sol compacté ont eu une surface foliaire de 0,179 et 0,288 m² contre 0,208 et 0,345 m² pour les plantes témoins à l'âge de 35 et 42 jours, respectivement.

La différence entre les deux traitements persiste avec l'âge des plantes en valeurs absolues. Néanmoins, l'écart entre les deux traitements diminue visiblement si l'on regarde en terme de pourcentage entre la première récolte et la dernière. D'autre part, comme pour la hauteur des plantes, la différence entre les deux traitements est atténuée si l'on considère la surface foliaire en fonction du stade de développement.



A



B

Fig. 3.4. Effet de la densité apparente du sol sur la biomasse des parties aériennes en fonction de (A) l'âge des plantes et (B) du nombre de feuilles visibles.

La diminution provoquée par la compaction du sol que nous avons observée au niveau de la surface foliaire est moins forte que celle enregistrée par Lipiec *et al.* (1996). Chez des plantes de maïs âgées de 28 jours et cultivées sur sol moyennement compacté, ils ont rapporté qu'une densité apparente de $1,42 \text{ g cm}^{-3}$ induit une baisse de l'ordre du tiers de ce paramètre par rapport à la densité apparente témoin ($1,28 \text{ g cm}^{-3}$). La texture sableuse de notre sol permet une meilleure aération par rapport au sol limoneux utilisé par Lipiec *et al.* (1996). Il est donc possible que la l'aération suffisante de notre sol ait réduit les effets de la compaction du sol par rapport aux résultats de Lipiec *et al.* (1996).

2.1.4. Biomasse des parties aériennes

La matière sèche des parties aériennes s'accumule d'une manière exponentielle en fonction de l'âge des plantes avec des coefficients de détermination très élevés (Fig. 3.4 A). Girardin (1999) a rapporté que l'évolution de la biomasse des feuilles et des tiges suit une courbe exponentielle jusqu'à la floraison femelle.

La comparaison entre les exponentielles des deux traitements montre une accumulation plus faible de biomasse sèche des parties aériennes des plantes cultivées sur le sol compacté en fonction de l'âge des plantes. A l'âge de 21 jours, les plantes soumises à la compaction du sol ont accumulé 1,05 g de matière sèche dans les parties aériennes contre 1,31 g pour les témoins. Cet effet persiste au stade 28 jours, où l'on peut remarquer une biomasse des parties aériennes (PA) de l'ordre de 3,56 g chez les plantes subissant la compaction du sol par rapport à 4,83 g pour les témoins. Toutefois, en comparant les moyennes on s'aperçoit que la différence entre les deux traitements ne devient significative qu'après 35 jours de culture. A la dernière date de récolte, la biomasse des parties aériennes des plantes du traitement $1,45 \text{ g cm}^{-3}$ est de 23,5 g contre 27,6 g dans le cas des plantes témoins. L'écart entre les deux traitements en terme de pourcentage s'atténue au fur et à mesure du vieillissement des plantes. L'effet de la compaction du sol sur la biomasse des parties aériennes atteint son maximum à l'âge de 28 jours (diminution de 26% par rapport à la biomasse PA des plantes témoins). Chez les plantes âgées de 35 et 42 jours, la biomasse des plantes cultivées sur la densité apparente $1,45 \text{ g cm}^{-3}$ représente 80 et 85% de celle des plantes témoins, respectivement.

Cependant, à stade foliaire comparable, nous ne pouvons pas signaler de différence significative de biomasse entre le traitement compacté et les plantes témoins (Fig. 3.4 B). Les

deux courbes sont voisines et elles se superposent jusqu'au stade 11 à 12 feuilles. Ceci suggère que la compaction du sol n'exerce pas d'effet direct sur l'accumulation de la matière sèche dans les parties aériennes mais cette diminution est plutôt liée au nombre de feuilles visibles qui est inférieur dans le cas des plantes cultivées sur le sol tassé. Autrement dit, il existe un effet dépressif de la compaction du sol sur le développement, ce qui induit un ralentissement de la croissance.

Il convient de noter ici que l'accumulation de nature exponentielle de la matière sèche des parties aériennes chez les deux traitements est mieux corrélée à l'âge des plantes qu'au stade foliaire. En effet, la biomasse des parties aériennes est fonction à la somme de températures qui est en relation constante avec l'âge des plantes dans nos conditions.

L'effet du traitement sur la biomasse des parties aériennes est beaucoup plus fort dans l'étude menée par Lipiec *et al.* (1996). Ils ont remarqué une chute de la moitié de la biomasse de maïs âgé de 28 jours en modulant la densité apparente de 1,28 à 1,42 g cm⁻³. Ces résultats sont courants chez d'autres espèces. En couplant deux systèmes de fertilisation potassique avec 2 densités apparentes, Hallmark et Barber (1981) ont trouvé que la densité apparente élevée induit une baisse significative de la biomasse de soja quelle que soit la quantité de potassium ajoutée. De plus, Kahnt *et al.* (1986), cités par Håkansson (1992), ont démontré une baisse qui atteint 10% de la biomasse des parties aériennes des plantes de fève en augmentant la densité apparente de 1,25 g cm⁻³ à 1,45 g cm⁻³.

2.1.5. Taux de croissance relatif des parties aériennes

Le taux de croissance relatif (désigné en anglais par le terme Relative Growth Rate) représente le rapport entre la biomasse sèche en gramme accumulée dans un organe par jour et la biomasse totale de l'organe. Ce ratio permet d'estimer l'évolution de la vitesse d'accumulation de la matière sèche en fonction de l'âge des plantes. Le taux de croissance relatif (TCR) des parties aériennes et racinaires est présenté dans le Tableau 3.3. Il convient de noter que ce taux diminue pour les parties aériennes des deux traitements avec le vieillissement des plantes. Cette baisse signifie que la contribution de la quantité du carbone assimilé quotidiennement par rapport à la matière sèche déjà accumulée diminue avec l'âge des plantes.

L'augmentation de la densité apparente du sol modifie la vitesse d'accumulation de biomasse dans les parties aériennes. Entre l'âge de 21 jours et celui de 28 jours, les plantes ayant subi la densité apparente élevée possèdent un TCR légèrement inférieur à celui des plantes témoins (0,101 contre 0,104 jour⁻¹, respectivement). Ce taux devient plus important dans le cas des plantes cultivées sur le sol compacté pendant la période suivante et cette tendance persiste jusqu'à la dernière récolte.

Tableau 3.3. Taux de croissance relatif (en g g⁻¹ jour⁻¹) pour les parties aériennes en fonction de la densité apparente du sol et de l'âge des plantes.

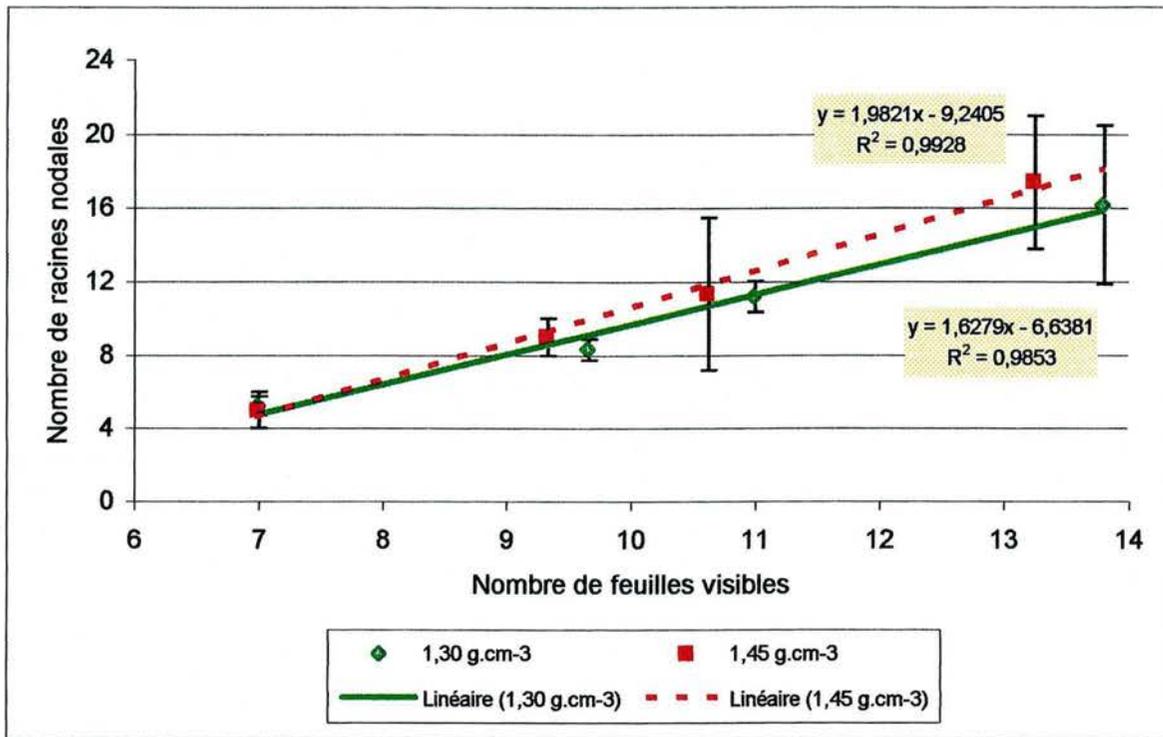
Age (jours)	1,30 g cm ⁻³	1,45 g cm ⁻³
21-28	0,104	0,101
29-35	0,090	0,094
36-42	0,076	0,080

Ces résultats montrent que les plantes soumises à la compaction du sol compensent, au moins partiellement, le retard qu'elles avaient pris aux premiers stades de croissance par rapport aux plantes témoins. Ainsi, nous observons que l'écart (en termes de pourcentage) entre les valeurs de biomasse pour les deux traitements diminue à l'approche de la phase reproductive (cf. paragraphe 2.1.4 du même chapitre).

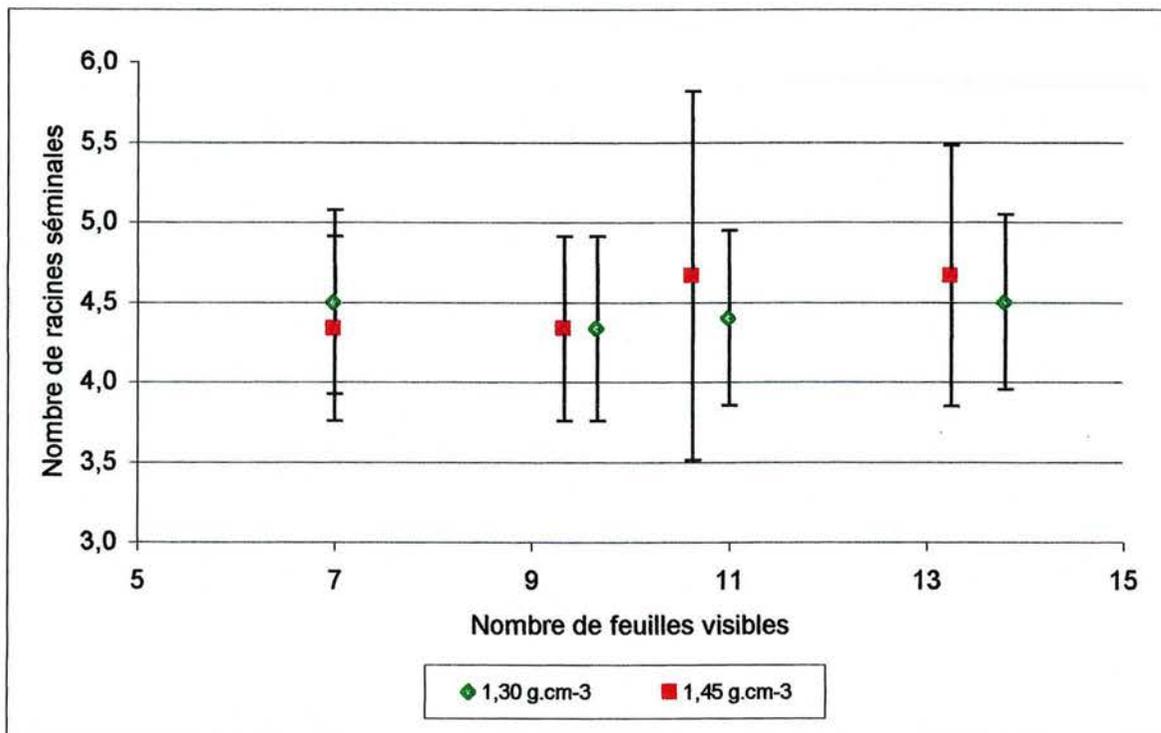
2.2. Croissance et développement des parties racinaires

Tout d'abord, il convient de distinguer deux types de racines, les racines nodales et les racines séminales. Les racines séminales sont des racines qui apparaissent juste après la radicule, elles assurent la survie du végétal dans les premiers stades de croissance. Les racines définitives ou dites nodales apparaissent après les séminales sous forme d'une couronne à la base de la tige (premier nœud).

L'étude de l'architecture racinaire est indispensable pour comprendre et modéliser les effets de la compaction du sol à l'échelle de la plante entière. Il s'avère que la moindre modification morphologique ou physiologique de l'appareil souterrain se reflète sur l'approvisionnement du végétal en eau et en éléments nutritifs.



A



B

Fig. 3.5. Effet de la densité apparente du sol sur le nombre des axes racinaires (A) nodaux et (B) séminaux en fonction de l'âge des plantes.

L'augmentation de la densité apparente n'a pas entraîné de stress d'aération. En effet, nous n'avons pas pu observer de cas d'asphyxie racinaire dans aucun traitement. Ce résultat confirme les calculs qui montrent que le niveau d'aération n'est pas limitant. Ceci veut dire que les effets de la compaction du sol sont dus à l'augmentation de la densité apparente du sol.

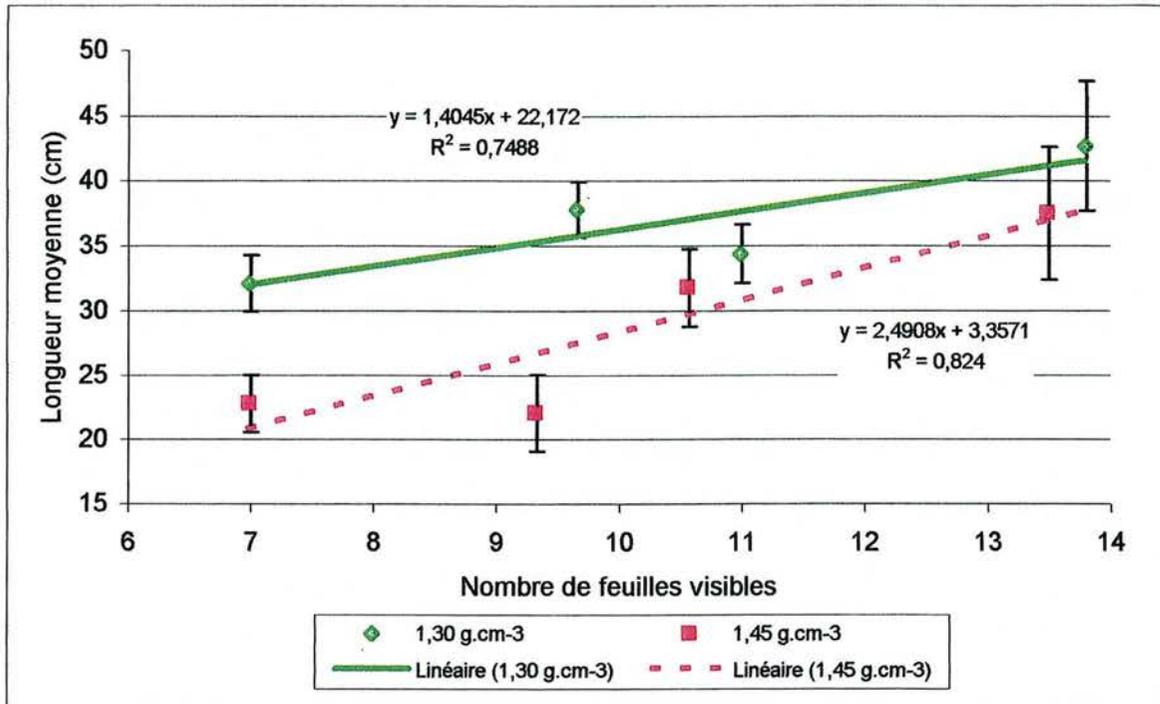
A la récolte, nous avons remarqué que l'extraction des racines était beaucoup plus difficile dans le cas de la densité apparente élevée ($1,45 \text{ g cm}^{-3}$) par rapport au sol témoin. En effet, le sol compacté était plus dur et les racines étaient fortement adhérentes aux particules de sol. De plus, dans le sol compacté, les racines nodales ont souvent poussé le long de la paroi du pot. Ceci indique que la force qu'elles ont exercé pour pénétrer dans le sol était plus grande dans le cas du sol tassé. Le deuxième phénomène que nous avons pu constater c'est que les racines sont visiblement plus épaisses dans le cas des plantes ayant subi la compaction du sol. Cette augmentation du diamètre est localisée surtout au niveau de la zone d'élongation et de l'apex. Des résultats similaires obtenus chez plusieurs espèces ont été publiés par Abdalla *et al.* (1967), Eavis (1972b), Baligar *et al.* (1975), Atwell (1990a), Veen et Boone (1990), Materechera *et al.* (1991) et Groleau-Renaud *et al.* (1998b).

2.2.1. Nombre de racines

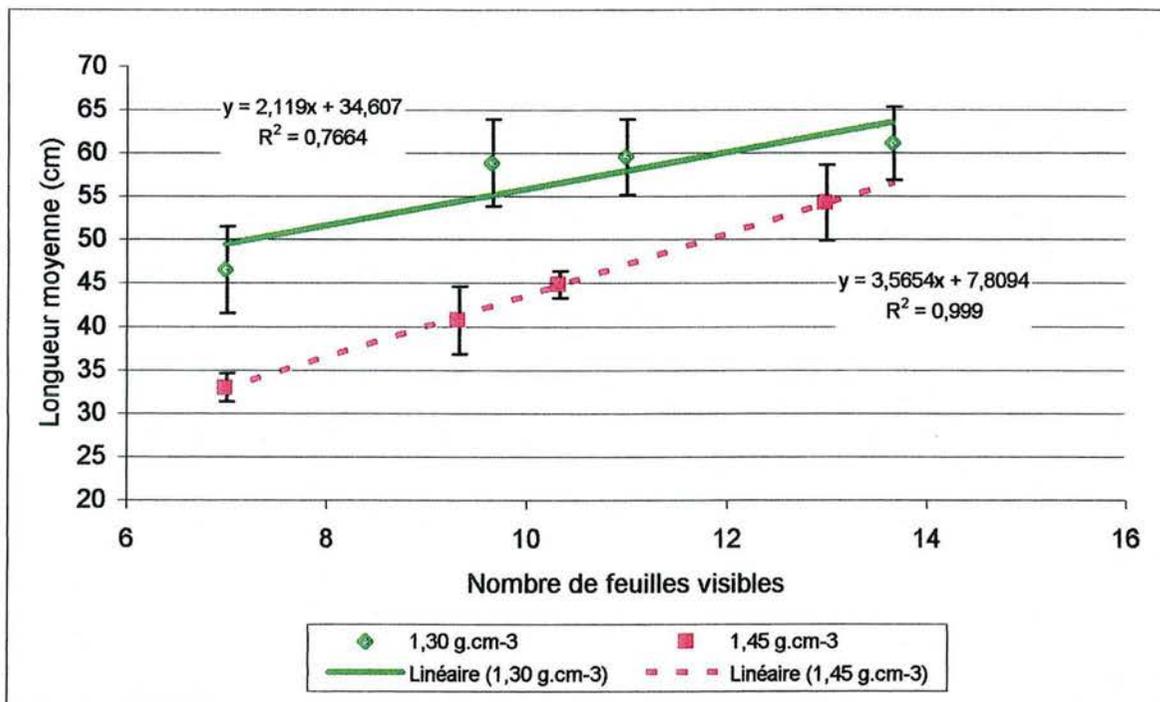
2.2.1.1. Nombre des axes racinaires nodaux

La figure 3.5 montre la relation de type linéaire entre le nombre de racines nodales et le nombre de feuilles visibles. Une corrélation très hautement significative est observée entre ces deux paramètres quel que soit le traitement. Le nombre de racines adventives augmente de 5 à l'âge de 21 jours (stade de 7 feuilles visibles) pour atteindre plus de 16 à la dernière récolte.

Concernant l'effet de la compaction du sol sur le nombre de racines nodales, nous ne pouvons pas signaler de différence induite par la contrainte imposée. Toutefois, en reliant le nombre de racines nodales au stade foliaire, nous pouvons observer une différence croissante en faveur du traitement $1,45 \text{ g cm}^{-3}$ (Fig. 3.5). Picard *et al.* (1985) ainsi que Pellerin (1993) ont observé une relation linéaire entre les rythmes d'émission des racines nodales et les rythmes d'apparition foliaire. De leur part, Aguirrezabal *et al.* (1993) ont constaté qu'un sol



A



B

Fig. 3.6. Effet de la densité apparente du sol sur la longueur moyenne des axes racinaires (A) nodaux et (B) séminaux en fonction du nombre de feuilles visibles.

tassé induit une diminution du nombre de racines adventives (nodales) émises par phytomère. Cette diminution n'intervient qu'à partir du quatrième phytomère. Nos résultats ne permettent pas de confirmer ou d'infirmier cette tendance étant donné que nous n'avons atteint que le deuxième phytomère.

2.2.1.2. Nombre des axes racinaires séminaux

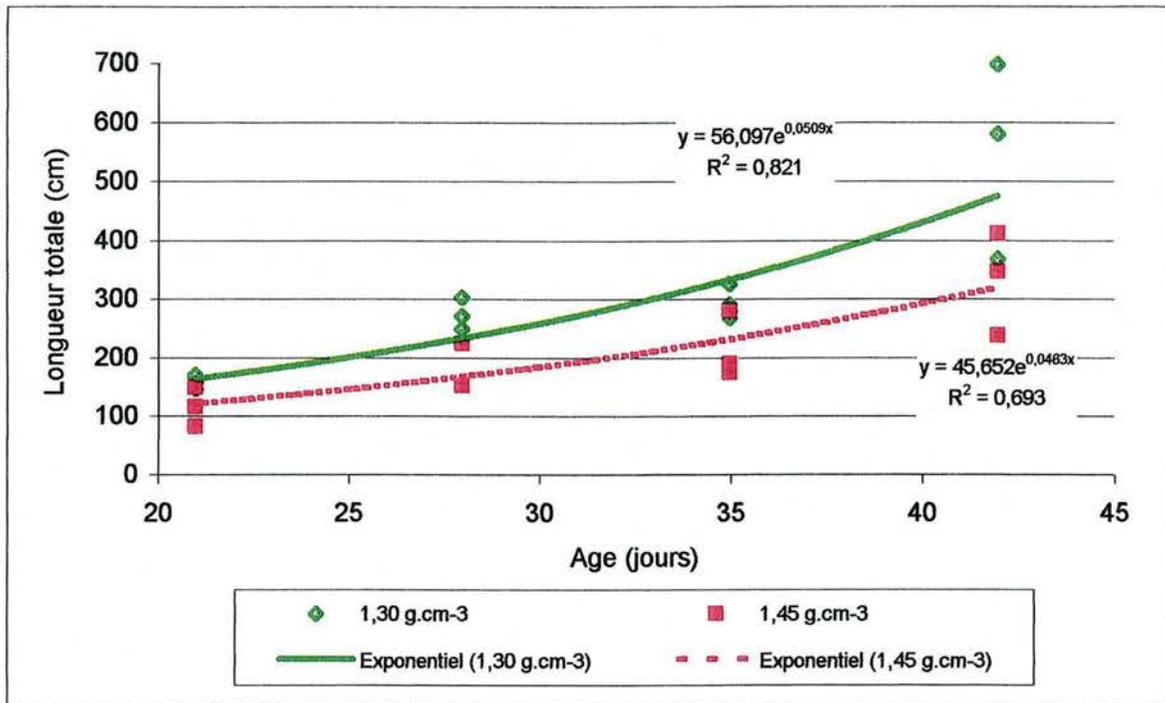
Le nombre de racines séminales de premier ordre est stable quel que soit l'âge ou le nombre de feuilles. De même, la compaction du sol n'exerce aucun effet où nous constatons que le nombre de racines émises est compris entre 4,33 et 4,67 racines par plante les deux densités apparentes. C'est un paramètre indépendant parce que la plupart des racines séminales sont émises à la germination (Picard *et al.*, 1985). Nos résultats rejoignent ceux de Panayiotopoulos *et al.* (1994) qui ont étudié l'effet de d'une gamme de densités apparentes du sol (allant de 0,95 à 1,4 g cm⁻³) sur la croissance racinaire des plantes de maïs cultivées au champ sur deux sols ayant différentes textures (un Alfisol et un Entisol). Ces auteurs ont rapporté que le nombre de racines séminales n'évolue plus après l'âge de 3 jours après la germination quels que soit la texture ou le type du sol. Ils ont aussi trouvé que la compaction du sol n'exerce pas d'effet significatif sur le nombre de racines séminales. Ces constatations ont été rapportées aussi chez le blé cultivé dans un sol sableux tassé (Atwell, 1990b). En effet, une densité apparente de l'ordre de 1,82 g cm⁻³ ne modifie pas le nombre de racines séminales émises par rapport à une densité apparente de 1,51 g cm⁻³.

2.2.2. Longueur racinaire

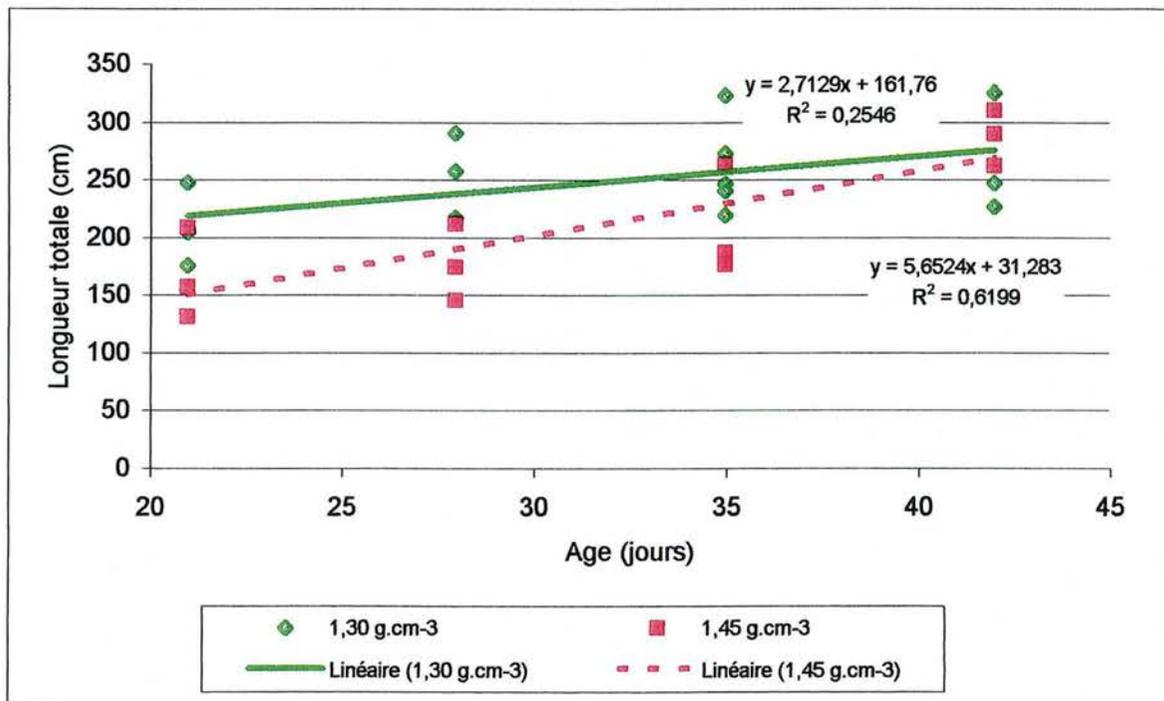
La longueur racinaire est le paramètre morphologique le plus sensible à la compaction du sol.

2.2.2.1. Longueur moyenne

L'augmentation de la densité apparente induit une forte diminution de la longueur moyenne des racines nodales surtout dans les premiers stades de culture (Fig. 3.6 A). A la première récolte, la longueur moyenne des racines nodales des plantes subissant la compaction du sol était de 23 cm contre 32 cm pour les plantes cultivées sur le sol favorable. Il convient de rappeler ici qu'il s'agit ici de la longueur moyenne pour toutes les racines nodales émises, ce qui signifie que les racines nodales qui viennent d'être émises ont eu du mal à pénétrer dans le sol compacté. La tendance est inversée aux stades suivants où la



A



B

Fig. 3.7. Effet de la densité apparente du sol sur la longueur totale des axes racinaires (A) nodaux et (B) séminaux en fonction de l'âge des plantes.

longueur moyenne des racines nodales des plantes témoins se stabilise alors que celle des plantes ayant subi la compaction du sol continue à augmenter. Par conséquent, la différence entre les deux traitements ne représente plus que 8% à l'âge de 42 jours.

Pour les racines séminales, nous observons un fort effet dépressif de la compaction du sol puisqu'à l'âge de 21 jours les racines des plantes en sol tassé avaient 33 cm de longueur en moyenne contre plus de 46 cm pour le traitement $1,30 \text{ g cm}^{-3}$. La différence persiste au stade suivant et nous avons enregistré des valeurs de 46 et 59 cm pour les traitements $1,45$ et $1,30 \text{ g cm}^{-3}$, respectivement. Cependant, nous observons avec les racines séminales la même tendance que celle dans le cas des racines nodales (Fig. 3.6 B). En effet, la différence entre les deux traitements diminue au fur et à mesure de l'âge des plantes et elle ne représente que 24 et 12% de la longueur moyenne des racines séminales du traitement témoin à l'âge de 35 et 42 jours, respectivement.

Ces résultats mettent en évidence un fort effet réducteur de la compaction du sol sur la longueur racinaire. La densification du sol augmente sa résistance à la pénétration racinaire. Ceci est vrai pour les deux types de racines, nodales et séminales, mais l'effet est plus marqué sur les dernières. En effet, les racines nodales sont plus épaisses et plus dures que les racines séminales, ce qui augmente leur capacité à explorer des couches de sol plus profondes et plus dures.

2.2.2.2. Longueur totale

La longueur totale des axes racinaires principaux est fortement affectée par la compaction du sol (Fig. 3.7). En effet, la longueur totale des racines nodales des plantes cultivées sur le sol compacté est inférieure à celle des plantes témoins de l'ordre de 30 à 40% selon les âges. La différence entre les deux traitements augmente en fonction du stade foliaire. Quant à la longueur totale des racines séminales, nous trouvons un fort effet dépressif de la compaction du sol à l'âge de 21 jours (7 feuilles visibles). Cependant, la différence entre les deux traitements diminue et les valeurs deviennent comparables à la fin de la culture.

D'autre part, outre cet effet de la compaction du sol, un ralentissement de l'élongation racinaire avec l'âge est observé dans le cas des plantes témoins. La longueur moyenne des racines principales, qu'elles soient nodales ou séminales, se stabilise au delà de l'âge de 28

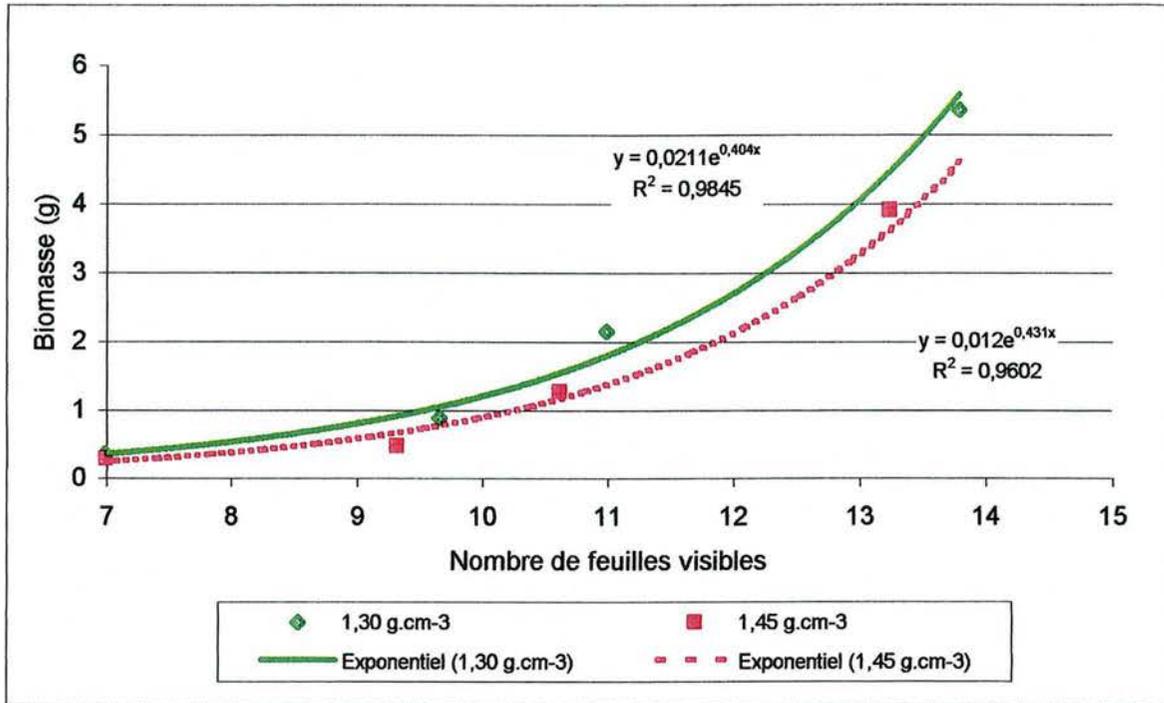


Fig. 3.8. Effet de la densité apparente du sol sur la biomasse racinaire totale en fonction du nombre de feuilles visibles.

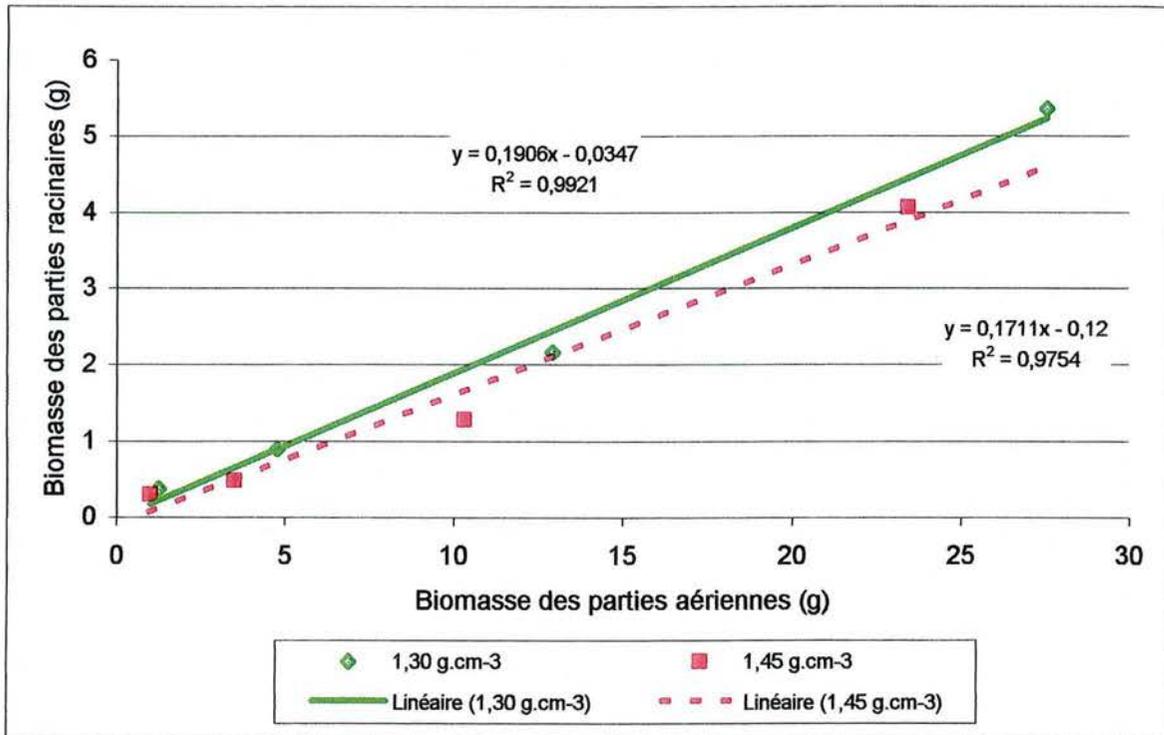


Fig. 3.9. Corrélation entre la biomasse racinaire totale et la biomasse des parties aériennes pour les quatre âges étudiés.

jours. Ce phénomène est dû à la fois à l'émission de nouvelles racines qui sont encore courtes au moment de la récolte et au ralentissement de l'élongation racinaire. Pellerin et Pagès (1994), travaillant sur la même variété de maïs, ont rapporté que la longueur des racines nodales augmente avec l'écoulement du temps thermique mais le rythme de cette élongation est décroissant.

Les données concernant la longueur racinaire montrent en général une diminution de ce paramètre avec l'augmentation de la densité apparente. Goss (1977) a observé une chute de l'ordre de 30% de la longueur des racines d'orge suite à l'application d'une pression de 25 kPa. Panayiotopoulos *et al.* (1994) ont rapporté une diminution de la longueur des racines séminales de maïs avec l'augmentation de la densité apparente. En effet, l'application d'une pression de l'ordre de 200 kPa sur un Alfisol modifie sa densité apparente de $0,95 \text{ g cm}^{-3}$ à $1,40 \text{ g cm}^{-3}$. Cette modification se traduit par une diminution de la longueur moyenne des racines séminales de l'ordre de 23%. De même, l'application de la même pression induit des résultats similaires sur un Entisol avec une réduction de 32% de la longueur racinaire. Les racines de ray-grass anglais (*Lolium perenne* L.) cultivé sur un sol ayant une densité apparente de $1,2 \text{ g cm}^{-3}$ sont 30% moins longues que celles des plantes non stressées (Houlbrooke *et al.*, 1997).

Pour résumer, il se trouve qu'à tous les stades étudiés et pour les deux types de racines, la compaction du sol induit une forte diminution de la longueur racinaire avec une différence très hautement significative.

2.2.3. Biomasse racinaire

La matière sèche du système racinaire augmente d'une façon exponentielle avec l'âge des plantes et le nombre de feuilles visibles (Fig. 3.8). Une diminution de la biomasse racinaire totale s'observe dans le cas des plantes ayant subi la densité $1,45 \text{ g cm}^{-3}$ quel que soit le stade étudié.

La biomasse racinaire totale (racines nodales et séminales de tous les ordres) diminue avec l'augmentation de la densité apparente du sol. A l'âge de 21 jours, la biomasse racinaire totale des plantes cultivées sur le sol compacté est de 0,29 g contre 0,37 g pour les plantes témoins. A 28 jours de culture, la différence entre les deux traitements atteint son maximum

où la biomasse des plantes subissant la densité apparente $1,45 \text{ g cm}^{-3}$ ne représente que 54% de celle des plantes témoins. Toutefois, cet écart diminue continuellement à l'âge de 35 et 42 jours et nous pouvons observer des valeurs de biomasse racinaire de l'ordre de 1,27 et 3,9 g pour les plantes soumises à la compaction du sol contre 2,15 et 5,35 g pour les témoins, respectivement.

L'effet de la compaction du sol est plus clair chez les racines séminales par rapport aux racines nodales (Tableau 3.1). Au bout de 42 jours de culture, la compaction entraîne une baisse de la biomasse des racines séminales de l'ordre de la moitié par rapport aux plantes témoins, alors que la diminution dans le cas des racines nodales ne représente que 25%.

La réponse variable entre les deux types de racines semble en accord avec les résultats concernant la longueur racinaire car l'effet du traitement est toujours plus visible sur les racines séminales surtout aux stades jeunes.

Masle *et al.* (1990) ont rapporté la même tendance avec l'âge chez des plantes de blé. La modulation de la densité apparente de $1,17 \text{ g cm}^{-3}$ à $1,37 \text{ g cm}^{-3}$ réduit la biomasse racinaire de l'ordre de 40 à 50% à 9 jours contre 20% à l'âge de 16 jours.

2.2.4. Taux de croissance relatif des parties racinaires

Le taux de croissance relatif des parties racinaires est présenté dans le Tableau 3.4.

Tableau 3.4. Taux de croissance relatif (en $\text{g g}^{-1} \text{ jour}^{-1}$) pour les parties racinaires en fonction de la densité apparente du sol et de l'âge des plantes.

Age (jours)	$1,30 \text{ g cm}^{-3}$	$1,45 \text{ g cm}^{-3}$
21-28	0,084	0,056
29-35	0,080	0,089
36-42	0,085	0,096

Le taux de croissance relatif de la biomasse des parties racinaires des plantes témoins est stable entre 0,080 et 0,085 $\text{g g}^{-1} \text{ jour}^{-1}$ pour toute la durée de culture (Tableau 3.4). Concernant les plantes cultivées sur le sol compacté, ce taux augmente de 0,056 $\text{g g}^{-1} \text{ jour}^{-1}$ pour la période 21 à 28 jours pour atteindre 0,089 $\text{g g}^{-1} \text{ jour}^{-1}$ entre l'âge de 29 et 35 jours et

dépasser, ainsi, celui des plantes témoins. Cette tendance continue jusqu'à la fin de la culture où nous pouvons observer des valeurs de 0,096 et 0,085 g g⁻¹ jour⁻¹ pour les traitements 1,45 et 1,30 g cm⁻³, respectivement. Ces résultats montrent que les racines, sévèrement affectées par la compaction du sol, rattrapent une grande partie du retard qu'elles ont pris pendant les premiers stades de culture. Nos résultats confirment des observations rapportées par Masle *et al.* (1990) chez des plantes de blé cultivées sur un sol compacté. Ces auteurs ont rapporté qu'au bout d'une semaine de culture le taux de croissance relatif des racines des plantes cultivées sur le sol compacté a commencé à dépasser son homologue chez les plantes témoins (0,16-0,26 g g⁻¹ jour⁻¹ contre 0,11-0,16 g g⁻¹ jour⁻¹, respectivement).

2.3. Rapport biomasse parties racinaires: biomasse parties aériennes

Une très forte corrélation existe entre la biomasse des parties aériennes et celle des parties racinaires (Fig. 3.9). La relation entre les deux biomasse peut être écrite sous la forme suivante :

Traitement 1,30 g cm ⁻³	$y = 0,1906x - 0,0347$	$(R^2 = 0,9921)$
Traitement 1,45 g cm ⁻³	$y = 0,1711x - 0,12$	$(R^2 = 0,9754)$

Où

y : biomasse racinaire totale

x : biomasse des parties aériennes

Cependant, la réponse différente entre parties aériennes et racinaires vis-à-vis de la compaction du sol se traduit sur le rapport biomasse PR : PA (Tableau 3.1). En effet, les plantes subissant la compaction du sol possèdent un ratio PR : PA nettement inférieur à celui des plantes témoins sauf dans le cas des plantes récoltées à l'âge de 21 jours où nous observons un rapport identique chez les deux traitements. Le rapport PR : PA diminue de 0,28 pour les deux traitements à l'âge de 21 jours pour atteindre son minimum à l'âge de 35 jours (0,12 et 0,17 pour les plantes stressées et témoins, respectivement). Cette différence entre les deux traitements persiste jusqu'à la fin de la culture où le rapport PR : PA est de l'ordre de 0,17 et 0,19 pour les traitements 1,45 et 1,30 g cm⁻³.

Ces résultats sont en accord avec les données de Lipiec *et al.* (1996) qui ont détecté une diminution de ce ratio dans le cas des maïs cultivés sur un sol ayant une densité apparente de $1,42 \text{ g cm}^{-3}$ par rapport à la densité témoin dans leur étude ($1,28 \text{ g cm}^{-3}$). Toutefois, une densité assez élevée ($1,58 \text{ g cm}^{-3}$) induit une forte augmentation de ce rapport suite à la sévère chute de la biomasse des parties aériennes. Des valeurs de 0,13, 0,11 et 0,19 sont enregistrées pour les densités 1,28, 1,42 et $1,58 \text{ g cm}^{-3}$, respectivement (Lipiec *et al.*, 1996). De même, Ekwue et Stone (1995) ont étudié l'effet de la compaction du sol et de son niveau hydrique sur la croissance de maïs. Le calcul du ratio PR : PA à partir de leurs données montre en règle générale une diminution de ce rapport avec l'augmentation de la pression appliquée sur le sol. En fin, Atwell (1990a) a observé un effet similaire de la compaction du sol sur le rapport PR : PA chez du blé cultivé sur un sol sableux ayant deux densités apparentes.

La compaction du sol exerce un effet négatif et direct sur le développement du maïs évalué par le nombre de feuilles visibles. Les plantes cultivées sur le sol compacté ont émis la treizième feuille avec un retard de 2 jours par rapport aux plantes témoins. Ce retard explique en grande partie la différence observée entre les deux traitements au niveau de la croissance des parties aériennes. A l'âge de 42 jours, cette différence atteint 8% de la hauteur des plantes, 16% de la surface foliaire et 15% de la biomasse sèche des parties aériennes. Le taux de croissance relatif des parties aériennes diminue avec l'âge des plantes. Pendant les stades jeunes, ce taux est inférieur chez les plantes stressées par rapport aux plantes témoins. Au-delà de l'âge de 35 jours, l'accumulation relative de la matière sèche devient légèrement plus importante chez les plantes cultivées sur le sol compacté.

Concernant les racines, la contrainte mécanique induit une augmentation du diamètre racinaire. De plus, une diminution allant jusqu'à 42% de la longueur moyenne des axes racinaires principaux est observée dans le cas des plantes soumises à la compaction du sol. La biomasse totale sèche des racines nodales et séminales subit une diminution de 25 à 45% par rapport aux plantes témoins. Le taux de croissance relatif de la biomasse racinaire est affaibli par la compaction du sol aux premiers stades de culture. Cependant, à partir de l'âge de 35 jours, ce taux devient plus important dans le cas des plantes soumises à la compaction du sol par rapport aux plantes témoins. Le rapport biomasse PR : PA diminue fortement dans le cas des plantes stressées où nous

pouvons observer des valeurs de l'ordre de 0,12 à 0,28 contre 0,17 à 0,28 pour les plantes témoins.

3. EFFET DE LA COMPACTION DU SOL SUR LES FLUX DE CARBONE

3.1. Photosynthèse

Lorsqu'un végétal est exposé à une contrainte externe, il se produit des modifications physiologiques qui lui permettent de s'adapter ou de s'affranchir de cette contrainte. Ces changements vont affecter ensuite la morphologie de la plante en terme de développement et de croissance. C'est pourquoi nous nous intéressons aux changements physiologiques aux niveaux de l'activité photosynthétique des plantes et de la répartition du carbone assimilé entre les différents compartiments du système.

L'activité photosynthétique est un facteur très important dans la réaction du végétal vis-à-vis d'une contrainte subie. En effet, l'impact de cette contrainte sur la plante repose en grande partie sur la façon dont ce stress peut affecter le processus de photosynthèse et les réactions associées. L'étude de l'évolution de l'activité photosynthétique du maïs en fonction de la densité apparente du sol et de l'âge des plantes nous permet de déterminer la quantité du carbone entrant dans le système pour les densités 1,30 et 1,45 g cm⁻³ à chaque âge étudié.

Le terme « photosynthèse nette » utilisé ici correspond au carbone total fixé moins le carbone dégagé par la respiration des parties aériennes pendant la réalisation de l'essai.

3.1.1. Evolution avec l'âge

Aux stades jeunes, nous observons une augmentation de l'activité photosynthétique nette, exprimée par le taux d'assimilation du gaz carbonique par unité de surface foliaire, avec l'évolution de l'âge des plantes (Fig. 3.10). Le taux d'assimilation nette par mètre carré continue à augmenter jusqu'à l'âge de 35 et 39 jours pour les plantes stressées et pour les témoins, respectivement. A ces deux points, la moyenne des valeurs maximales est de 13,04 et 13,72 $\mu\text{mol.m}^{-2} \text{s}^{-1}$ pour les densités 1,30 et 1,45 g cm⁻³, respectivement. Une stabilité de l'activité photosynthétique est observée après cette valeur maximale dans le cas des plantes témoins, alors que nous remarquons une tendance à la baisse chez les plantes stressées (Fig. 3.10). Cet effet de l'âge sur le taux d'assimilation du carbone est très hautement significatif ($P < 0,001$).

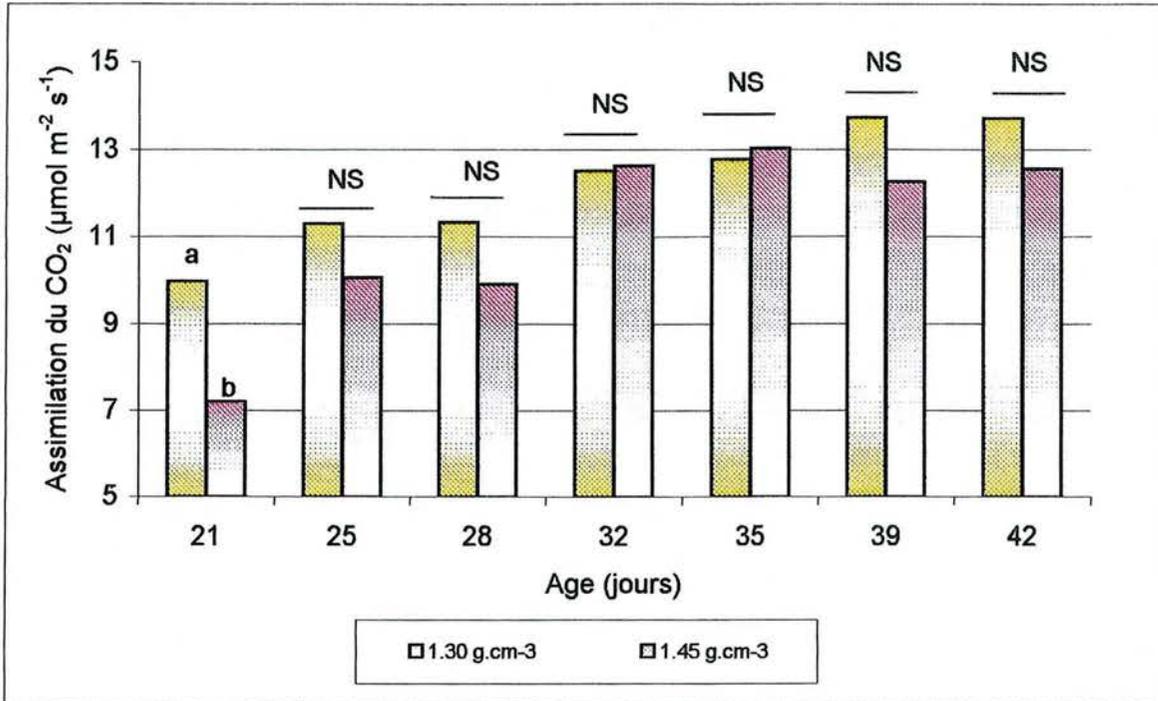


Fig. 3.10. Evolution de l'assimilation du carbone par unité de surface foliaire en fonction de la densité apparente du sol et de l'âge des plantes.

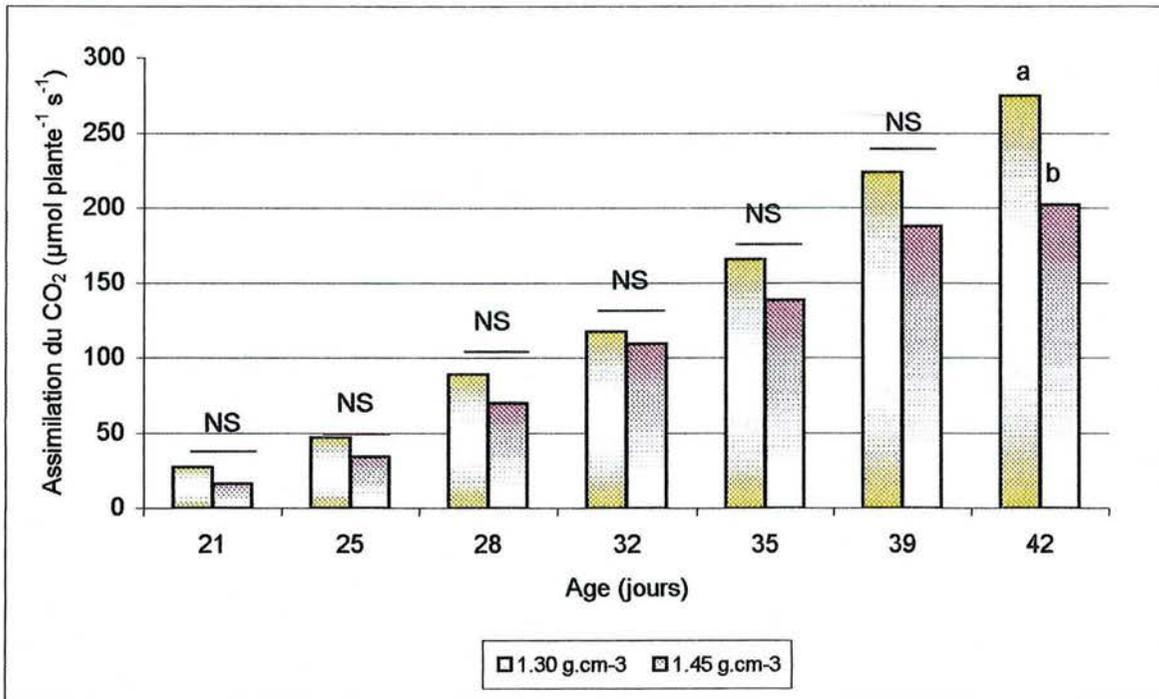


Fig. 3.11. Evolution de l'assimilation du carbone par plante en fonction de la densité apparente du sol et de l'âge des plantes.

L'évolution de l'assimilation du carbone en fonction de l'âge des plantes que nous avons observée est similaire à celle rapportée par Stirling *et al.* (1994) sur une feuille d'un maïs cultivé au champ. En étudiant l'activité photosynthétique de la quatrième feuille de maïs en fonction de son âge, ils ont mis en évidence l'existence d'une courbe hyperbolique avec un maximum à l'âge de 50 degrés-jour. En conditions de pleine lumière (intensité lumineuse saturée), l'assimilation du carbone augmente fortement avec l'âge pour atteindre son maximum ($27 \mu\text{mol m}^{-2} \text{s}^{-1}$) quand la feuille accumule $50 \text{ }^\circ\text{C j}$ avant de diminuer de nouveau. A une intensité lumineuse donnée, l'absorption du gaz carbonique augmente entre les âges de 6 et 12 jours après l'émergence. Cependant, à l'âge de 37 jours, ces auteurs montrent que l'activité photosynthétique devient nettement inférieure par rapport aux autres âges. Cela indique que l'activité photosynthétique atteint sa valeur maximale entre l'âge de 12 jours et l'âge de 37 jours.

Des résultats qui montrent une évolution biphasique de l'activité photosynthétique ont été publiés par Ruget *et al.* (1981). A l'échelle d'une plante entière de maïs, ces auteurs ont observé une forte augmentation de l'assimilation du carbone qui atteint son maximum au stade 10 feuilles, ce qui correspond dans notre cas à des plantes âgées de 32 à 35 jours. Au-delà de ce stade, l'assimilation du gaz carbonique diminue brutalement. Cette chute commence avant la floraison mâle, donc avant que les feuilles soient entièrement étalées. Ceci signifie que la quantité de carbone assimilée à l'échelle de la plante commence à diminuer alors que la surface foliaire continue à augmenter. Autrement dit, une diminution de l'assimilation du carbone par unité de surface foliaire commence avant la floraison. De même, Girardin *et al.* (1985) ont mis en évidence sur des maïs cultivés en conditions contrôlées l'existence d'une phase de croissance de l'activité photosynthétique suivie par une phase de décroissance qui commence entre les âges de 30 et 35 jours.

Ce comportement photosynthétique existe aussi chez les espèces en C3. Un « vieillissement photosynthétique » a été observé chez des arbres fruitiers (Porphiglia et Barden, 1980 ; Fujii et Kennedy, 1985).

3.1.2. Effet de la compaction du sol

Nous avons détecté un effet dépressif de la compaction du sol sur l'activité photosynthétique en terme de μmol du CO_2 assimilé par mètre carré de surface foliaire par

seconde. Cet effet est particulièrement remarquable aux stades les plus jeunes (de l'âge de 21 jours jusqu'à l'âge de 28 jours). A l'âge de 21 jours, la valeur moyenne d'assimilation du carbone chez les plantes témoins est de $9,97 \mu\text{mol m}^{-2} \text{s}^{-1}$ contre $7,2 \mu\text{mol m}^{-2} \text{s}^{-1}$ pour les plantes subissant la compaction du sol, et cette différence entre les deux traitements est significative au seuil de $P < 0,05$. A l'approche du stade reproducteur (32 à 42 jours correspondant à 10 à 14 feuilles), les valeurs des deux traitements deviennent comparables et l'activité photosynthétique traverse une phase de plateau avant de commencer à diminuer. Toutefois, il convient de noter que les plantes cultivées sur le sol compacté atteignent cette phase plateau plus précocement que les plantes témoins. A la dernière date de récolte, nous avons enregistré une assimilation de $12,56 \mu\text{mol m}^{-2} \text{s}^{-1}$ pour la densité $1,45 \text{ g cm}^{-3}$ et $13,71 \mu\text{mol m}^{-2} \text{s}^{-1}$ pour le traitement $1,30 \text{ g cm}^{-3}$. Cependant, il convient de remarquer que la variabilité de l'activité photosynthétique entre les plantes du même âge subissant la compaction du sol était plus élevée que celle que l'on a trouvée entre les plantes témoins.

Quant à l'assimilation totale par plante, nous trouvons une diminution systématique dans le cas des plantes soumises à la compaction du sol par rapport aux témoins (Fig. 3.11). Néanmoins, cet effet est significatif seulement au stade 42 jours.

Bethenod *et al.* (1996) ont étudié l'effet de la compaction du sol sur l'activité photosynthétique de maïs âgées de 62 à 70 jours. En effet, les plantes cultivées sur un sol ayant une densité apparente de $1,35 \text{ g cm}^{-3}$ possèdent une activité photosynthétique nettement plus élevée que celle des plantes cultivées sur un sol compacté ($1,60 \text{ g cm}^{-3}$). Les valeurs d'assimilation du gaz carbonique par unité de surface foliaire oscillent entre 5 et $40 \mu\text{mol m}^{-2} \text{s}^{-1}$ pour le traitement sol compacté contre des valeurs allant de 25 à $50 \mu\text{mol m}^{-2} \text{s}^{-1}$ pour le sol non compacté. De plus, la variabilité était plus importante au sein du traitement sol compacté par rapport au traitement témoin.

Nous avons constaté que l'effet dépressif de la compaction du sol sur l'activité photosynthétique n'est pas systématique. Cet effet disparaît entre l'âge de 32 jours et l'âge et 35 jours. Des résultats similaires ont été publiés par Zainol *et al.* (1989). Ces auteurs ont trouvé une diminution de la photosynthèse nette chez des maïs âgés de 28 jours subissant la compaction du sol alors que cet effet n'a pas pu être détecté chez des plantes âgées de 31 jours.

Cependant, il faut noter que nos valeurs sont plus faibles que celles rapportées dans les travaux que nous venons de citer. Cette différence de l'ordre de grandeur est due aux conditions climatiques très différentes entre notre étude et les travaux menés au champ. A titre d'exemple, le flux de photons utiles pour la photosynthèse (PPFD) dans les expérimentations de Bethenod *et al.* (1996) était compris entre 640 et 1600 $\mu\text{mol m}^{-2} \text{s}^{-1}$ contre des valeurs de 300 à 400 $\mu\text{mol m}^{-2} \text{s}^{-1}$ dans notre cas. Chez le maïs, il a déjà été montré que la saturation lumineuse de l'assimilation nette de CO_2 ne peut être atteinte que sous des PPFD beaucoup plus élevés que les PPFD habituels de culture (Chen *et al.*, 1970). De même, la température optimale pour l'assimilation nette de CO_2 chez le maïs est située à 35-40°C (Morot-Gaudry et Jolivet, 1983). Ainsi, ce facteur fournit un élément supplémentaire d'explication de la variation entre nos données et celle documentées dans d'autres travaux. En effet, la température diurne dans l'étude de Bethenod *et al.* (1996) était de 26 à 30°C contre 23 °C dans nos conditions. Ce genre de variation est valable pour toutes les expériences qui se déroulent au champ où le PPFD peut dépasser 2500 $\mu\text{mol m}^{-2} \text{s}^{-1}$ par temps clair en juillet et la température peut atteindre plus de 30°C.

Plusieurs auteurs ont rapporté que l'effet dépressif de la compaction du sol que nous pouvons remarquer est le résultat d'une diminution probable au niveau de la conductance stomatique. En effet, une très forte corrélation existe entre l'assimilation du carbone et la conductance stomatique (Wong *et al.*, 1979). Cet effet sur la conductance stomatique a été observé chez le blé (Masle et Passioura, 1987 ; Masle *et al.*, 1990), l'orge (Masle, 1992) et le maïs (Tardieu *et al.*, 1992 ; Lipiec *et al.*, 1996). Masle *et al.* (1990) rapportent qu'un facteur généré par l'effet de l'impédance mécanique est responsable de cette diminution. Ce facteur a fait l'objet d'une synthèse bibliographique par Tardieu (1994) qui a confirmé cette hypothèse par la mise en évidence d'un signal hormonal issu des racines stressées. Ce signal est sous forme d'acide abscissique (ABA) produit dans les racines et migrant vers les stomates via le xylème. En effet, l'augmentation de la concentration d'acide abscissique dans le jus du xylème induit une diminution de la conductance stomatique. Ce phénomène a été observé chez des plantes de maïs cultivées sur un sol compacté dont la couche superficielle est sèche malgré la présence d'une quantité adéquate d'eau. Des plantes cultivées dans les mêmes conditions mais arrosées quotidiennement n'ont pas montré d'effet similaire. Ces résultats suggèrent la présence d'une interaction entre la compaction et l'état hydrique du sol.

En résumé, nous trouvons que l'activité photosynthétique par unité de surface foliaire augmente pendant la phase végétative de croissance pour les deux traitements étudiés. Cette activité atteint son maximum à l'approche de la phase reproductive (initiation de la panicule mâle).

Dans nos conditions, la compaction du sol provoque une diminution de l'activité photosynthétique chez le maïs. La valeur moyenne de cette activité pour tous les âges chez les plantes témoins est de l'ordre de $12,19 \mu\text{mol m}^{-2} \text{s}^{-1}$ contre $11,10 \mu\text{mol m}^{-2} \text{s}^{-1}$ pour les plantes stressées.

L'effet de la compaction du sol est plus remarquable pendant les premiers stades de croissance. De plus, les plantes cultivées sur le sol compacté atteignent la phase de décroissance de l'activité photosynthétique plus précocement que les plantes témoins. Cependant, il existe une grande variabilité dans les résultats surtout dans le cas des plantes ayant subi la compaction du sol.

3.2. Bilan carboné

Le carbone assimilé pendant la photosynthèse est réparti dans les différents compartiments du système plante-sol. Les organes producteurs d'assimilats, soit par la photosynthèse soit par la mobilisation des réserves, sont désignés par le terme « sources ». Les « puits » sont les organes consommateurs pour la croissance, la respiration, les échanges métaboliques ou la mise en réserve. Les relations entre les sources et les puits sont surtout gouvernées par le stade de développement, le génotype et l'environnement.

L'ensemble des données concernant l'activité photosynthétique des plantes et les informations apportées par le marquage des plantes au ^{14}C nous permettent de mieux comprendre les relations sources-puits et d'étudier l'effet de la compaction du sol sur ces relations.

Les plantes ont été récoltées 42 heures après une courte exposition à une atmosphère enrichie en ^{14}C pendant 19 à 126 min. selon l'âge des plantes (cf. chapitre II, paragraphe 3.3).

Tableau 3.5. Radioactivité retrouvée (en kBq) dans les différents compartiments en fonction de la densité apparente du sol et de l'âge des plantes.

Age (jours)	22		29		35		42		
	Densité apparente (g cm ⁻³)	1,30	1,45	1,30	1,45	1,30	1,45	1,30	1,45
Tiges		226,2	155,1	242,8	195,3	241,5	313,9	315,5	232,0
Panicule								68,6	47,6
Feuilles jeunes		251,4	212,3	245,1	212,6	159,1	138,4	207,7	242,3
Feuilles déployées		13,0	19,1	6,9	9,8	22,3	12,1	12,9	37,4
Feuilles (total)		264,4	231,4	252,0	222,4	181,4	150,5	220,6	279,7
Parties aériennes (total)		490,6	386,5	494,9	417,7	422,9	464,5	604,7	559,3
Racines nodales		16,4	16,3	127,9	70,1	76,5	37,5	69,0	75,0
Racines séminales		46,4	12,9	12,4	6,6	16,6	8,9	8,8	5,7
Racines (total)		62,8	29,2	140,3	76,6	93,0	46,4	77,8	80,7
Sol rhizosphérique		2,7	4,7	1,8	2,9	12,5	27,6	8,1	12,5
Sol non rhizosphérique		31,2	60,6	30,6	22,0	21,2	70,5	48,9	47,9
Sol (total)		33,9	64,9	32,4	24,9	33,6	98,1	56,9	60,4
Total		587,3	480,5	667,5	519,3	549,5	609,0	739,5	700,4

La répartition du carbone est étudiée dans les compartiments végétaux et dans le sol. Il s'agit ici de l'assimilation nette correspondant au carbone total assimilé moins le carbone perdu par la respiration des parties aériennes. Il convient de rappeler que la quantité de ^{14}C perdu par la respiration rhizosphérique n'a pas pu être estimée à cause d'une perte de l'étanchéité au niveau du compartiment souterrain. La résistance élevée au niveau des pièges à soude a engendré une surpression dans les pots hermétiquement fermés provoquant ainsi une fuite au niveau du joint de silicone autour de la tige. Pour ne pas modifier la concentration en gaz carbonique et l'activité spécifique dans l'enceinte, nous avons évacué l'atmosphère du sol hors de la chambre à travers le tuyau d'irrigation. En conséquence de cette fuite, les résultats de répartition de ^{14}C sont établis sans cette fraction de respiration rhizosphérique.

3.2.1. Quantité de ^{14}C retrouvée

Le Tableau 3.5 montre, pour les deux densités apparentes, la quantité de radioactivité récupérée dans chaque compartiment du système maïs-sol à l'exception de la respiration rhizosphérique. Le terme exsudats racinaires ou exsudation utilisé ici signifie la quantité de ^{14}C retrouvée dans le sol à la fin du temps de chasse. Ce terme comprend alors les exsudats *sensu stricto*, les mucilages et le ^{14}C des cellules racinaires desquamées.

L'effet de la compaction du sol sur la quantité de ^{14}C assimilé et retrouvé dans le système est fonction de l'âge des plantes (Fig. 3.12). La comparaison de moyennes (PPDS au seuil de $P < 0,05$) montre une différence significative entre les deux traitements aux stades jeunes. En effet, à l'âge de 22 jours, l'ensemble de compartiments (organes végétaux plus sol) du système des plantes cultivées sur le sol compacté ont accumulé 481 kBq en moyenne contre 587 kBq pour les plantes témoins. Le même phénomène est observé à l'âge de 29 jours. Cependant, cet effet ne s'observe pas chez les plantes âgées de 5 et de 6 semaines où nous pouvons apprécier des valeurs comparables pour les deux traitements. Sur toute la durée de culture, il existe un effet dépressif et significatif ($P < 0,10$) de la compaction du sol sur l'activité retrouvée dans le système maïs-sol.

Globalement, nous remarquons une augmentation de la quantité de ^{14}C récupérée avec le vieillissement des plantes. Sachant que la quantité de radioactivité injectée au départ est la même à toutes les dates de marquage et que l'envoi de ^{14}C s'arrête lorsque les deux tiers de cette quantité sont assimilés, nous pouvons supposer que la quantité de radioactivité assimilée

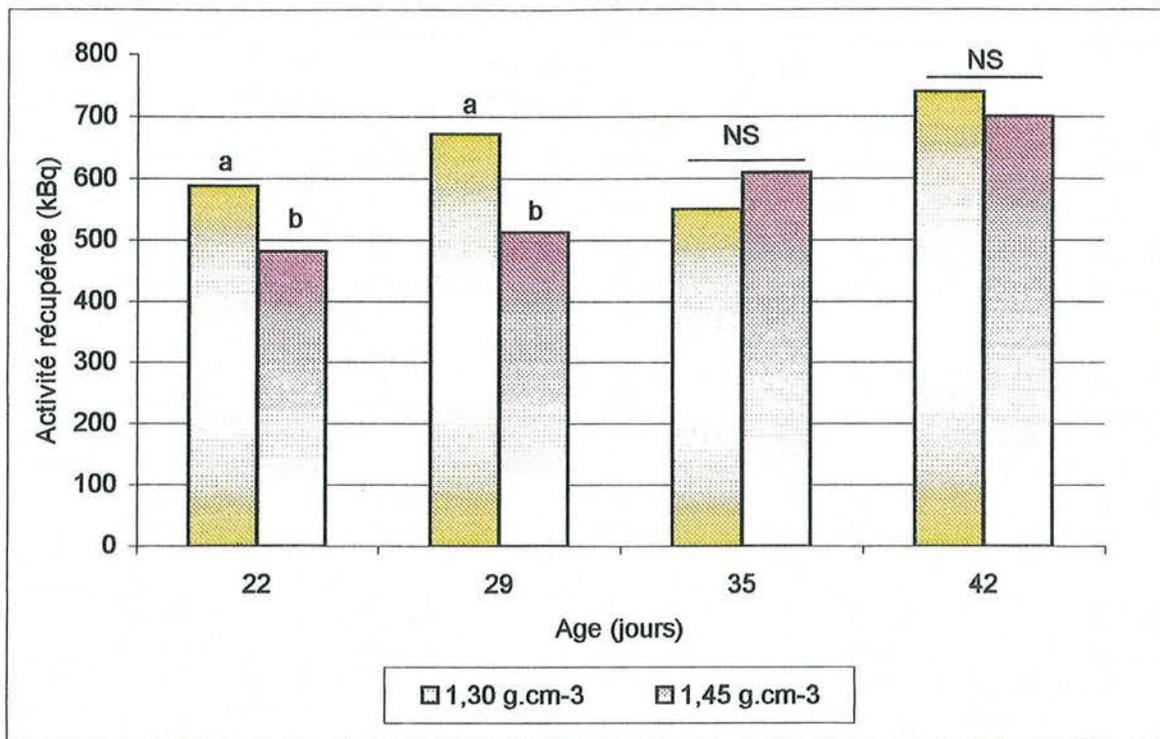


Fig. 3.12. Effet de la densité apparente du sol sur la quantité de radioactivité retrouvée dans le système maïs-sol en fonction de l'âge des plantes.

pendant chaque marquage est constante pour chaque traitement. Cependant, la quantité totale de radioactivité récupérée dans tous les compartiments (à l'exception de celui de la respiration rhizosphérique qui n'a pas pu être estimée) augmente significativement ($P < 0,01$) avec l'âge des plantes (Fig. 3.12). Il est donc possible d'en déduire que la fraction du carbone perdu via la respiration rhizosphérique par rapport au carbone total fixé diminue avec le vieillissement des plantes. Ceci est valable pour les deux traitements à l'exception des plantes témoins âgées de 35 jours. Cette hypothèse ne peut être valable qu'en supposant que la fraction du ^{14}C rejeté dans l'atmosphère par la respiration des parties aériennes, pendant la période entre le marquage et l'échantillonnage, est négligeable.

Conformément avec notre hypothèse, d'autres travaux ont mis en évidence une baisse de la respiration racinaire avec l'âge des plantes. Liljeroth *et al.* (1994) ont montré que la fraction du carbone respiré par les racines et le sol chez le maïs diminue de 11,6% à l'âge de 44 jours pour atteindre 9,9% à l'âge de 57 jours. De même, Merckx *et al.* (1985) ont signalé une chute de la proportion du carbone respiré par le compartiment souterrain chez des plantes de maïs âgées de 46 à 111 jours.

3.2.2. Répartition du carbone

Le terme « répartition » désigne la quantité de ^{14}C allouée à un compartiment du système plante-sol par rapport à la quantité totale de ^{14}C retrouvée dans le système entier ramenée en terme de pourcentage. La quantité de carbone répartie dans un compartiment reflète la force de puits du compartiment. Ce carbone est utilisé dans les processus de maintien et de croissance de chaque organe. La répartition du carbone entre les différents compartiments est contrôlée par la quantité disponible dans les sources (composés stockés ou assimilats récemment fixés par les parties aériennes) et par la force de chaque puits. Cette force de puits est le produit de la taille du puits et de son activité métabolique.

La distribution des assimilats récents entre les différents compartiments de système maïs-sol est illustrée dans le Tableau 3.6.

3.2.2.1. Répartition dans les organes végétaux

Dans nos conditions, la compaction du sol ne modifie pas la répartition du carbone entre les parties aériennes d'un côté et les compartiments souterrains de l'autre côté (Fig. 3.13

Tableau 3.6. Répartition de la radioactivité retrouvée (en % de la radioactivité totale retrouvée) dans les différents compartiments en fonction de la densité apparente du sol et de l'âge des plantes.

Age (jours)	22 jours		29 jours		35 jours		42 jours		
	Densité apparente (g cm ⁻³)	1,30	1,45	1,30	1,45	1,30	1,45	1,30	1,45
Tiges		38,5	32,3	36,4	37,6	43,9	51,5	42,7	33,1
Panicule								9,3	6,8
Feuilles jeunes		42,8	44,2	36,7	40,9	29,0	22,7	28,1	34,6
Feuilles déployées		2,2	4,0	1,0	1,9	4,1	2,0	1,7	5,3
Feuilles (total)		45,0	48,2	37,8	42,8	33,0	24,7	29,8	39,9
Parties aériennes (total)		83,5	80,4	74,1	80,4	76,4	76,2	81,6	79,8
Racines nodales		2,81	3,56	19,16	13,49	14,44	6,17	9,39	10,72
Racines séminales		7,97	2,64	1,85	1,27	2,98	1,46	1,20	0,80
Racines (total)		10,78	6,20	21,01	14,76	17,42	7,63	10,59	11,52
Sol rhizosphérique		0,46	0,97	0,26	0,56	2,27	4,54	1,09	1,78
Sol non rhizosphérique		5,31	12,62	4,58	4,24	3,85	11,57	6,61	6,84
Sol (total)		5,78	13,59	4,85	4,80	6,12	16,11	7,70	8,62

et 3.14). Cependant, ce facteur induit des changements de modalités de répartition, d'une part entre les tiges et les feuilles, et d'autre part entre les racines et le sol. Ces changements sont détaillés ci-après.

3.2.2.1.a. Parties aériennes

Evolution avec l'âge

Concernant les organes aériens, nous observons que la proportion du ^{14}C qui reste dans les parties aériennes des plantes témoins oscille entre 74 et 84% (à 29 et à 22 jours respectivement) du ^{14}C total récupéré dans la plante et dans le sol (Fig. 3.14). Pour le traitement $1,45 \text{ g cm}^{-3}$, cette proportion varie entre 76% à l'âge de 22 jours et 80% à 29 jours. Toutefois, les différences entre les deux traitements ne sont pas significatives ($P < 0,05$).

Une analyse plus détaillée au sein des parties aériennes nous montre une diminution constante du carbone retenu dans les feuilles des plantes témoins en fonction du vieillissement des plantes (Fig. 3.15). Quant aux plantes cultivées sur le sol compacté, la proportion du ^{14}C retrouvé dans les feuilles diminue lentement avec l'âge des plantes à l'exception des plantes âgées de 35 jours caractérisées par une forte baisse de cette fraction.

La proportion du ^{14}C retenu dans les tiges augmente avec le vieillissement des plantes pour atteindre son maximum à l'âge de 35 jours. Après cet âge, cette proportion diminue à nouveau surtout dans le cas des plantes ayant subi la compaction du sol. De toute façon, les valeurs de cette proportion sont beaucoup plus variables d'un âge à l'autre dans le cas des plantes du traitement sol compacté par rapport aux celles du sol témoin qui possèdent des proportions plus ou moins stables (36 à 44% du ^{14}C retrouvé).

Effet de la compaction du sol

L'augmentation de la densité apparente du sol stimule l'allocation du carbone récemment fixé aux feuilles (Fig. 3.15). En effet, la différence entre les deux traitements est significative à 29 et à 42 jours. A ce dernier stade, les feuilles des plantes affectées par la densité apparente élevée contiennent 40% du ^{14}C total retrouvé contre 30% pour les plantes témoins. Néanmoins, cet effet n'a pas été remarqué à l'âge de 35 jours où nous trouvons une diminution non significative du pourcentage de carbone alloué aux feuilles dans le cas des plantes subissant la compaction du sol.

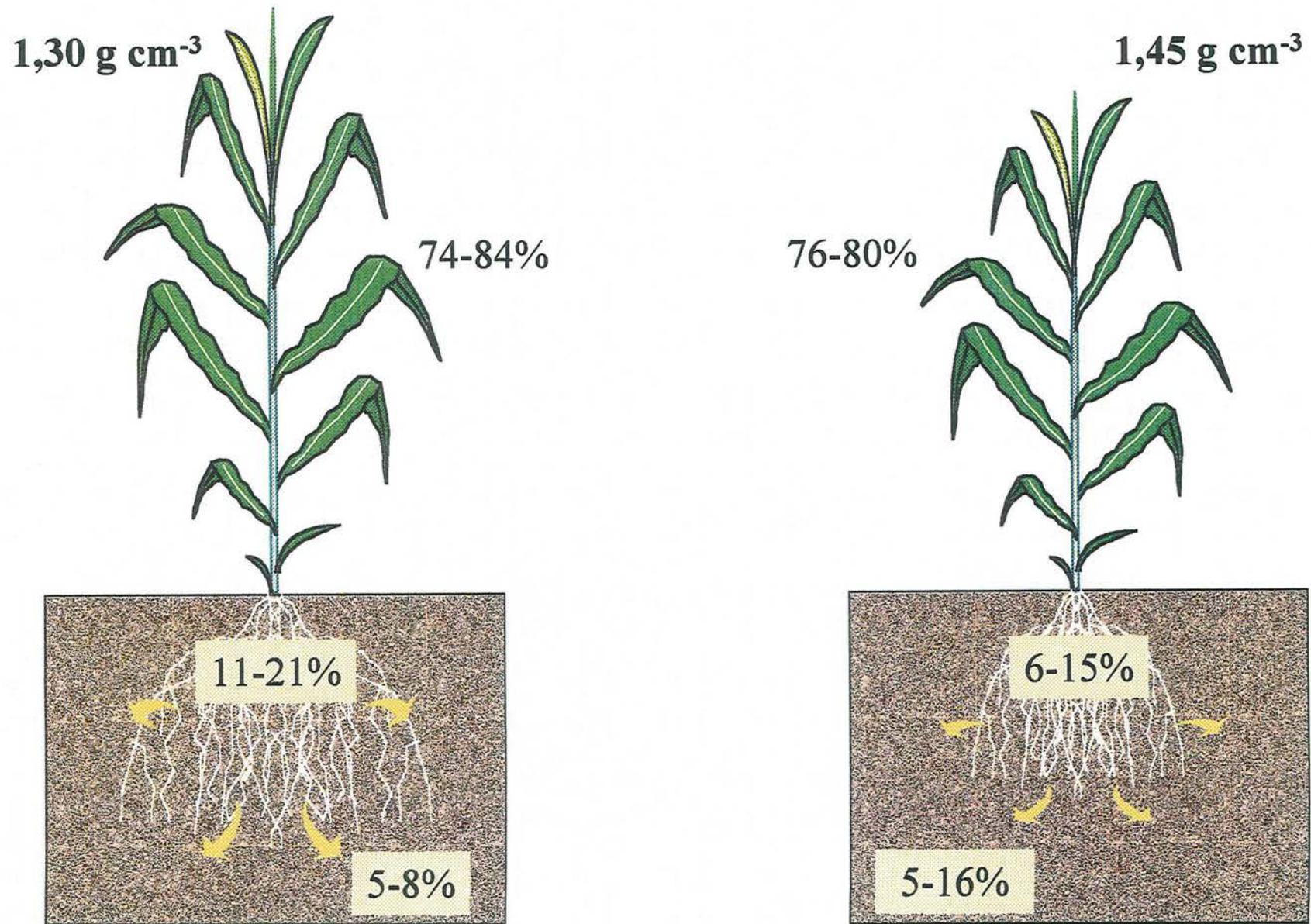


Fig. 3.13. Effet de la densité apparente du sol sur la répartition du ^{14}C dans les différents compartiments du système maïs-sol chez des plantes âgées de 22 à 42 jours. Les chiffres représentent les proportions minimales et maximales enregistrées.

Concernant les tiges, la situation est moins nette. Les tiges des plantes cultivées sur le sol compacté ont accumulé 32 et 33% de la radioactivité totale retrouvée à l'âge de 22 et 42 jours, respectivement contre 39 et 43% pour les tiges des plantes témoins pour les mêmes stades. A ces deux dates de récolte, la différence entre les traitements est significative ($P < 0,05$), alors qu'aux autres récoltes les valeurs des deux traitements se sont montrées statistiquement indifférents.

Le compartiment panicule mâle chez les plantes âgées de 42 jours et cultivées sur le sol compacté reçoit 6,8% du carbone fixé contre 9,3% pour la panicule du traitement $1,30 \text{ g cm}^{-3}$ mais cette différence n'est pas significative ($P < 0,05$).

L'augmentation de la part de ^{14}C retrouvée dans les feuilles des plantes stressées par rapport aux plantes témoins indique une certaine accumulation des assimilats dans les parties productrices (sources). Cet effet est accompagné d'une diminution de la fraction du ^{14}C retrouvé dans les tiges des plantes cultivées sur le sol compacté. Ces effets sont discutés amplement dans le chapitre Discussion générale.

La part du carbone retenu dans les parties aériennes que nous observons dans cette étude est globalement comparable aux données documentées dans la littérature. Sur un sol ayant une densité apparente de $1,16 \text{ g cm}^{-3}$, Qian *et al.* (1997) ont rapporté que la fraction du ^{14}C réparti dans les parties aériennes de maïs augmente de 67% du carbone fixé à l'âge de 4 semaines pour atteindre 80% à l'âge de 16 semaines après l'émergence. De même, pour des plantes de maïs âgées de 44 jours et cultivées sur un sol limoneux ayant une densité apparente humide de $1,2 \text{ g cm}^{-3}$, cette fraction est de l'ordre de 67,2% du carbone total fixé (Liljeroth *et al.*, 1994). Cependant, il faut noter que nos résultats ne prennent pas en compte la respiration rhizosphérique. Cela se traduit par une augmentation de l'importance relative des quantités du ^{14}C retenu dans les parties aériennes. C'est pourquoi les proportions de ^{14}C que l'on trouve dans notre étude sont légèrement supérieures aux données de la bibliographie à âge comparable. La respiration rhizosphérique, qui diminue progressivement avec l'âge des plantes, représente entre 14 et 7,5% du carbone total fixé pour des maïs âgés de 4 à 12 semaines, respectivement selon Qian *et al.* (1997).

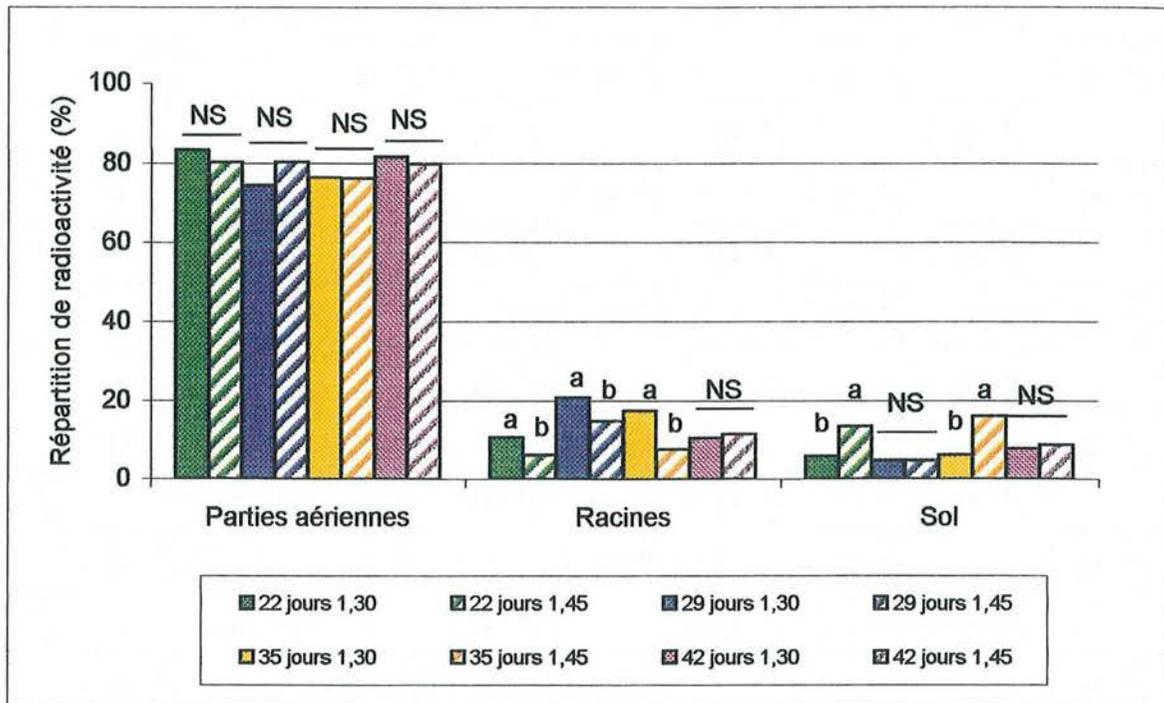


Fig. 3.14. Effet de la densité apparente du sol sur la répartition de ^{14}C entre les compartiments aériens et souterrains en fonction de l'âge des plantes.

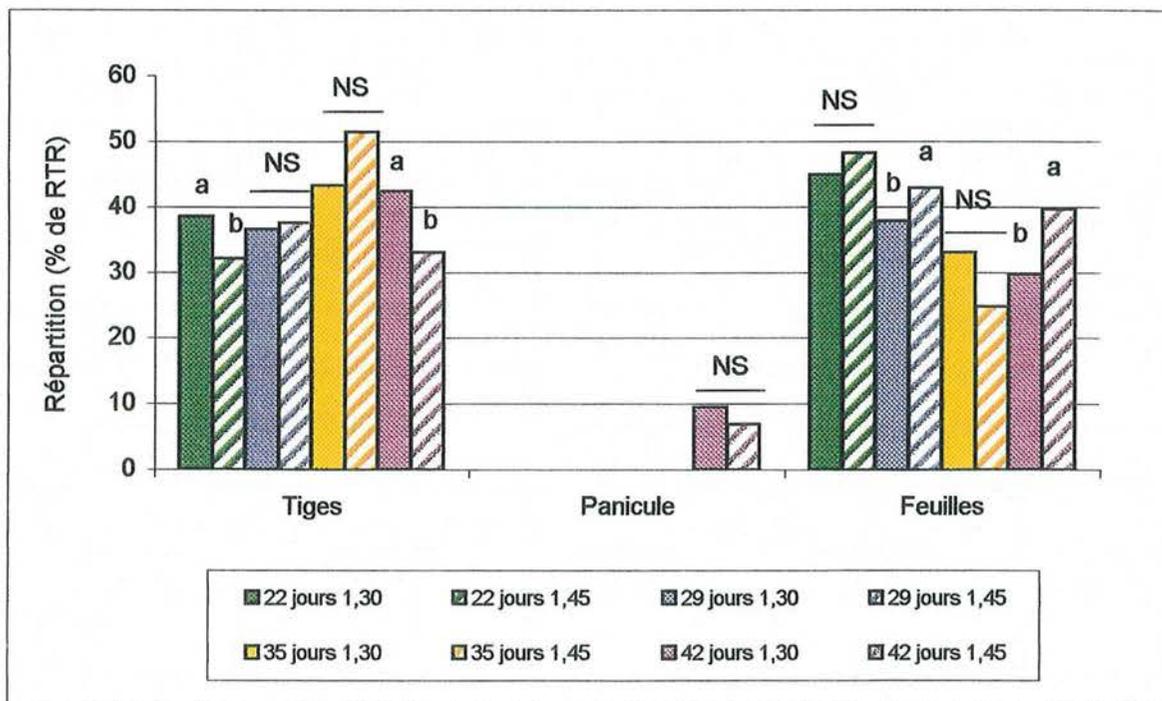


Fig. 3.15. Effet de la densité apparente du sol sur la répartition du ^{14}C entre les parties aériennes en fonction de l'âge des plantes.

3.2.2.1.b. Parties racinaires

La fraction d'assimilats récents transportés vers les compartiments souterrains (racines plus sol) évolue peu avec l'âge des plantes ou avec l'augmentation de la densité apparente du sol. En effet, à trois stades étudiés (22, 29 et 35 jours), nous observons que la part du ^{14}C récupéré dans les racines par rapport au ^{14}C total fixé est plus petite chez les plantes cultivées sur la densité apparente $1,45 \text{ g cm}^{-3}$ par rapport aux plantes témoins (Fig. 3.14). Cette diminution est accompagnée à deux âges (22 et 42 jours) d'une augmentation de la proportion du carbone retrouvé dans le sol (Fig. 3.14).

La Figure 3.16 montre la part de ^{14}C retrouvée dans le sol et dans les racines par rapport à l'activité totale récupérée dans les compartiments souterrains représentée par la somme des fractions de carbone allouées à ces deux compartiments. La répartition d'assimilats entre ces deux compartiments évolue fortement d'un âge à l'autre où les racines retiennent de 20 à 75% du carbone transporté aux compartiments souterrains. La part des racines augmente à l'âge de 29 jours pour les deux traitements et à l'âge de 35 jours pour le traitement témoin uniquement. Cet accroissement est probablement dû à une augmentation de l'activité et de la croissance racinaires à cette phase de la vie du maïs.

Evolution avec l'âge

L'investissement en assimilats récents dans les racines des plantes témoins passe par un maximum à l'âge de 29 jours (21% du ^{14}C photosynthétisé) puis il diminue lentement pour ne représenter que 11% du ^{14}C fixé à l'âge de 42 jours. En ce qui concerne les racines des plantes cultivées sur le sol compacté, nous trouvons à l'âge de 22 jours une faible proportion du ^{14}C par rapport au carbone total de l'ordre de 6%. Cette fraction est plus que doublée à 29 jours (15%) mais elle demeure inférieure à celle des plantes témoins. A la date de récolte suivante (35 jours), ce pourcentage représente un peu moins de 8% de l'activité totale retrouvée. Ce n'est qu'à l'âge de 42 jours que la fraction de ^{14}C retrouvée dans les racines des plantes subissant la compaction du sol dépasse légèrement celle des plantes témoins (12% du ^{14}C récemment assimilé contre 11% pour les plantes témoins).

Le pic du ^{14}C des racines observé à l'âge de 29 jours chez les deux traitements indique un fort investissement dans le système racinaire en pleine croissance.

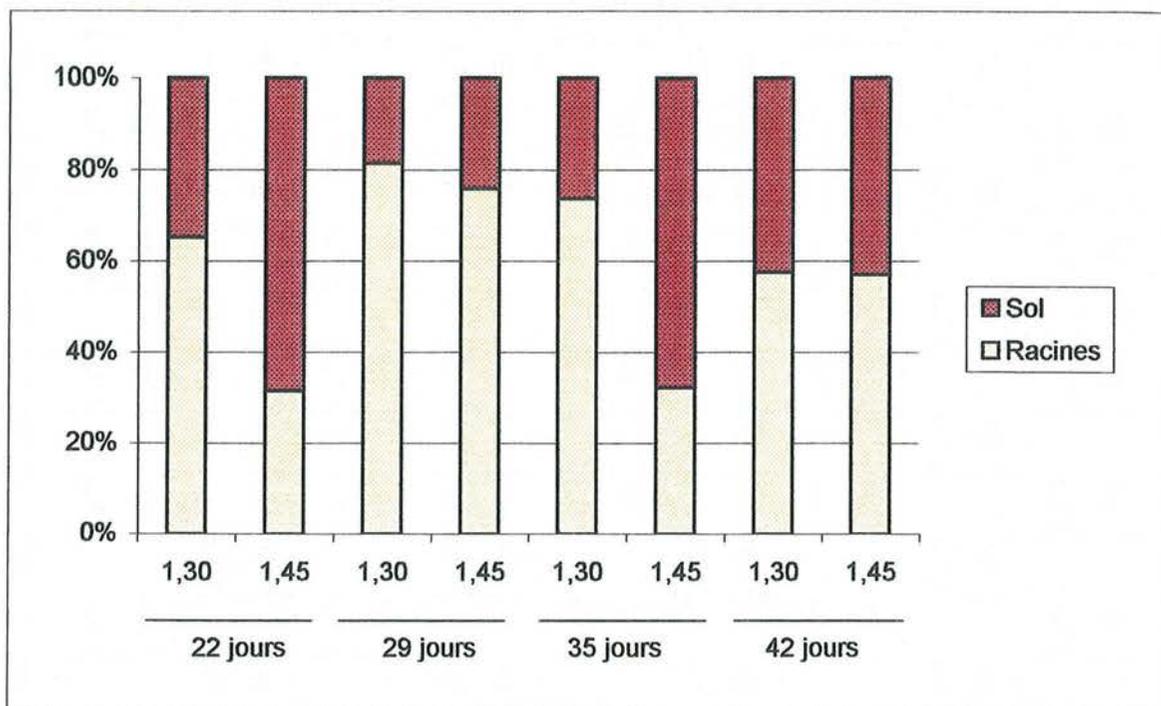


Fig. 3.16. Proportion de ¹⁴C retenue dans les racines et dans le sol par rapport à la quantité totale de radioactivité récupérée dans les compartiments souterrains pour les deux densités apparentes du sol.

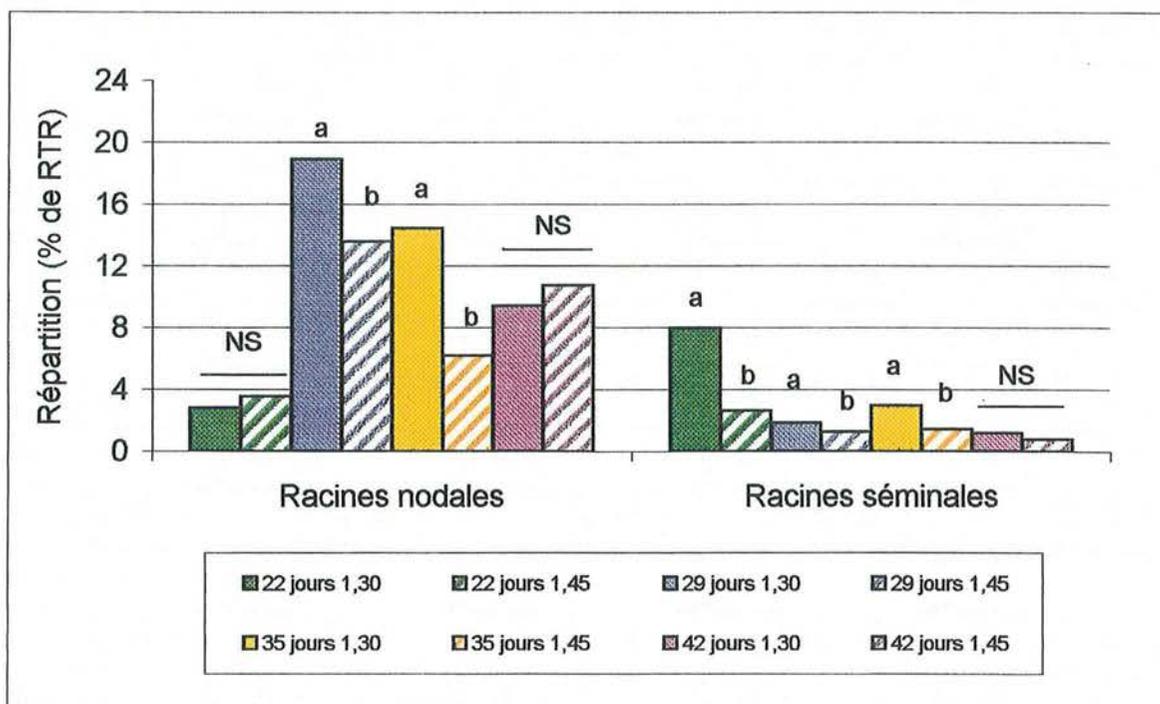


Fig. 3.17. Effet de la densité apparente du sol sur la répartition de ¹⁴C dans les racines nodales et séminales en fonction de l'âge des plantes.

L'allocation dans les deux types de racines n'est pas identique (Fig. 3.17). Nous pouvons remarquer que la part du carbone alloué aux racines nodales augmente significativement avec le vieillissement des plantes pour atteindre son maximum à 29 jours. Au-delà de cet âge, une stabilité relative est observée. Concernant les racines séminales, la fraction répartie dans ces organes diminue avec l'âge des plantes. La part du carbone retrouvé dans les racines séminales des plantes témoins chute de 8% du carbone total à l'âge de 22 jours pour atteindre un peu plus de 1% à la fin de la culture (âge de 42 jours).

Effet de la densité apparente du sol

L'effet de la compaction du sol est plus marqué sur les racines séminales par rapport aux nodales (Fig. 3.17). En effet, la compaction du sol induit une diminution très hautement significative ($P < 0,001$) de la proportion du carbone retenu dans les racines séminales à trois dates de récolte. Cependant, à l'âge de 42 jours la proportion d'assimilats retrouvée dans les racines séminales devient équivalente chez les deux traitements. Concernant les racines nodales, nous pouvons apprécier une diminution de cette proportion seulement chez les plantes âgées de 4 et de 5 semaines.

Cet effet dépressif de la compaction du sol que nous avons observé sur la proportion du ^{14}C retenu dans le système racinaire, par rapport au ^{14}C total, a été rapporté aussi par Sauerbeck et Helal (1986) chez des plantes de maïs âgées de 23 jours. En effet, ils ont enregistré des valeurs de 25% dans le cas de la densité $1,2 \text{ g cm}^{-3}$ contre 19% pour les densités $1,5$ et $1,6 \text{ g cm}^{-3}$. Cependant, il faut noter que nos valeurs sont relativement inférieures pour les deux traitements. Dans notre étude, le fait que l'échantillonnage a été effectué 42 heures après un marquage court a probablement permis une évacuation partielle du ^{14}C des racines sous forme d'exsudats racinaires et du gaz carbonique, alors que ce n'est pas le cas dans le marquage continu effectué dans l'étude de Sauerbeck et Helal (1986). Le même phénomène a été observé chez des plantes de blé âgées de 3 semaines et cultivées sur un sol sableux compacté (Atwell, 1990b). Cet auteur a remarqué que les racines des plantes cultivées sur une densité apparente élevée ($1,82 \text{ g cm}^{-3}$) retiennent 48% du ^{14}C injecté contre 55% pour les racines du blé cultivé sur une densité apparente de l'ordre de $1,51 \text{ g cm}^{-3}$.

3.2.2.2. Répartition dans le sol

Le compartiment sol représente un puits important du carbone fixé. En effet, le ^{14}C qui reste dans le sol atteint jusqu'à 16% du ^{14}C photosynthétisé au stade 35 jours (Fig. 3.14).

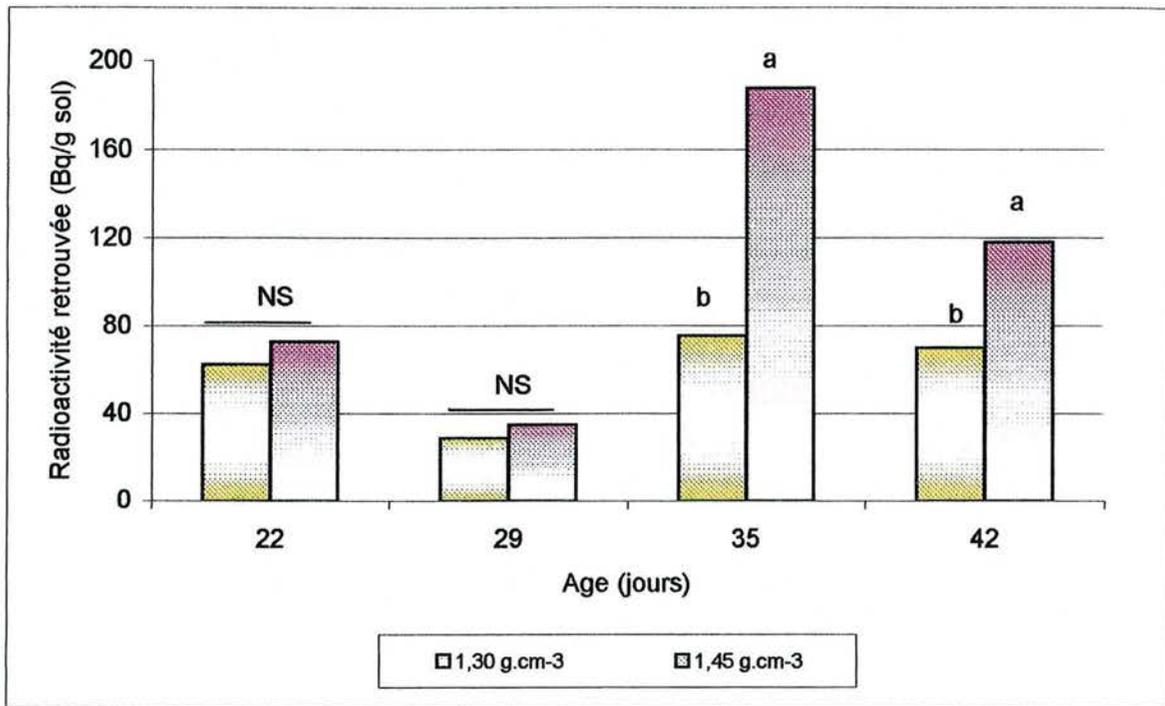
La compaction du sol induit une augmentation de la proportion d'assimilats retrouvée dans le sol (Fig. 3.14). Cette constatation est valable à trois dates de récolte sur quatre. Par rapport aux plantes témoins, l'augmentation de cette proportion dans le sol compacté (somme des proportions retrouvées dans les sols rhizosphérique et non rhizosphérique) varie entre 12% à l'âge de 42 jours et 163% à 35 jours après l'émergence.

Nous avons distingué entre le sol rhizosphérique et non rhizosphérique afin de mieux comprendre les flux de carbone entre ces deux zones distinctes. Nous pouvons ainsi différencier entre l'effet de la compaction sur le sol entier de celui limité à la zone d'interaction entre la racine, le sol et les microorganismes.

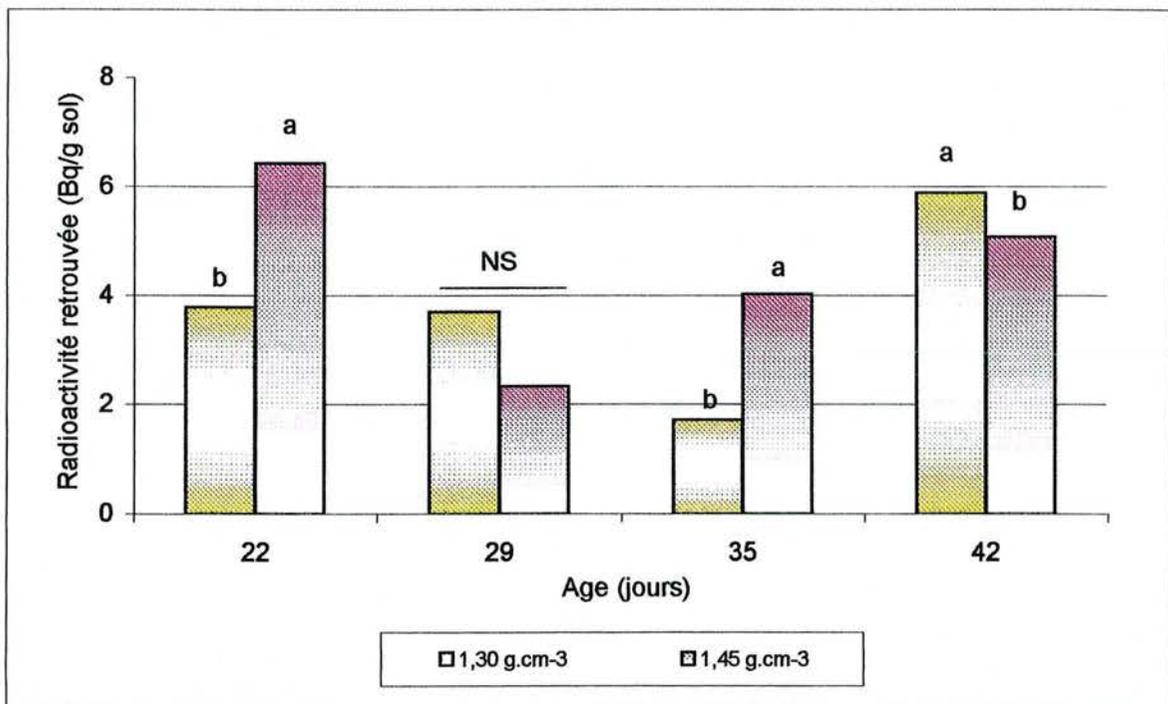
Sol rhizosphérique

Toutefois, si l'on dissocie les deux composantes du sol, rhizosphérique et non rhizosphérique, nous allons noter une forte augmentation de la proportion du ^{14}C rejeté dans le sol rhizosphérique (Tableau 3.6). En effet, à l'âge de 22 jours, cette proportion était de 0,97% de RTR (radioactivité totale retrouvée) chez le traitement sol compacté contre 0,46% dans le sol rhizosphérique des plantes témoins. La différence entre les deux traitements est significative seulement aux stades 22 et 42 jours. Au stade 29 jours, nous ne pouvons pas mettre en évidence une différence significative ($P < 0,05$) entre les deux traitements, alors que nous trouvons à nouveau un doublement de cette proportion dans le sol rhizosphérique du traitement $1,45 \text{ g cm}^{-3}$ à l'âge de 35 jours.

Par ailleurs, la proportion du ^{14}C retrouvé dans le sol rhizosphérique par rapport à la proportion de ^{14}C retrouvée dans le sol (rhizosphérique et non rhizosphérique) représente 7 à 28% de l'activité totale récupérée dans le sol compacté contre 5 à 37% pour le sol non compacté. Ceci est éventuellement dû à la quantité totale du sol qui est plus grande dans le cas du traitement sol compacté.



A



B

Fig. 3.18. Effet de la densité apparente du sol sur la quantité de radioactivité retrouvée dans le sol (A) rhizosphérique et (B) non rhizosphérique en fonction de l'âge des plantes.

Etant donné que les plantes de chaque traitement n'ont pas la même quantité de sol autour de leurs systèmes racinaires, il est donc intéressant d'étudier l'exsudation racinaire en terme d'activité retrouvée dans le sol ramenée par gramme du sol. Une augmentation de la quantité de ^{14}C retrouvé par gramme du sol rhizosphérique est observée chez les plantes subissant la compaction du sol à toutes les dates de récolte (Fig. 3.18 A). Toutefois, la différence entre les deux traitements ne devient significative qu'au bout de 35 et de 42 jours de culture.

Sol non rhizosphérique

Concernant le sol non rhizosphérique, l'effet de la compaction du sol sur l'activité récupérée par gramme n'est pas clair (Fig. 3.18 B). En effet, la quantité de radioactivité retrouvée par gramme du sol augmente significativement en fonction de l'augmentation de la densité apparente aux stades 22 et 35 jours alors qu'elle diminue aux âges de 29 et de 42 jours. Cette diminution est significative (test de PPDS au seuil de $P < 0,05$) à la dernière date de récolte.

Cette réponse qui varie entre le sol rhizosphérique et le sol non rhizosphérique n'est pas surprenante. En fait, l'effet rhizosphère s'étend jusqu'à quelques centimètres à partir de l'apex racinaire, ce qui indique que les racines exercent peu d'effet sur le sol non adjacent. En d'autres termes, le ^{14}C retrouvé dans le sol non rhizosphérique a du traverser le sol rhizosphérique, ce qui implique une dilution des exsudats en s'éloignant de la racine.

Nos observations concernant l'effet stimulant de la compaction du sol sur l'exsudation racinaire confirment celles de Sauerbeck et Helal (1986). Ces auteurs ont mis en évidence une forte augmentation de la libération du carbone dans le sol chez des maïs âgés de 23 jours lorsque ce sol est tassé. En effet, la fraction du ^{14}C présente dans le sol au moment de l'échantillonnage augmente de 3% du carbone total photosynthétisé dans le cas des densités apparentes 1,2 et 1,3 g cm^{-3} pour atteindre 5% dans le cas des plantes subissant la densité 1,6 g cm^{-3} . De même, la fraction du ^{14}C dégagée par la respiration des compartiments souterrains croît de 18% (traitement 1,2 g cm^{-3}) jusqu'à 29% pour le sol le plus dense ($d_a = 1,6 \text{ g cm}^{-3}$). En total, la fraction du ^{14}C exsudée (^{14}C du sol plus ^{14}C issu de la respiration rhizosphérique) augmente de 21% (dans le cas de la densité 1,2 g cm^{-3}) jusqu'à 34% pour la densité apparente 1,6 g cm^{-3} (Sauerbeck et Helal, 1986). De plus, Iijima *et al.* (2000) ont montré une stimulation

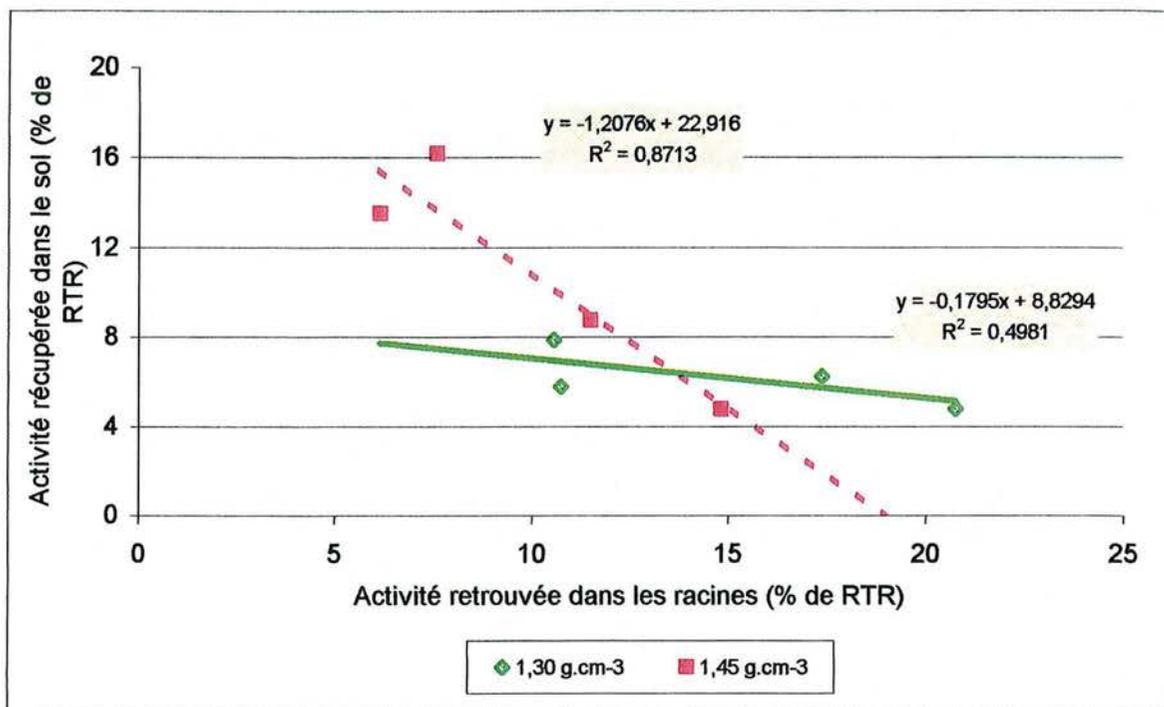


Fig. 3.19. Corrélation entre l'activité retrouvée dans le sol et celle retrouvée dans les racines par rapport à l'activité total retrouvée dans le système plante-sol en fonction de l'âge des plantes et pour deux densités apparentes.

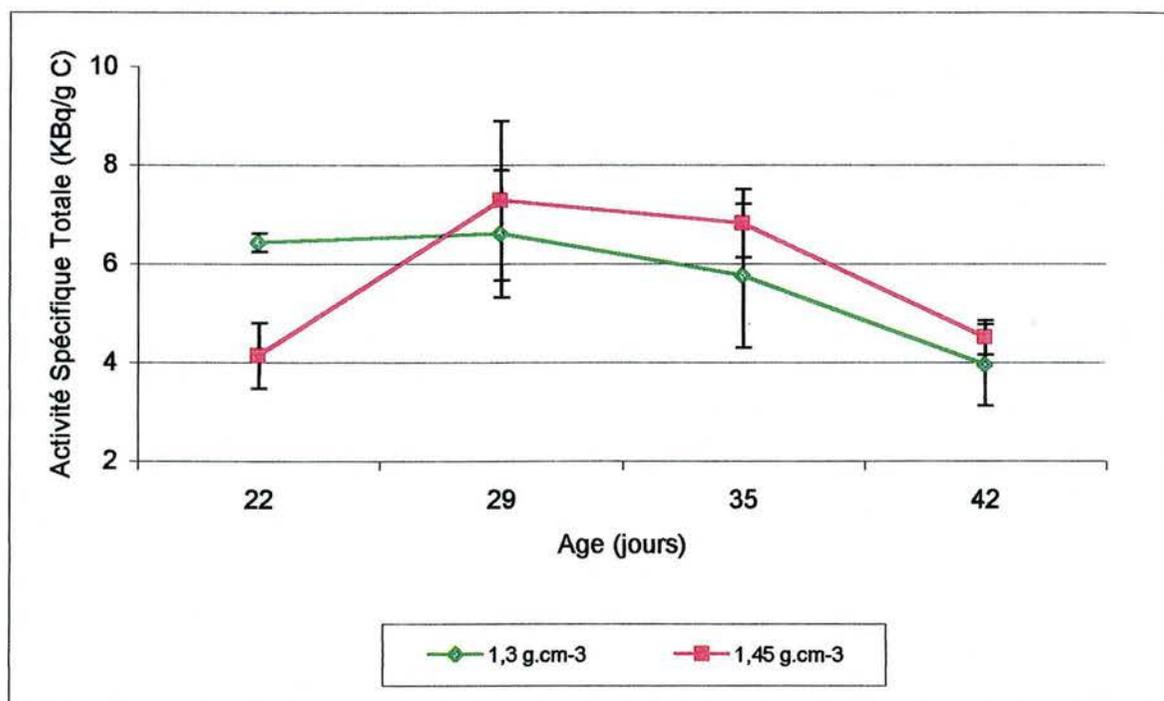


Fig. 3.20. Activité spécifique totale de l'ensemble des compartiments du système maïs-sol en fonction de l'âge des plantes et pour deux densités apparentes du sol.

de l'exsudation racinaire et de la desquamation des cellules racinaires avec l'augmentation de la densité apparente du sol.

La texture du sol modifie les modalités de répartition du carbone entre la plante et le sol. Merckx *et al.* (1985) ont comparé la fraction du carbone retrouvé dans deux types de sol cultivés avec du blé. Ces auteurs ont rapporté que, chez des plantes âgées de 5 et de 6 semaines, cette fraction a été triplée dans le cas d'un sol limono-argileux par rapport à un sol sableux. En effet, ils ont suggéré que la dégradation des microorganismes du sol était plus lente dans le sol argileux. Plus la texture du sol est lourde, moins le sol est poreux et aéré et plus il est dur (grâce aux forces de cohésion entre les particules d'argile). En cette qualité, les effets de la texture du sol ressemblent à ceux induits par la compaction du sol.

La Figure 3.19 montre la corrélation entre la fraction de carbone retrouvée dans le sol et celle récupérée dans les racines. Nous observons une relation négative entre ces deux paramètres surtout dans le cas du sol compacté. Ce genre de corrélation suggère la présence d'une répartition préférentielle des assimilats dans le sol au détriment des racines. Ce phénomène est discuté plus amplement dans le chapitre suivant.

3.2.3. Activité spécifique totale

L'activité spécifique totale (AST) est définie comme l'activité totale du système (en kBq) divisée par la quantité totale de carbone dans le système (en gramme). Le suivi de l'AST au cours de la croissance nous permet d'étudier l'évolution de la contribution du carbone récemment fixé au carbone total.

Un effet très hautement significatif ($P < 0,002$) de la compaction du sol existe sur l'activité spécifique totale. La figure 3.20 nous montre qu'à l'âge de 22 jours (stade 7 à 8 feuilles visibles), les plantes cultivées sur le sol compacté ont un rapport $^{14}\text{C} : \text{C}_{\text{total}}$ significativement inférieur ($P < 0,05$) à celui des plantes témoins. Cet effet de la compaction du sol disparaît à l'âge de 29 jours où les plantes ayant subi cette contrainte commencent à améliorer leur efficacité photosynthétique. Elles accumulent désormais plus de ^{14}C par rapport au carbone total que les plantes cultivées sur le sol non compacté. L'activité spécifique totale des plantes cultivées sur le sol non compacté ($1,30 \text{ g cm}^{-3}$) reste inférieure à celle des plantes du traitement sol compacté jusqu'à la fin de la culture (42 jours).

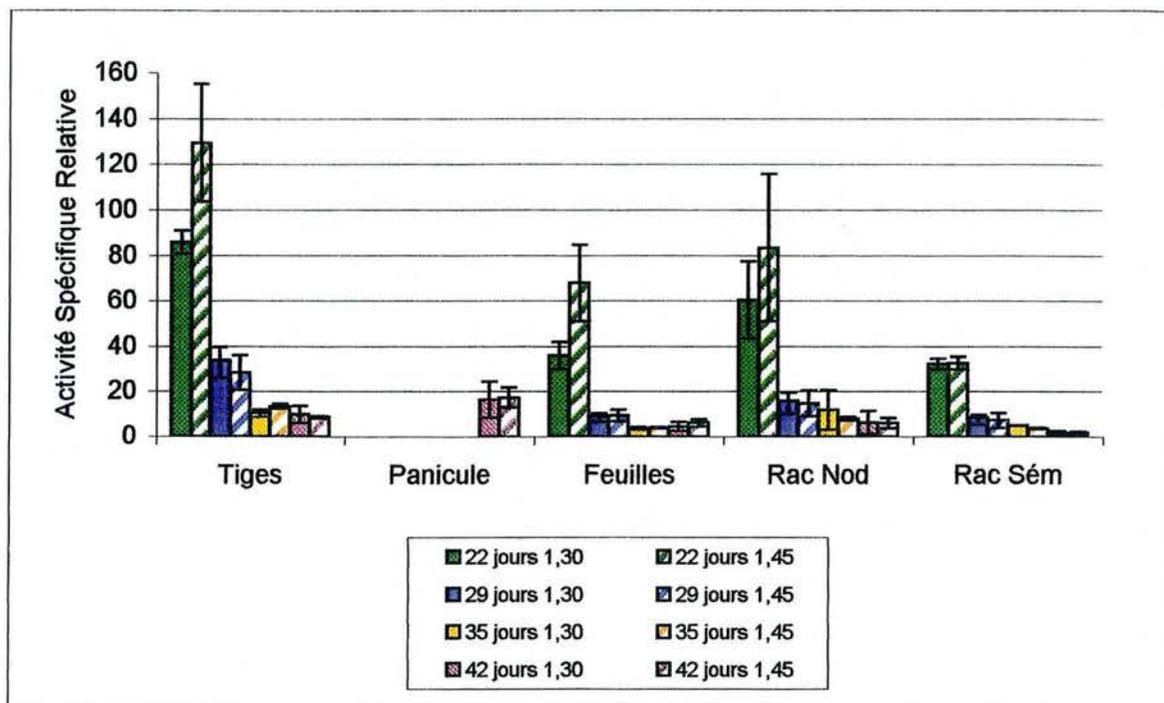


Fig. 3.21. Activité spécifique relative des compartiments végétaux en fonction de l'âge des plantes et pour deux densités apparentes du sol.

Ces résultats indiquent une amélioration de l'activité photosynthétique chez les plantes cultivées sur le sol compacté à partir de l'âge de 29 jours. De même, les résultats concernant l'activité photosynthétique montrent une allure semblable à celle que nous venons d'observer au niveau de l'AST. En effet, les plantes cultivées sur le sol compacté assimilent en moyenne plus que les témoins aux âges de 32 et 35 jours (cf. paragraphe 2.2 du même chapitre). Cette accélération de la fixation du carbone se répercute sur l'accumulation de matière sèche. Dans des résultats présentés précédemment, nous montrons que le taux de croissance relatif des plantes stressées dépasse celui des plantes témoins à partir de l'âge 29 à 35 jours (Tableaux 3.3 et 3.4).

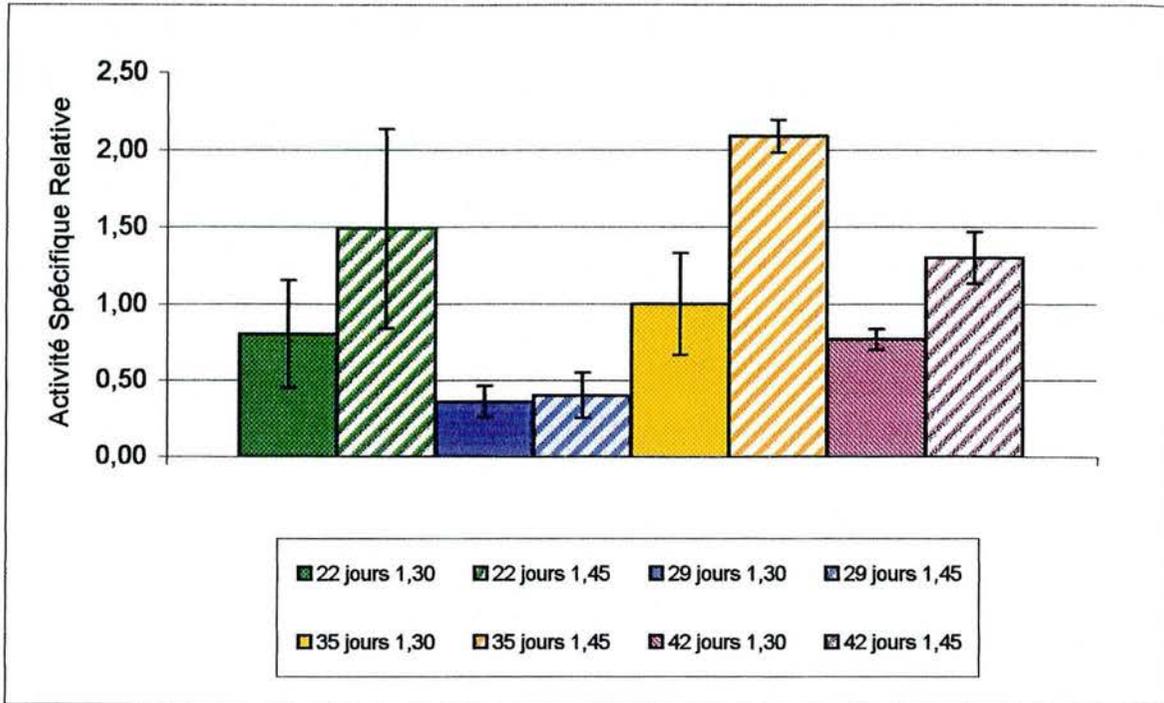
3.2.4. Activité spécifique relative

La comparaison des activités métaboliques des puits nécessite la présentation des résultats en termes d'activité spécifique relative (ASR). Elle est calculée en divisant l'activité spécifique du compartiment (en $\text{kBq g}^{-1} \text{C}$) par l'activité spécifique de l'ensemble des compartiments du système plante-sol. Lorsque l'ASR d'un compartiment est égale à 1, cela signifie que l'activité métabolique du compartiment est égale à l'activité métabolique du système entier. Lorsqu'elle est supérieure à 1, cela indique que l'activité métabolique du compartiment est plus grande que celle du système entier et vice versa.

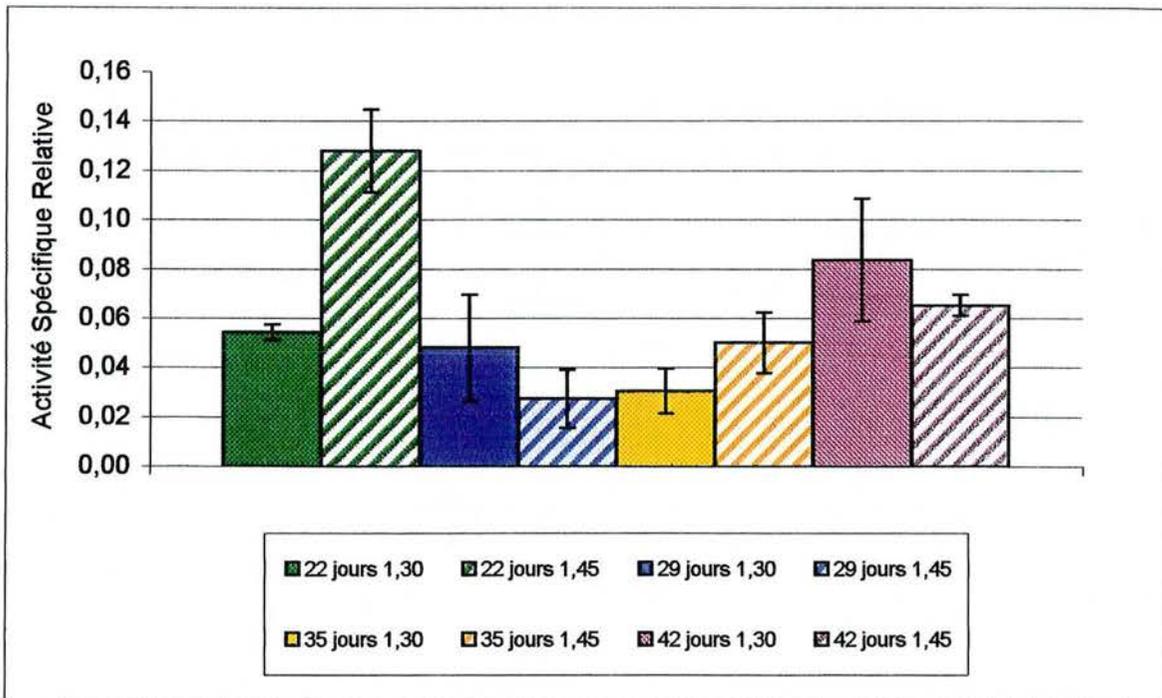
L'ASR des différents organes végétaux chute fortement avec l'âge des plantes (Fig. 3.21). Ce phénomène est dû à la dilution de l'activité introduite pendant le marquage (qui est constante à tous les âges étudiés) dans un pool de carbone qui augmente avec l'âge des plantes. Cet effet dépressif de l'âge est très hautement significatif ($P < 0,001$) pour tous les paramètres étudiés.

Par rapport au sol témoin, le sol compacté induit une augmentation significative ($P < 0,05$) de l'activité spécifique relative des tiges et feuilles (Fig. 3.21). Cependant, cette augmentation est surtout remarquable à l'âge de 21 jours. D'autre part, la compaction du sol ne possède pas d'effet significatif sur l'ASR des racines.

La comparaison des activités métaboliques des différents compartiments (organes végétaux et sol) montre que la compaction du sol ne change pas l'ordre d'importance de ces



A



B

Fig. 3.22. Activité spécifique relative du sol (A) rhizosphérique et (B) non rhizosphérique en fonction de la densité apparente du sol et de l'âge des plantes.

puits. A l'âge de 22 jours, les tiges arrivent en premier suivies par les racines nodales, les feuilles et les racines séminales. Cependant, l'importance relative des trois premiers compartiments par rapport au quatrième augmente dans le cas du sol compacté.

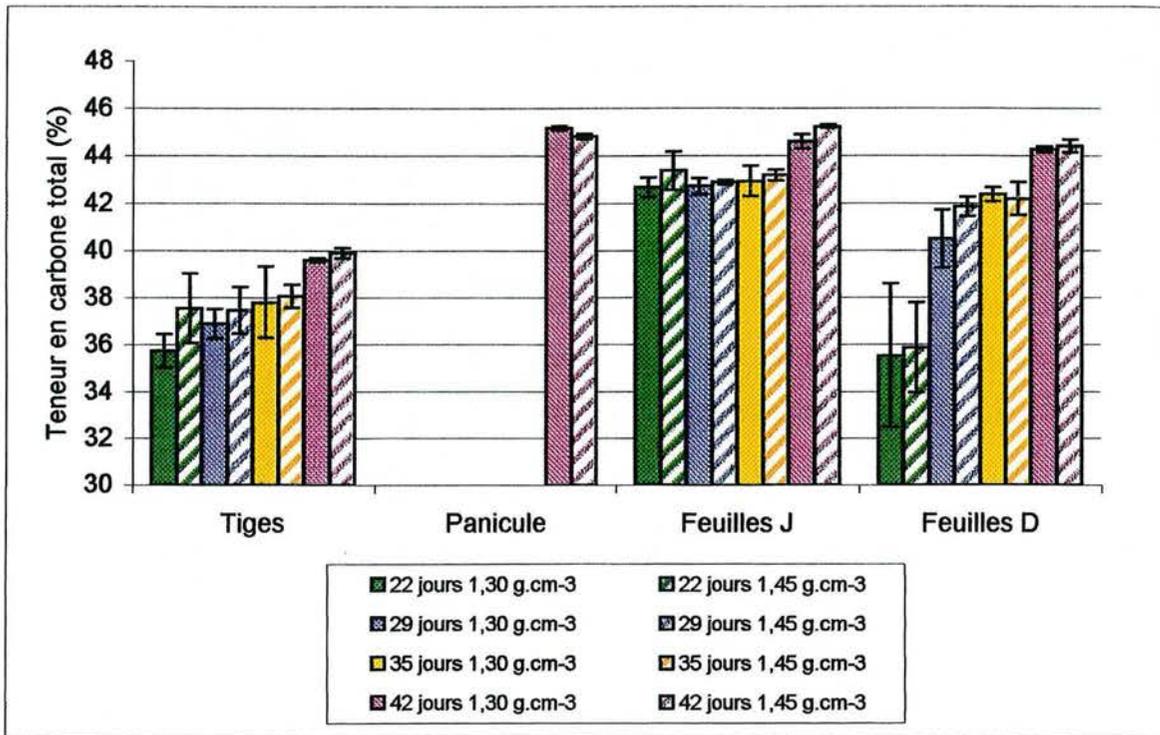
Le sol est le compartiment qui attire le moins des assimilats récents. Néanmoins, ce compartiment connaît une croissance de son importance dans le cas des plantes subissant la compaction du sol (Fig. 3.22). Cet effet est très hautement significatif ($P < 0,001$). En effet, l'activité spécifique relative du sol rhizosphérique est doublée à trois âges dans le cas des plantes soumises à la compaction du sol. Concernant le sol non rhizosphérique, l'analyse de variance nous indique une augmentation significative de l'ASR ($P < 0,05$) provoquée par la compaction du sol. Cependant, cet effet est moins marqué où nous pouvons observer que cette contrainte induit une augmentation de l'ASR à deux âges seulement.

Là aussi, nous trouvons que le sol rhizosphérique est soumis à l'influence de la compaction du sol plus que le sol non rhizosphérique. Ceci est dû au fait que le sol rhizosphérique est au contact direct du système racinaire, ce qui se traduit par une activité métabolique (libération de carbone par les racines) beaucoup plus forte que celle du sol non rhizosphérique.

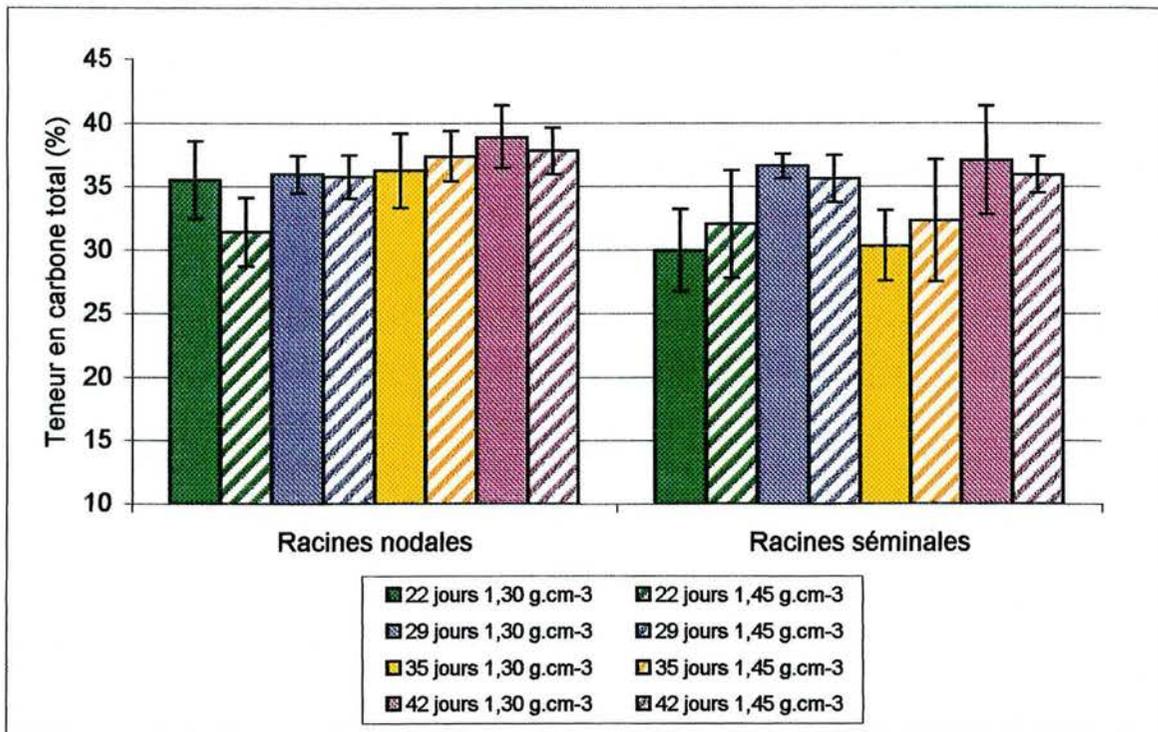
3.2.5. Teneur en carbone total

Le carbone total d'une plante est le produit de sa biomasse sèche et de sa teneur en carbone. Il est donc nécessaire de déterminer la teneur en carbone total d'un compartiment afin d'établir le bilan carboné et de quantifier la masse totale du carbone présent dans ce compartiment.

Il existe une relation directe entre la teneur en carbone total des différents organes végétaux et l'âge des plantes (Fig. 3.23). En effet, avec le vieillissement des plantes, nous pouvons remarquer une augmentation très hautement significative de la teneur en carbone des parties aériennes ($P < 0,001$). Cet effet est particulièrement remarquable sur les feuilles complètement déployées. En effet, entre l'âge de 22 jours et l'âge de 42 jours, nous observons une augmentation de cette teneur de l'ordre de 20 et 25% chez les plantes stressées et les plantes témoins respectivement.



A



B

Fig. 3.23. Effet de la densité apparente sur la teneur en carbone total (A) des parties aériennes et (B) des parties racinaires en fonction de l'âge des plantes.

Un effet similaire de l'âge est observé sur les racines. La teneur en carbone total des racines nodales et séminales augmente significativement ($P < 0,05$) avec l'âge des plantes.

La compaction du sol modifie peu la teneur en carbone des organes végétaux (Fig. 3.23). Seule la teneur en carbone du compartiment feuilles déployées est significativement augmentée ($P < 0,05$) en réponse à la compaction du sol. Les tiges des plantes subissant cette contrainte présentent une teneur en carbone légèrement supérieure à celle des tiges des plantes témoins. Cet effet est faiblement significatif ($P < 0,10$).

L'analyse du carbone du sol montre que le sol rhizosphérique est plus riche en carbone que le sol non rhizosphérique. Ce résultat n'est pas étonnant étant donné que la libération des composés carbonés par les racines est principalement concentrée dans la zone rhizosphérique. De même, la présence des racines et l'exsudation racinaire se traduisent par une augmentation de l'activité et de la biomasse microbiennes dans cette zone (cf. paragraphe 3.3 du même chapitre).

Nous observons aussi une augmentation de la teneur en carbone total du sol rhizosphérique avec le vieillissement des plantes. Ceci est probablement dû à la sénescence racinaire qui augmente avec l'âge des plantes et qui concerne peu le sol non rhizosphérique. De plus, l'accroissement de la biomasse microbienne du sol (cf. paragraphe 3.3 du même chapitre) avec l'âge des plantes contribue aussi à l'augmentation de la teneur en carbone total du sol.

La teneur en carbone total du sol non rhizosphérique augmente nettement dans le sol compacté par rapport au sol non compacté (Fig. 3.24). Cependant, la teneur en carbone du sol rhizosphérique n'est pas modifiée par la compaction du sol. Cette constatation semble en contradiction avec les résultats concernant la quantité de radioactivité récupérée dans le sol qui montrent que la compaction du sol induit une augmentation du ^{14}C libéré dans le sol rhizosphérique mais pas dans le sol non rhizosphérique. En effet, l'augmentation de la proportion de ^{14}C retrouvée dans le sol rhizosphérique est un phénomène instantané qui ne reflète pas la situation à long terme, i.e. les exsudats racinaires sont rapidement dégradés et le ^{14}C est vite réparti dans les microorganismes. La compaction du sol fournit une protection physique pour les microorganismes du sol (Juma, 1993), réduisant ainsi la dégradation de la

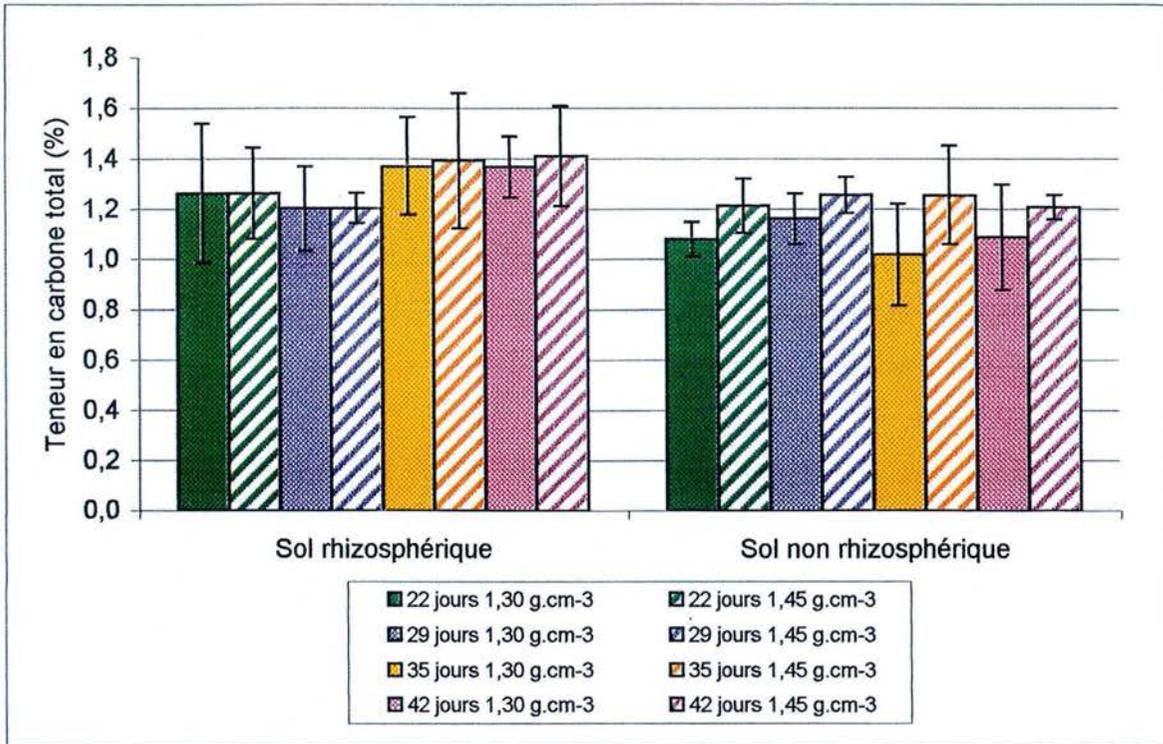


Fig. 3.24. Effet de la densité apparente sur la teneur en carbone total du sol rhizosphérique et non rhizosphérique en fonction de l'âge des plantes.

matière organique et le rythme du turnover du carbone de sol. Concernant la zone rhizosphérique, les exsudats racinaires, plus abondants dans le milieu compacté, induisent une forte activité microbienne dans cette zone. Par conséquent, le turnover du carbone est plus rapide dans le sol compacté que dans le sol non compacté. De plus, bien que la proportion du carbone libérée par les racines augmente dans le sol compacté, la quantité totale du carbone allouée à ce système est plus petite étant donné la taille restreinte des racines dans le sol compacté par rapport au sol témoin. Ainsi, la rhizodéposition, en terme de quantité, demeure proche entre les deux traitements et la teneur en carbone total de cette zone n'est pas modifiée par la compaction du sol.

L'activité retrouvée dans le système maïs-sol diminue significativement avec l'augmentation de la densité apparente. Cependant, au bout de 42 heures de chasse, la répartition du carbone entre les parties aériennes et les compartiments souterrains n'est pas modifiée. Selon les âges, 76 à 80% du ^{14}C total est retrouvée dans les parties aériennes du traitement $1,45 \text{ g cm}^{-3}$ contre 74 à 84% dans le cas des plantes témoins. Les racines sont un compartiment défavorisé par la compaction du sol. En effet, 6 à 15% du ^{14}C total retrouvée se trouve dans les racines des plantes ayant subi la densité apparente élevée contre 11 à 21% pour le traitement $1,30 \text{ g cm}^{-3}$.

Un fort effet de la compaction du sol est observé au niveau du carbone libéré dans le sol. Que ce soit en terme de pourcentage ou de quantité, nous observons une augmentation significative de la libération du carbone dans le sol compacté par rapport au sol témoin. Les plantes cultivées sur le sol compacté ont libéré 35 à 188 Bq par gramme du sol rhizosphérique contre 29 à 75 Bq rejeté par les racines des plantes témoins.

Dans le cas des plantes âgées de 22 jours, les valeurs de l'activité spécifique totale sont significativement inférieures chez les plantes cultivées sur le sol compacté par rapport aux plantes témoins. Pour les plantes les plus âgées, nous ne pouvons pas mettre en évidence de différence entre les deux traitements. L'effet de la compaction du sol sur l'activité spécifique des compartiments est limité aux racines séminales qui subissent une diminution hautement significative ($P < 0,01$) et au sol rhizosphérique qui connaît une augmentation très hautement significative ($P < 0,001$) dans le cas du traitement sol

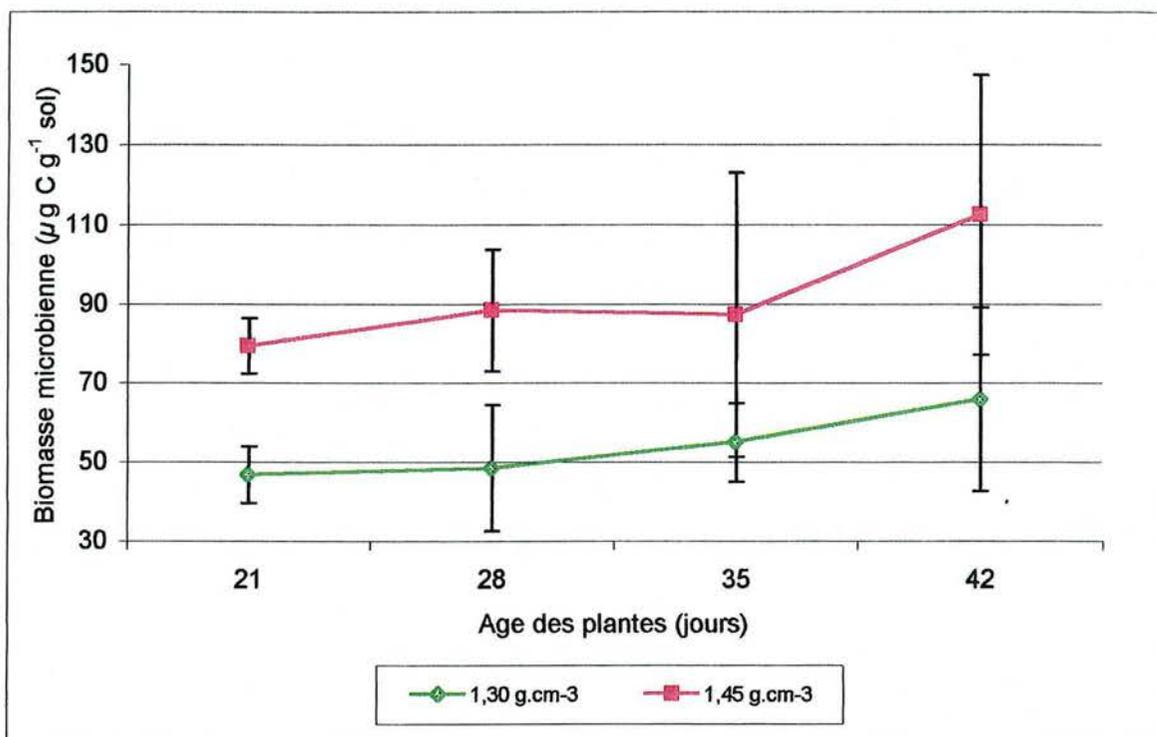


Fig. 3.25. Evolution de la biomasse microbienne du sol en fonction de l'âge des plantes et pour deux densités apparentes du sol.

compacté. Concernant l'activité spécifique relative, seuls les compartiments aériens montrent une augmentation de ce paramètre sous l'influence de la compaction du sol.

3.3. Biomasse microbienne du sol

La quantification de la biomasse microbienne nous permet d'estimer les effets de la compaction du sol et de la libération de composés carbonés par le système racinaire sur la microflore du sol. Ces produits carbonés représentent une source très importante de substrats nécessaires pour la survie des microorganismes du sol (Wardle, 1998).

La figure 3.25 montre l'évolution de la biomasse microbienne du sol avec l'âge des plantes et en fonction de la densité apparente du sol. Nous trouvons que la compaction du sol exerce un effet stimulateur très hautement significatif ($P < 0,001$) sur la biomasse microbienne. En effet, pour des durées de culture allant de 3 à 6 semaines, les valeurs de la biomasse microbienne oscillent entre 47 et 66 $\mu\text{g C g}^{-1}$ sol pour la densité apparente 1,30 g cm^{-3} et entre 79 et 112 $\mu\text{g C g}^{-1}$ sol dans le cas du sol compacté.

L'âge des plantes joue un rôle important dans l'évolution de la biomasse microbienne. L'analyse de variance montre un effet significatif ($P < 0,05$) de l'âge des plantes présentes sur la population microbienne en terme de biomasse par gramme de sol. Cette biomasse augmente fortement avec la durée de culture de maïs où nous pouvons observer une augmentation de l'ordre de 20% entre les âges de 35 et de 42 jours et pour les deux traitements.

Ces données montrent que la biomasse microbienne par gramme du sol est plus grande dans le sol compacté par rapport au sol non compacté. Nous remarquons aussi que cette biomasse augmente avec l'âge des plantes. Il existe deux explications possibles de ce phénomène. La première c'est que la compaction du sol induit une augmentation de la quantité d'exsudats dans le sol augmentant ainsi les substrats carbonés nécessaires pour les microorganismes. Une certaine protection physique contre les prédateurs du sol représente la deuxième explication après l'augmentation de la biomasse microbienne. En effet, Breland et Hansen (1995) ont montré que la compaction du sol induit une diminution de la taille des pores accessibles pour les nématodes par rapport à la porosité totale. De même, Juma (1993) a rapporté qu'un sol à texture fine fournit plus de protection aux microorganismes du sol par

rapport à la texture grossière. De plus, Merckx *et al.* (1985) ont suggéré que la dégradation de la biomasse microbienne est plus lente dans un sol argileux que celle dans un sol à texture sableuse.

D'autre part, l'augmentation de la biomasse microbienne du sol avec l'âge des plantes a déjà été mise en évidence. Dans un sol cultivé avec du maïs, Qian *et al.* (1997) ont enregistré une augmentation de la biomasse microbienne de l'ordre de 14% entre 4 et 8 semaines de culture. Au-delà de cet âge, cette biomasse augmente lentement à un rythme plus faible.

D'autre part, nos valeurs sont faibles par rapport aux données de la bibliographie. En effet, les valeurs de biomasse microbienne apportées par Qian *et al.* (1997) varient entre 223 et 272 μg par gramme du sol pour des maïs âgés de 4 à 16 semaines. Cette différence de l'ordre de grandeur entre ces valeurs et celles que nous avons observées est due à la texture du sol. Le sol utilisé dans notre étude est très sableux alors que celui utilisé par Qian *et al.* (1997) est limoneux. Un élément qui appuie cette explication a été fourni par Dalal (1998) qui, dans une synthèse bibliographique, a rapporté que la biomasse microbienne augmente avec l'augmentation de la teneur en argile du sol. Cet effet de l'argile ressemble à celui exercé par la compaction du sol sur deux points :

- la porosité du sol diminue avec l'augmentation de sa teneur en argile
- les forces de cohésion du sol augmentent avec l'augmentation de sa teneur en argile, ce qui induit un accroissement de la cohésion et de la liaison entre les particules du sol d'une part et la matière organique de l'autre part.

Une forte augmentation de la biomasse microbienne est observée dans le sol compacté. Ce phénomène résulte à la fois d'une augmentation de la libération de carbone dans le sol et d'une protection physique assurée par la diminution des porosités du sol.

Discussion générale

A partir de nos résultats, nous avons construit un modèle conceptuel décrivant les effets induits par la compaction du sol sur les différents compartiments constituant le système maïs-sol-microorganismes (Figure 4.1). Ce modèle permet de mieux comprendre l'influence de la densité apparente élevée sur le fonctionnement général du système. Les mécanismes étudiés lors de notre travail sont complétés par des éléments recueillis dans la littérature. Ainsi, l'ensemble de ces données nous permet de formuler certaines hypothèses qui seront évoquées au cours de cette discussion.

La compaction du sol agit sur le développement, la croissance et les flux de carbone dans la plante et vers la rhizosphère

La compaction du sol induit un retard de développement. Cet effet s'accroît avec l'âge des plantes puisque nous constatons qu'après 42 jours de culture, les plantes soumises à la compaction du sol présentent 13,25 feuilles visibles contre 13,80 pour les témoins.

Le retard de développement provoqué par la compaction du sol se traduit par une diminution de la surface foliaire. De plus, une réduction de l'activité photosynthétique (par unité de surface foliaire) est observée chez les plantes soumises à la compaction du sol sauf à l'âge de 32 à 35 jours. Il en résulte une baisse de la quantité totale de carbone photosynthétisé chez les plantes subissant la densité apparente élevée.

En plus de cette diminution de la quantité de carbone fixée, une modification de la répartition des assimilats entre les différents compartiments du système a été observée chez les plantes soumises à la compaction du sol. Alors que la distribution des assimilats entre les compartiments aériens et racinaires n'est pas altérée, une modification de la répartition du ^{14}C est notable entre les parties racinaires et le sol. En effet, la fraction totale de ^{14}C allouée aux compartiments souterrains (somme du ^{14}C des racines et du sol) est constante alors que l'investissement dans le système racinaire est beaucoup moins important dans le cas des plantes soumises à la compaction du sol par rapport aux plantes témoins. Cette diminution de l'allocation du carbone aux racines est associée à une forte augmentation de la libération du carbone dans le sol.

Au niveau des parties aériennes, on observe à la fin de la durée de culture une légère augmentation de la proportion de ^{14}C retenue dans les feuilles des plantes cultivées sur le sol

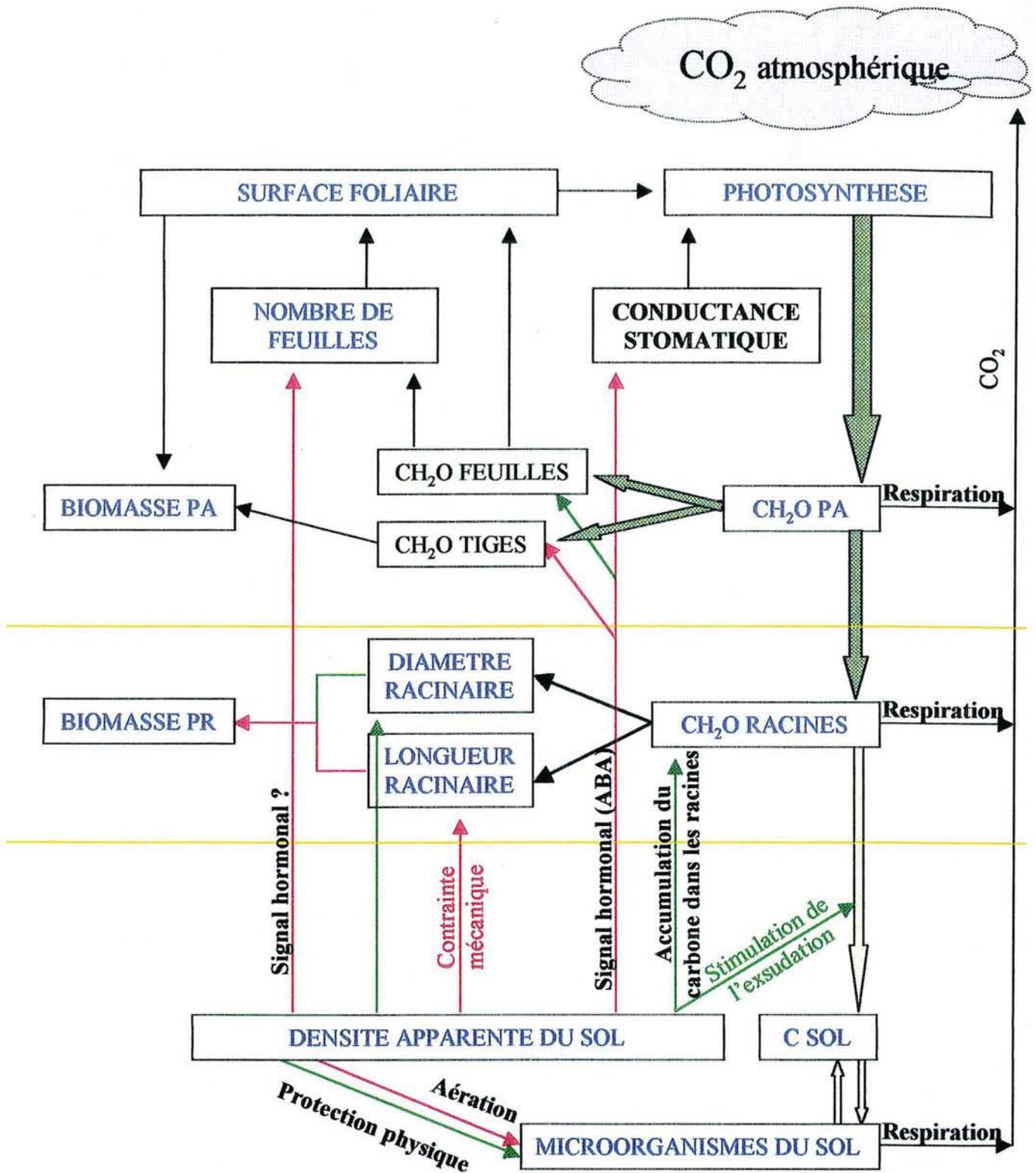


Fig. 4.1. Modèle conceptuel décrivant les relations entre les différents compartiments du système maïs-sol-microorganismes pendant la phase de croissance végétative prenant en compte la densité apparente du sol. Les explications et hypothèses pour les effets que nous avons observés sont présentées. Les éléments en bleu représentent ceux que nous avons étudiés alors que ceux en noir gras représentent les hypothèses et informations recueillies dans la bibliographie.

compacté, au détriment des tiges et de la panicule mâle. Cet effet s'explique par une amélioration de l'activité photosynthétique par unité de surface foliaire quelques jours avant le stade reproducteur et par la différence de développement entre les traitements. Cet effet de la compaction du sol sur le développement fait que la quantité d'assimilats disponible dépasse celle exigée pour la croissance des parties aériennes compte tenu de la taille du compartiment panicule mâle. Ce retard de développement chez les plantes cultivées sur le sol compacté était de l'ordre de 2 à 3 jours à la fin de la durée de culture. Cependant, cette augmentation de la fraction de ^{14}C allouée aux feuilles ne s'est pas traduite par une augmentation de la surface foliaire. Ceci suggère que ces assimilats aient été soit stockés dans les feuilles en attendant la remobilisation vers les épis soit utilisés dans l'épaississement foliaire que nous avons d'ailleurs observé.

On peut relier la répartition du carbone avec la croissance et le développement de la plante

L'augmentation de la densité apparente du sol réduit la croissance des parties aériennes et racinaires. Cependant, le ralentissement de la vitesse de développement explique, en grande partie les retards de l'ordre de 8% de la hauteur, de 15% de la surface foliaire et de 16% de la biomasse des parties aériennes observés chez les plantes soumises à la compaction du sol lors de la dernière date de récolte. A l'approche du stade reproducteur, l'amélioration de l'activité photosynthétique et l'augmentation de l'investissement dans les parties aériennes induisent alors une augmentation du taux de croissance relatif de ces organes chez les plantes subissant la compaction du sol. Le taux de croissance relatif des parties aériennes des plantes stressées dépasse celui des plantes témoins à partir d'une durée de culture comprise entre 29 et 35 jours et jusqu'à la fin de la durée de culture (Tableau 3.3). Ainsi, la différence, en terme de pourcentage, entre les valeurs des paramètres aériens des deux traitements diminue avec l'amélioration de l'activité photosynthétique et du taux de croissance relatif des plantes soumises à la compaction du sol.

En ce qui concerne les compartiments souterrains, la compaction du sol modifie la répartition entre les racines et le sol, ce qui explique la baisse de la biomasse racinaire. La fraction de ^{14}C libérée dans le sol augmente fortement au détriment de celle retrouvée dans les racines, où l'accumulation du carbone est ralentie. Cependant, l'effet de la compaction du sol sur la

biomasse racinaire est plus forte que sur les parties aériennes. Ainsi, une diminution du rapport biomasse parties racinaires/biomasse parties aériennes est observée. La baisse de la biomasse des racines est associée à une forte diminution de la longueur racinaire qui est apparue comme étant le paramètre le plus sensible à l'augmentation de la densité apparente du sol. La réduction de la biomasse racinaire chez les plantes subissant la compaction du sol est inférieure à celle de la longueur, ce qui s'explique par un épaississement des racines. D'autre part, comme dans le cas des parties aériennes, le taux de croissance relatif des parties racinaires des plantes subissant la compaction du sol dépasse celui des plantes témoins entre l'âge de 29 et 35 jours. Cette accélération de l'accumulation du carbone dans les racines stressées contribue à diminuer la différence entre les biomasses des deux traitements en terme de pourcentage.

Plusieurs hypothèses peuvent être émises pour expliquer la réaction des plantes (en particulier du système racinaire) à la compaction du sol. Nous retenons particulièrement trois hypothèses :

1- Régulation de l'activité photosynthétique à travers un signal hormonal élaboré au niveau du système racinaire et transmis aux parties aériennes

Bien que le niveau hydrique et le volume du sol n'étaient pas limitants, nous avons constaté que les feuilles des plantes cultivées sur le sol compacté étaient plus épaisses et plus sombres que celles des plantes témoins avec une surface foliaire plus petite. Ces observations sont en accord avec celles d'Andrade *et al.* (1993) qui ont rapporté une augmentation du poids spécifique des feuilles du tournesol (*Helianthus annuus* L.) soumis à la compaction du sol. Ces modifications sont similaires aux premiers symptômes induits par le stress hydrique. **Cela nous conduit à formuler l'hypothèse qu'une diminution de la quantité d'eau accessible ou du potentiel hydrique du sol a provoqué au niveau des racines l'élaboration d'un message, sous forme d'acide abscissique ABA, transmis vers les parties aériennes entraînant une diminution de l'activité photosynthétique.**

Nous avons observé un fort ralentissement de l'élongation racinaire dans le sol compacté aux premiers stades de culture (jusqu'à l'âge de 29 jours) simultanément avec une baisse de l'activité photosynthétique. Cette évolution est en accord avec l'hypothèse d'un message hormonal issu d'un stress hydrique. A la fin de la culture, il semble que l'effet de ce stress

hydrique ait diminué. En effet, il est intéressant de noter que la longueur racinaire des plantes soumises à la compaction du sol progressait à des rythmes plus forts par rapport à la longueur racinaire des plantes témoins à l'âge de 32 à 35 jours. Ce phénomène est associé à une amélioration de l'activité photosynthétique des plantes soumises à la compaction du sol par rapport aux témoins pendant presque la même période. Cette hypothèse repose sur les résultats de Passioura (1988) qui montre que le rythme d'élongation des feuilles du blé soumis à la compaction ou au dessèchement du sol est plus faible que celui des plantes bien irriguées bien que les feuilles des différents traitements aient la même turgescence. De plus, des travaux menés sur différentes espèces démontrent que la résistance mécanique du sol induit des effets similaires à ceux issus d'un stress hydrique. Ces résultats qui appuient l'hypothèse que nous venons de formuler sont publiés par Bethenod *et al.* (1996) pour le maïs (*Zea mays* L.) Agnew et Carrow (1985b) pour le pâturin des prés (*Poa pratensis* L.), Masle et Passioura (1987) pour le blé (*Triticum aestivum* L.) et Ludlow *et al.* (1989) pour le sorgho (*Sorghum bicolor* L.). De même, lors d'un essai au champ, Tardieu *et al.* (1991a) constatent que la conductance stomatique chez le maïs n'est pas altérée par la forte résistance mécanique du sol lorsque les plantes sont bien irriguées. De plus, la répartition du carbone dans des plantes soumises à la sécheresse est affectée d'une façon similaire à celle que nous avons observée sous l'influence de la compaction du sol. En effet, Bredan et Hodges (1973) mettent en évidence une augmentation de la translocation du ^{14}C dans les feuilles de maïs subissant la sécheresse par rapport aux plants témoins accompagnée d'une diminution de la translocation à la partie de la tige comprise entre la feuille marquée et le nœud de l'épi. Enfin, un autre élément en faveur de notre hypothèse réside dans des résultats montrant l'absence d'effet de la compaction du sol sur la croissance des parties aériennes si la quantité d'eau et d'éléments nutritifs disponibles pour les racines est satisfaisante (Russell et Goss, 1974 ; Goss, 1977 ; Iijima et Kono, 1992).

Ce message de régulation de l'activité photosynthétique est également généré suite à la restriction de la croissance longitudinale des racines. Cette restriction provoque une accumulation d'assimilats non utilisés pour la croissance racinaire. Les racines envoient aux feuilles un signal lié à la limitation de leur force de puits ce qui réduit le taux d'assimilation du carbone (Arp, 1991 ; Thomas et Strain, 1991). Plusieurs chercheurs (Andrade *et al.*, 1993 ; Atwell, 1990b ; Masle *et al.*, 1990) rapportent que **la résistance élevée du sol à la pénétration induit une limitation de la force de puits du système racinaire**. Chez certaines espèces en C3, le mécanisme de régulation de la photosynthèse consiste à inhiber l'expression

des gènes de transcription de la Rubisco lorsque la capacité des sources dépasse la consommation des puits (Drake *et al.*, 1997 ; Koch, 1996 ; Sheen, 1994 ; Stitt, 1991). Il existe d'autres mécanismes de régulation photosynthétique induits par le "feedback" racinaire. Parmi ces mécanismes nous trouvons des réductions des composantes du photosystème II (Pennanen *et al.*, 1993 ; Van Oosten *et al.*, 1994), des réductions de stockage de thylakoïdes dans les chloroplastes (Wulff et Strain, 1981 ; Kutik *et al.*, 1995 ; Pritchard *et al.*, 1997), ou un déficit de disponibilité de phosphates cytosoliques inorganiques (Stitt, 1991).

En plus de la régulation de l'activité photosynthétique à travers le message hormonal évoqué ci-dessus, les racines présentent deux autres mécanismes de réaction vis-à-vis de la contrainte mécanique exercée par le sol compacté :

2- Expansion du diamètre racinaire

Ce phénomène a été observé chez plusieurs espèces soumises à la contrainte mécanique en différentes conditions de culture (Eavis, 1972b ; Groleau-Renaud *et al.*, 1998a ; Logsdon *et al.*, 1987). En effet, l'épaississement de l'axe racinaire lui permet de mieux pénétrer dans le sol compacté par trois mécanismes : diminution de la résistance du sol à la pénétration de la coiffe (Abdalla *et al.*, 1969), augmentation de la pression axiale des racines et accroissement de la résistance des racines à la déformation (Materchera *et al.*, 1992). Ainsi, ces derniers auteurs ont suggéré que les espèces ayant des racines épaisses (surtout les légumineuses) ont des capacités de pénétration du sol compacté plus élevées que les autres espèces. Lachno *et al.* (1982) ont attribué cet épaississement des racines à une augmentation de la teneur en auxine (AIA) dans les extrémités des racines subissant la contrainte mécanique.

3- Augmentation de la libération de carbone dans le sol

Le carbone ainsi accumulé dans les racines suite à la limitation de la force de puits sera exsudé dans le sol afin de surmonter la résistance élevée du sol à la pénétration. Nous avons mis en évidence une augmentation de la fraction du carbone libéré dans le sol par les racines dans le cas des plantes subissant la compaction du sol. Ceci concorde avec les résultats obtenus sur du maïs jeune soumis à la contrainte mécanique en conditions hydroponiques (Boeuf Tremblay *et al.*, 1995 ; Groleau-Renaud *et al.*, 1998a). De même, un travail récent conduit par Iijima *et al.* (2000) a permis de montrer un fort

accroissement du rythme de desquamation des cellules de la coiffe des racines primaires du maïs cultivé dans un sol sableux compacté. De plus, ces auteurs ont constaté que la surface de la coiffe racinaire était entièrement couverte par les cellules détachées dans le cas du sol compacté, alors que ces cellules ne couvrent que 7% de la coiffe dans un sol non compacté. En concordance avec ces résultats, Iijima et Kono (1992) avaient montré que les nombres de dictyosomes et de vésicules de sécrétion dans les appareils de Golgi de racines subissant la contrainte mécanique étaient plus élevés par rapport à leurs homologues de racines croissant dans un sol non compacté. Cet effet va promouvoir le processus d'exsudation racinaire (mucilages notamment) par les cellules de la coiffe racinaire. Ces exsudats contribuent à faciliter la pénétration racinaire dans le sol compacté en humectant le sol et en réduisant la friction de la racine avec les particules du sol grâce à leur rôle lubrifiant (Atwell, 1993). D'autre part, l'augmentation de l'exsudation est associée à une augmentation de la respiration rhizosphérique chez un maïs de 23 jours et soumis à la compaction du sol (Sauerbeck et Helal, 1986). Cette proportion atteint 23% de la quantité totale des assimilats dans le cas d'une densité apparente de l'ordre de $1,6 \text{ g cm}^{-3}$. la séparation de la respiration racinaire de celle des microorganismes rhizosphérique est difficile en conditions non stériles. Helal et Sauerbeck (1989) ont estimé la part de la respiration racinaire à 16% de la respiration rhizosphérique chez des maïs âgés de 21 jours après l'application d'un traitement antibiotique pour éliminer la respiration des microorganismes.

Nos résultats indiquent que **la stimulation de l'exsudation provoquée par la compaction du sol se réalise au détriment de la fraction consacrée aux racines**. En effet, nous avons étudié la corrélation entre la fraction de carbone retrouvée dans le sol et celle retrouvée dans les racines (Fig. 3.19). Nous observons une corrélation négative entre ces deux variables. Autrement dit, le carbone des racines et celui des exsudats racinaires représentent un pool commun. Toutefois, il convient de mentionner que la pente de la droite de corrélation ainsi que le coefficient de détermination sont beaucoup plus grands dans le cas du sol compacté par rapport au sol témoin. Cela signifie que la compétition entre les racines et le sol pour le carbone récemment assimilé est plus forte et toujours présente dans le cas de la densité apparente élevée. Chez un cultivar d'orge, Xu et Juma (1994) ont rapporté que l'augmentation de la fraction du ^{14}C retenue dans les racines s'accompagne d'une diminution de la quantité de ^{14}C rejetée dans le sol. Ils en concluent qu'il existe une compétition pour les assimilats entre les racines et le sol.

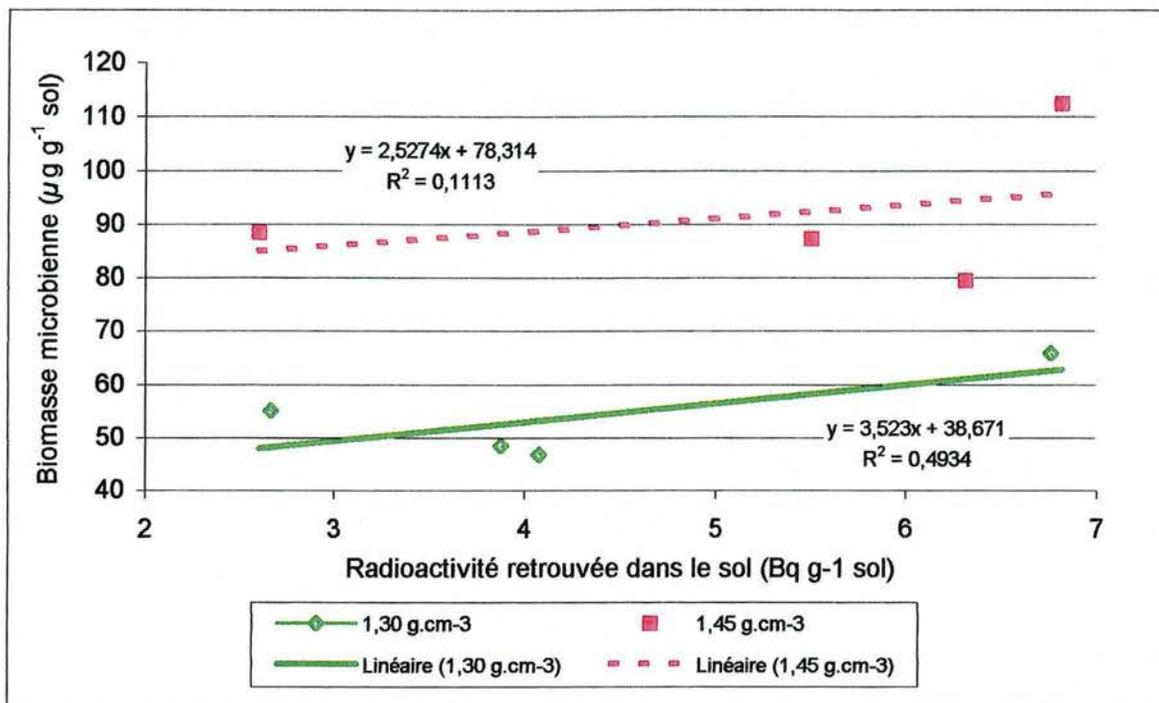


Fig. 4.2. Corrélation entre la biomasse microbienne et la radioactivité retrouvée dans le sol (rhizosphérique et non rhizosphérique) pour les traitements 1,30 et 1,45 g cm^{-3} .

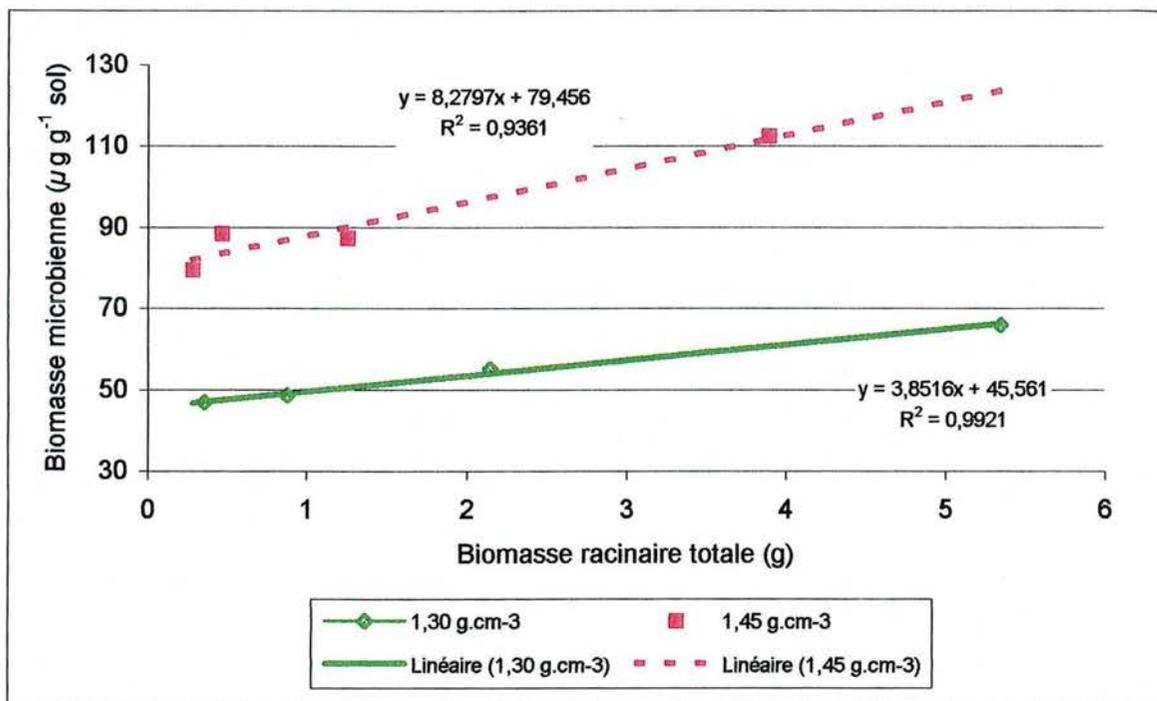


Fig. 4.3. Corrélation entre la biomasse microbienne du sol et la biomasse racinaire totale pour les traitements 1,30 et 1,45 g cm^{-3} .

L'effet positif des exsudats sur les conditions de croissance des racines n'est pas limité aux conditions physiques du sol. Simultanément à cette abondance d'exsudats, une augmentation de l'ordre de 60 à 80% de la biomasse microbienne (en $\mu\text{g C g}^{-1}$ du sol) est enregistrée dans le sol compacté par rapport au sol témoin. Nous avons également constaté que la biomasse microbienne est positivement corrélée à la durée de culture des plantes. Cette augmentation de la biomasse microbienne a contribué à l'accroissement de la teneur en carbone total que nous avons observé au niveau du sol compacté par rapport au sol non compacté. Cependant, cette augmentation de la teneur en carbone total est limitée au sol non rhizosphérique alors que la teneur en carbone total du sol rhizosphérique n'est pas modifiée par la densité apparente du sol. Ceci est probablement dû à la présence massive des microorganismes dans la rhizosphère qui induit un turnover rapide des exsudats libérés dans cette zone.

Cependant, la figure 4.2 nous montre que la stimulation de la rhizodéposition provoquée par la compaction du sol n'est pas le seul facteur responsable de l'augmentation de la biomasse microbienne et de la teneur en carbone total du sol. En effet, **une grande partie de cette augmentation pourrait être attribuée à une protection physique de la microflore du sol induite par la compaction du sol.** Le tassement du sol, en diminuant la taille des pores rend les bactéries et les champignons du sol inaccessibles aux prédateurs naturels tels que les nématodes et les protozoaires (Breland et Hansen, 1996 ; Juma, 1993). Parallèlement à ces résultats, De Neve et Hofman (2000) ont rapporté une diminution de la minéralisation de la matière organique dans un sol compacté. Cette diminution résulte à la fois de l'inaccessibilité des produits carbonés rejetés par les racines pour la microflore du sol et de la diminution du turnover des microorganismes du sol. De plus, des résultats très récents (Bouwman et Arts, 2000) montrent une diminution du pourcentage des nématodes bactéricivores et omnivores dans un sol sableux compacté. Il existe un autre élément qui milite en faveur de cette hypothèse de protection physique. En effet, cette protection est également assurée par un sol à texture argileuse étant donné la diminution de la porosité avec l'augmentation de la teneur en argile du sol. Dalal (1998) a ainsi fourni des résultats montrant que la biomasse microbienne augmente avec l'augmentation de la teneur en argile du sol.

Pour chercher d'autres facteurs responsables de l'augmentation de la biomasse microbienne, nous avons étudié, pour chaque traitement, les corrélations entre celle-ci d'une part et certains aspects concernant la morphologie racinaire de l'autre part. Il s'agit de la longueur moyenne des racines nodales, la longueur totale des racines nodales et la biomasse racinaire totale. Parmi ces trois paramètres, **la biomasse racinaire totale possède la meilleure corrélation avec la biomasse microbienne du sol** (Fig. 4.3). Cette corrélation est positive et les coefficients de détermination sont très élevés pour les deux traitements (0,9864 pour le sol témoin et 0,938 pour le sol compacté).

L'interprétation de nos résultats doit également prendre en compte les conditions dans lesquelles les expérimentations ont été réalisées

Une première limite de ce travail a résidé dans le nombre de répétitions qui, pour des raisons techniques et pratiques, n'a pas été suffisamment grand pour pouvoir montrer des effets significatifs à tous les stades étudiés. Cette limite est surtout valable au niveau de l'étude de la répartition du carbone, compte tenu la grande variabilité entre les répétitions. Toutefois, pour conduire une expérience avec une fiabilité statistique satisfaisante (puissance de 80%, risque β de 5%, écart-type résiduel de 10% et différence minimale à montrer entre les deux traitements de 10%), il nous faut 48 répétitions par traitement et par âge. Un tel nombre de plantes est difficile à gérer en terme de place et de temps (marquage d'un grand nombre de plantes présentes simultanément dans une même enceinte).

La perte de l'étanchéité au niveau des compartiments souterrains pendant les essais au ^{14}C nous a empêché d'acquérir des informations supplémentaires sur la quantité de carbone perdue par la respiration racinaire et de la part d'exsudats transformés en gaz carbonique par la respiration microbienne. Des développements techniques de nouveaux dispositifs s'avèrent nécessaires dans cet objectif.

Plusieurs études ont montré une augmentation de la libération du carbone sous l'influence de la contrainte mécanique. Toutefois, ces études se sont déroulées principalement en conditions de culture hydroponiques. La culture en pots représente une meilleure simulation des conditions au champ par rapport à la culture en conditions artificielles. Cependant, une différence majeure entre la culture en pots et la culture au champ réside dans

la structure du sol (agrégation et arrangement des agrégats) et dans la biodisponibilité de l'eau et des éléments nutritifs qui n'est pas homogène. Par conséquent, la croissance des plantes, et des racines en particulier, dépend de leur capacité à prélever l'eau et les autres éléments minéraux dans le sol compacté. Toutefois, nous n'avons pas trouvé de différence de teneur d'azote entre les deux traitements. Ceci suggère que la nutrition minérale (notamment azotée) n'était pas limitante étant donné l'arrosage par la solution nutritive qui a assuré une alimentation satisfaisante en éléments minéraux. Il convient ici de rappeler que la croissance racinaire dans le sol compacté n'était pas homogène. Par rapport au sol non compacté, les racines croissant dans le sol tassé ont poussé préférentiellement le long des parois du pot. De plus, nous avons observé l'existence des couches du sol non explorées, ce qui réduit la quantité d'eau disponible.

La différence entre les deux traitements au niveau de la hauteur des plantes, la surface foliaire, la longueur racinaire et la biomasse des parties aériennes et racinaires diminue avec l'âge des plantes. Ceci montre qu'il faut considérer avec précaution les résultats des expérimentations réalisées sur des plantes jeunes étant donné l'évolution des effets de la compaction du sol avec l'âge des plantes. Nos expériences ont été conduites sur une période plus longue que la plupart des travaux sur l'effet de la compaction du sol sur la répartition du carbone. De plus, nos données permettent d'anticiper la performance des plantes au-delà du stade floraison mâle. Ruget (1989) a rapporté que le poids de matière sèche à la floraison joue un rôle d'indicateur de la production à la récolte d'une part parce qu'il existe une forte relation entre la surface foliaire et la matière sèche à la floraison, et d'une autre part parce que la surface foliaire n'évolue plus après ce stade. Par conséquent, la quantité de rayonnement disponible pour la plante après la floraison, qui est directement liée à la surface foliaire, est déterminante pour la production de grains. Etant donné l'effet dépressif de la compaction du sol que nous avons observé sur la surface foliaire ainsi que sur l'activité photosynthétique par unité de surface foliaire, la quantité totale d'assimilats disponibles pour la croissance après la floraison sera moins grande dans le cas des plantes subissant la compaction du sol par rapport aux plantes témoins. Par conséquent, une diminution du rendement est fortement probable. D'autre part, le retard de développement que nous avons mis en évidence s'accroît avec l'âge des plantes et persiste jusqu'au stade reproducteur. **Il est donc peu vraisemblable que ce retard soit annulé aux stades suivants, ce qui va entraîner un retard de la date de maturité.**

*Conclusions générales
et Perspectives*

Notre objectif était d'étudier, sur une durée de culture relativement longue, les effets de la compaction du sol sur les flux de carbone dans le système maïs-sol-microorganismes et leur relation avec la croissance et le développement des plantes. Nous avons utilisé des plantes âgées de 3, 4, 5 et 6 semaines (floraison mâle) sur lesquelles nous avons déterminé l'entrée du carbone à l'échelle de la plante ainsi que sa répartition et sa libération dans la rhizosphère. Ce travail a porté sur une étude simultanée des aspects morphologiques (croissance et développement) et physiologiques (activité photosynthétique et répartition d'assimilats) afin de mieux comprendre les relations entre ces aspects. Nous avons également étudié l'effet de la densité apparente du sol sur la fertilité biologique du sol en terme de biomasse microbienne et teneur en carbone total.

Dans nos conditions, la compaction du sol a augmenté sa densité apparente et diminué sa porosité et son aération **sans provoquer toutefois des conditions asphyxiantes.** La capacité au champ est également réduite dans le sol compacté.

L'augmentation de la densité apparente du sol a induit un retard de la croissance et du développement. Cet effet sur le développement s'observe dès l'âge de 28 jours et devient significatif à la fin de la culture. La diminution du nombre de feuilles visibles se traduit par un ralentissement de la croissance en terme d'accumulation de la matière sèche, de hauteur des plantes et de surface foliaire.

Cette diminution (surtout de la surface foliaire) a contribué à une baisse de la quantité totale du carbone fixé. Une chute de la capacité photosynthétique par unité de surface foliaire est le deuxième facteur responsable de cet effet sur la photosynthèse totale. Il convient toutefois de noter que l'effet dépressif de la compaction du sol est plus marqué chez les plantes jeunes. D'autre part, la réduction de l'assimilation totale par plante, provoquée par le sol compacté, s'accroît avec l'âge des plantes où elle devient significative à l'âge de 42 jours.

Les techniques de marquage nous ont permis d'expliquer les modifications morphologiques (accumulation de la matière sèche) induites par la contrainte mécanique. **Les effets de la compaction du sol sur la répartition du carbone diminuent avec l'âge des plantes.** A l'approche du stade floraison mâle, les racines des plantes soumises à la

compaction du sol retiennent autant d'assimilats récents, en terme de pourcentage de la quantité totale des assimilats récents, que les racines des plantes témoins. A ce même stade, le système racinaire des plantes subissant ce stress commence à compenser le retard qu'il avait pris pendant les stades précédents. Nous trouvons la même tendance avec la longueur et la biomasse racinaires. Le taux de croissance relatif de la biomasse racinaire montre une accélération de l'accumulation de la matière sèche dans les plantes subissant la compaction du sol après l'âge de 28 jours. Le marquage au carbone radioactif a aussi montré que l'assimilation du carbone par plante est réduite dans le cas du sol compacté chez les plantes âgées de 22 et de 29 jours. Cependant, la superposition des courbes d'assimilation du carbone et d'activité retrouvée dans le système maïs-sol montre clairement une évolution comparable avec l'âge des plantes pour chaque traitement. En effet, pour les âges inférieurs à 35 jours, nous avons observé que le taux d'assimilation du carbone et la quantité d'activité retrouvée sont nettement réduits par la compaction du sol. Cependant, à l'âge de 35 jours et pour la première fois, ces deux paramètres sont devenus supérieurs chez le traitement sol compacté par rapport au traitement sol non compacté. A la dernière date de récolte, les deux traitements ont présenté des valeurs voisines pour les deux paramètres avec une légère supériorité pour les plantes cultivées sur le sol non compacté.

Une conséquence importante de la compaction du sol est l'augmentation de la proportion et de la quantité du carbone exsudé dans le sol compacté. Cet effet est accompagné d'une forte augmentation de la biomasse microbienne, de la teneur en carbone total du sol et de la respiration rhizosphérique. En effet, la biomasse microbienne (en $\mu\text{g g}^{-1}$ du sol) du sol compacté est 60 à 80% plus importante que celle du sol témoin. La biomasse microbienne est également positivement corrélée à la durée de la culture des plantes. Cependant, la stimulation de la biomasse microbienne induite par l'augmentation de la densité apparente n'est pas bien corrélée à l'exsudation racinaire. De plus, l'exsudation racinaire et la rhizodéposition se passent principalement dans le sol rhizosphérique alors que l'augmentation de la biomasse microbienne est observée à l'échelle du sol entier. Ce fait nous amène à supposer que la rhizodéposition n'explique pas toute l'augmentation de la biomasse microbienne du sol. En effet, en réduisant la porosité, le sol compacté fournit une protection physique pour les microorganismes du sol contre les prédateurs (nématodes et protozoaires). **L'augmentation de la biomasse microbienne dans le sol tassé est donc due à la stimulation de l'exsudation et du turnover racinaires ainsi qu'à la protection physique**

que le sol compacté exerce vis-à-vis des champignons et des bactéries. Cependant, l'absence d'effet de la compaction du sol sur la teneur en carbone totale du sol rhizosphérique s'explique par la forte activité microbienne dans cette zone, ce qui induit un turnover rapide des produits carbonés libérés par le système racinaire.

Les réponses des paramètres physiologiques et morphologiques des plantes à la compaction du sol ne sont pas indépendantes. A titre d'exemple, la densité apparente élevée réduit la surface foliaire, ce qui diminue l'assimilation totale par plante. A son tour, une assimilation plus faible va se traduire négativement sur la croissance et le développement des plantes. Nous avons formulé trois hypothèses pour expliquer les effets de la compaction du sol sur les plantes :

- 1- Régulation de l'activité photosynthétique à travers un signal hormonal issu du système racinaire soumis à la compaction du sol**
- 2- Augmentation du diamètre racinaire**
- 3- Augmentation de la libération du carbone dans le sol**

Afin de valider ces hypothèses, nous proposons de compléter nos travaux à quatre niveaux :

- **Une estimation précise de la quantité du carbone récent respirée par les racines et la microflore du sol pourrait compléter le bilan carboné du système et confirmer, ainsi, nos résultats montrant une augmentation de la libération du carbone dans le sol compacté.**
- La présence d'une limitation de disponibilité d'eau et d'un effet de la compaction sur le prélèvement d'eau dans le sol compacté restent à confirmer. Pour affiner nos résultats, **il serait nécessaire de s'intéresser au prélèvement hydrique et aux potentiels hydriques du sol et des racines sur le taux d'assimilation de carbone** étant donné le changement de la capacité de rétention hydrique du sol avec la modulation de sa densité apparente. La compréhension de la relation entre la longueur racinaire et les potentiels hydriques des racines et du sol pourrait améliorer notre connaissance du mécanisme d'action de la compaction du sol sur le système plante-sol. De même, les mécanismes de transport d'informations entre les racines et les parties aériennes ne sont pas bien connus. Il sera ainsi pertinent

d'étudier les messages issus de la modification des relations entre les sources et les puits.

- Une étude avec **plusieurs temps de chasse pourrait mettre en évidence une accumulation du carbone dans les racines suite à la limitation de force de puits des racines** provoquée par la compaction du sol. Le temps de chasse choisi dans cette étude était en effet trop long pour montrer cette accumulation. Une exsudation intensifiée pendant le temps de chasse a probablement permis l'évacuation dans le sol des assimilats accumulés.
- Finalement, il serait intéressant de confirmer nos hypothèses avec **un nombre de répétitions plus important** surtout lorsqu'il s'agit des paramètres physiologiques (répartition de carbone en particulier).

Enfin, **le retard du développement, la baisse de l'activité photosynthétique et l'augmentation de la rhizodéposition** chez les plantes subissant la densité apparente élevée **représentent une perte d'assimilats qui auraient pu contribuer au rendement**. Par conséquent, la compaction du sol est un stress complexe susceptible de provoquer des pertes économiques au champ. Toutefois, ces résultats sont à valider en conditions du champ étant donné la variabilité au niveau des facteurs climatiques et ceux du sol.

Nos résultats montrent que **les effets de la compaction du sol sur la physiologie et la morphologie du maïs évoluent avec l'âge des plantes**. Il est intéressant ainsi d'étudier ces effets aux stades plus avancés surtout pendant la phase de remplissage de grains pour établir l'effet sur les composantes du rendement. Toutefois les différentes espèces ne présentent pas forcément la même réaction vis-à-vis de la compaction du sol, il est donc important de valider ces résultats sur d'autres cultures.

L'acquisition d'informations sur les différents effets de la compaction du sol sur la plante et le sol représente une étape importante vers l'intégration de ces aspects dans des modèles qui simulent la croissance et le rendement des cultures à des fins scientifiques et agronomiques. En effet, les modèles existants ne prennent pas en compte l'effet de la densité apparente du sol sur l'architecture racinaire, l'exploration du sol, l'exsudation, la rhizodéposition du carbone et la biomasse microbienne du sol. Ces facteurs peuvent avoir des effets sur la biodisponibilité et le prélèvement d'eau et d'éléments minéraux. Ainsi, il serait

intéressant de les intégrer dans les modèles de simulation de croissance et de rendement des végétaux. De plus, la modélisation de ces effets permet de déterminer les conditions favorables pour la croissance des plantes étant donné les conditions climatiques et l'état du sol.

Références bibliographiques

- Abdalla A.M., Hettiaratchi D.R.P., Reece A.R., 1969.** The mechanics of root growth in granular media. *Journal of Agricultural Engineering Research* 14(3):236-248.
- Agnew M.L., Carrow R.N., 1985a.** Soil compaction and moisture stress preconditioning in Kentucky bluegrass. I. Soil aeration, water use, and root responses. *Agronomy Journal* 77:872-878.
- Agnew M.L., Carrow R.N., 1985b.** Soil compaction and moisture stress preconditioning in Kentucky bluegrass. II. Stomatal resistance, leaf water potential, and canopy temperature. *Agronomy Journal* 77:878-884.
- Agrawal R.P., 1991.** Water and nutrient management in sandy soils by compaction. *Soil and Tillage Research* 19:121-130.
- Aguirrezabal L., Pellerin S., Tardieu F., 1993.** Carbon nutrition, root branching and elongation: can the present state of knowledge allow a predictive approach at a whole plant level? *Environmental and Experimental Botany* 33(1):121-130.
- Alakukku L., Elonen P., 1996.** Cumulative compaction of a clay loam soil by annually repeated field traffic in autumn. *Agricultural Science of Finland* 4:445-461.
- Andrade A., Wolfe D.W., Fereres E., 1993.** Leaf expansion, photosynthesis, and water relations of sunflower plants grown on compacted soil. *Plant and Soil* 149:175-184.
- Angers D.A., Caron J., 1998.** Plant-induced changes in soil structure: Processes and feedbacks. *Biogeochemistry* 42:55-72.
- Ankeny M.D., Kaspar T.C., Horton R., 1990.** Characterization of tillage and traffic effects on unconfined infiltration measurements. *Soil Science Society of America Journal* 54:837-840.
- Arp W.J., 1991.** Effects of source-sink relations on photosynthetic acclimation to elevated CO₂. *Plant, Cell and Environment* 14:869-875.
- Arvidsson J., 1999.** Nutrient uptake and growth of barley as affected by soil compaction. *Plant and Soil* 208:9-19.
- Arvidsson J., Håkansson I., 1996.** Do effects of soil compaction persist after ploughing? Results from 21 long-term field experiments in Sweden. *Soil and Tillage Research* 39:175-197.
- Asady G.H., Smucker J.M., 1989.** Compaction and root modifications of soil aeration. *Soil Science Society of America Journal* 53:251-254.
- Atwell B.J., 1990a.** The effect of soil compaction on wheat during early tillering. I. Growth, development and root structure. *The New Phytologist* 115:29-35.

- Atwell B.J., 1990b.** The effect of soil compaction on wheat during early tillering. III. Fate of carbon transported to the roots. *The New Phytologist* 115:43-49.
- Atwell B.J., 1993.** Response of roots to mechanical impedance. *Environmental and Experimental Botany* 33(1):27-40.
- Baligar V.C., Nash V.E., Hare M.L., Price J.A., 1975.** Soybean root anatomy as influenced by soil bulk density. *Agronomy Journal* 67:842-844.
- Ball B.C., Robertson E.A.G., 1994.** Effects of uniaxial compaction on aeration and structure of ploughed or direct drilled soils. *Soil and Tillage Research* 31:135-148.
- Barber D.A., Gunn K.B., 1974.** The effect of mechanical forces on the exudation of organic substances by the roots of cereal plants grown under sterile conditions. *The New Phytologist* 73:39-45.
- Barber D.A., Martin J.K., 1976.** The release of organic substances by cereal roots into soil. *The New Phytologist* 76:69-80.
- Barraclough P.B., Weir A.H., 1988.** Effects of a compacted subsoil layer on root and shoot growth, water use and nutrient uptake of winter wheat. *Journal of Agricultural Science* 110:207-216.
- Bengough A.G., Mullins C.E., 1990.** Mechanical impedance to root growth: a review of experimental techniques and root growth responses. *Journal of Soil Science* 41:341-358.
- Bengough A.G., Mullins C.E., 1991.** Penetrometer resistance, root penetration resistance and root elongation rate in two sandy loam soils. *Plant and Soil* 131:59-66.
- Benoit P., Choné T., Barriuso E., 1994.** On-line measurement of total C and ^{14}C of ^{14}C -labelled organic matter. *Soil Biology and Biochemistry* 26:407-411.
- Bethenod O., Tardieu F., Katerji N., 1996.** Relationship between net photosynthetic rate and stomatal conductance in leaves of field-grown maize subjected to soil compaction or soil drying. *Photosynthetica* 32(3):367-379.
- Bœuf-Tremblay V., Plantureux S., Guckert A., 1994.** Kinetics of root exudation from young maize plants. Proc. Third ESA Congress, Abano-Padova, Italy.
- Bœuf-Tremblay V., 1995.** Influence des contraintes mécaniques sur l'exsudation racinaire du maïs. Thèse de Doctorat de l'I.N.P.L., Nancy, France. pp. 144.
- Bœuf-Tremblay V., Plantureux S., Guckert A., 1995.** Influence of mechanical impedance on root exudation of maize seedlings at two development stages. *Plant and Soil* 172:279-287.

- Boone F.R., Vermeulen G.D., Kroesbergen B., 1994.** The effect of mechanical impedance and soil aeration as affected by surface loading on the growth of peas. *Soil and Tillage Research* 32:237-251.
- Boote K.J., Jones J., Hoogenboom G., 1998.** Simulation of crop growth: CROPGRO model. *In: agricultural systems modeling and simulation.* Marcel Dekker, New York, NY, USA. pp. 651-692.
- Bouwman L.A., Arts W.B.M., 2000.** Effects of soil compaction on the relationships between nematodes, grass production and soil physical properties. *Applied Soil Ecology* 14(3):213-222.
- Bowen H.D., 1981.** Alleviating mechanical impedance. *In : Arkin G.F., Taylor H.M. (Eds.),* Modifying the root environment to reduce crop stress. ASAE monograph no. 4, Michigan, USA. pp. 18-57.
- Bowen G.D., Rovira, A.D., 1999.** The rhizosphere and its management to improve plant growth. *Advances in Agronomy* 66:1-102.
- Breland T.A., Hansen S., 1996.** Nitrogen mineralization and microbial biomass as affected by soil compaction. *Soil Biology and Biochemistry* 28(4/5):655-663.
- Brevedan E.R., Hodges H.F., 1973.** Effect of moisture deficits on ^{14}C translocation in corn (*Zea mays*). *Plant Physiology* 52:436-439.
- Brown D.M., 1977.** Response of maize to environmental temperatures : a review. *In : Agrometeorology of the maize crop. Proc. 1976 Sym., Ames, IA, USA. Publ. World Meteorological Organization, Geneva, Switzerland.* pp. 15-26.
- Busscher W., Lipiec J., 1993.** Early growth of maize in compacted soil with fine and coarse structure. *International Agrophysics* 7:77-83.
- Canarache A., Colibas I., Colibas M., Horobeau I., Patru V., Simota H., Trandafirescu T., 1984.** Effect of induced compaction by wheel traffic on soil physical properties and yield of maize in Romania. *Soil and Tillage Research* 4:199-213.
- Castillo S.R., Dowdy R.H., Bradford J.M., Larson W.E., 1982.** Effects of applied mechanical stress on plant growth and nutrient uptake. *Agronomy Journal* 74:526-530.
- Chaves M.M., 1991.** Effects of water deficits on carbon assimilation. *Journal of Experimental Botany* 42(234):1-16.
- Chen T.M., Brown R.H., Black C.C., 1970.** CO_2 compensation concentration, rate of photosynthesis and carbonic anhydrase activity of plants. *Weed Science* 18:399-403.

- Cheng W.X., Johnson D.W., 1998.** Elevated CO₂, rhizosphere processes, and soil organic matter decomposition. *Plant and Soil* 202:167-174.
- Chikushi J., Hirota O., 1998.** Simulation of root development based on the dielectric breakdown model. *Hydrological Science Journal* 43(4):549-560.
- Crowley D.E., Wang Y.C., Reid C.P.P., Szaniszlo P.J., 1991.** Mechanism of iron acquisition from siderophores by microorganisms and plants. *In* : Chen Y., Hadar Y. (Eds.), *Iron nutrition and interaction in plants*. Kluwer, Dordrecht, Netherlands. pp. 213-232.
- Dalal R.C., 1998.** Soil microbial biomass- What do the numbers really mean? *Australian Journal of Experimental Agriculture* 38:649-665.
- Davenport J.R., Thomas R.L., 1988.** Carbon partitioning and rhizodeposition in corn and bromegrass. *Canadian Journal of Soil Science* 68:693-701.
- De Neve S., Hofman G., 2000.** Influence of soil compaction on carbon and nitrogen mineralization of soil organic matter and crop residues. *Biology and Fertility of Soils* 30:544-549.
- Domzal H., Gliński J., Lipiec J., 1991.** Soil compaction research in Poland. *Soil and Tillage Research* 19:99-109.
- Douglas J.T., Crawford C.E., Campbell D.J., 1995.** Traffic systems and soil aerator effects on grassland for silage production. *Journal of Agricultural Engineering Research* 60:261-270.
- Drake B.G., Gonzales-Meler M.A., Long S.P., 1997.** More efficient plants : A consequence of rising atmospheric CO₂. *Annual Review of Plant Physiology and Plant Molecular Biology* 48:609-639.
- Durr C., Boiffin J., Boizard H., 1990.** Influence du régime thermique sur la croissance pondérale et le rythme d'apparition des feuilles de jeunes plantes de maïs. *In* : *La vie du maïs, Colloque sur la physiologie du maïs*. INRA-Université Paris-Sud-AGPM. pp. 73-79.
- Eavis B.W., 1972a.** Soil physical conditions affecting seedling root growth. I. Mechanical impedance, aeration and moisture availability as influenced by bulk density and moisture levels in a sandy loam soil. *Plant and Soil* 36:613-622.
- Eavis B.W., 1972b.** Soil physical conditions affecting seedling root growth. III. Comparisons between root growth in poorly aerated soil and at different oxygen partial pressures. *Plant and Soil* 37:151-158.

- Ekwue E.I., Stone R.J., 1995.** Irrigation scheduling for sweet maize relative to soil compaction conditions. *Journal of Agricultural Engineering Research* 62:85-94.
- FAO, 2000.** Statistical database, Primary Agricultural Production for the year 1999.
- Fujii J.A., Kennedy R.A., 1985.** Seasonal changes in the photosynthetic rate in apple trees. A comparison between fruiting and nonfruiting trees. *Plant Physiology* 78:519-524.
- Gay J.P., Menetrier M.A., 1978.** Développement et croissance chez le maïs : aspects pratiques. Publication AGPM-ITCF. pp. 58.
- Girardin P., 1999.** Ecophysiologie du maïs. AGPM, Paris. pp. 323.
- Girardin P., Tollenaar M., Muldoon J.-F., 1985.** Effect of temporary N-starvation on leaf photosynthetic rate and chlorophyll content of maize. *Canadian Journal of Plant Science* 65:491-500.
- Goss M.J., 1977.** Effects of mechanical impedance on root growth in barley (*Hordeum vulgare* L.). I. Effects on the elongation and branching of seminal root axes. *Journal of Experimental Botany* 28(102):96-111.
- Grant R.F., 1989.** Simulation of maize phenology. *Agronomy Journal* 81:451-458.
- Grant R.F., 1993.** Simulation model of soil compaction and root growth. I. Model structure. *Plant and Soil* 150:1-14.
- Grath T., Arvidsson J., 1997.** Effects of soil compaction on plant nutrition uptake and growth of peas and barley on a sandy loam. *Swedish Journal of Agricultural Research* 27:95-104.
- Grath T., Håkansson I., 1992.** Effects of soil compaction on development and nutrient uptake of peas. *Swedish Journal of Agricultural Research* 22:13-17.
- Gregory P.J., Atwell B.J., 1991.** The fate of carbon in pulse-labelled crops of barley and wheat. *Plant and Soil* 136:205-213.
- Gregory P.J., Palta J.A., Batts G.R., 1997.** Root systems and root: mass ratio-carbon allocation under current and projected atmospheric conditions in arable crops. *Plant and Soil* 187:221-228.
- Groleau-Renaud V., Plantureux S., Guckert A., 1998a.** Influence of plant morphology on root exudation of maize subjected to mechanical impedance in hydroponic conditions. *Plant and Soil* 201:231-239.
- Groleau-Renaud V., Plantureux S., Guckert A., 1998b.** Effet de la contrainte mécanique sur le système racinaire nodal et séminal du maïs. *Comptes Rendus de l'Académie des Sciences* 321 (série II):63-71.

- Groleau-Renaud V., Plantureux S., Tubeileh A., Guckert A., 2000.** Influence of microflora and composition of of root bathing solution on root exudation of maize plants. *Journal of Plant Nutrition*, Sous Presse.
- Guckert A., Breisch H., Reisinger O., 1975.** Interface sol-racine I. Etude au microscope électronique des relations mucigel-argile-microorganismes. *Soil Biology and Biochemistry* 7:241-250.
- Gupta S., Sharma P.P., DeFranchi S., 1989.** Compaction effects on soil structure. *Advances in Agronomy* 42:311-338.
- Habib L., Chenu C., Morel J.-L., Guckert A., 1990.** Adsorption de mucilages racinaires de maïs sur des argiles homoioniques. Conséquences sur la micro-organisation des complexes formés. *Comptes Rendus de l'Académie des Sciences* 310 (série II):1541-1546.
- Håkansson I., 1985.** Swedish experiments on subsoil compaction by vehicles with high axle load. *Soil Use Management* 1:113-116.
- Håkansson I., 1990.** A method for characterizing the state of compactness of the plough layer. *Soil and Tillage Research* 16:105-120.
- Håkansson I., 1992.** The degree of compactness as a link between technical, physical and biological aspects of soil compaction. In : *Proc. Int. Soil Compaction Confer., Estonian Res. Instit. of Agric. and Land Improvement, Saku, Estonia, June 8-12*, pp. 8.
- Håkansson I., Medvedev V.W., 1993.** Protection of soil from mechanical overloading by establishing limits for stresses caused by heavy vehicles. *ISTRO Workshop "Soil Compaction and the Environment"*. Melitopol, Ukraine.
- Hallmark W.B., Barber S.A., 1981.** Root growth and morphology, nutrient uptake, and nutrient status of soybeans as affected by soil K and bulk density. *Agronomy Journal* 73:779-782.
- Hammel J.E., 1994.** Effect of high-axle load traffic on subsoil physical properties and crop yield in the Pacific Northwest USA. *Soil and Tillage Research* 29:195-203.
- Helal H.M., Sauerbeck D.R., 1984.** Influence of plant roots on C and P metabolism in soil. *Plant and Soil* 76:175-182.
- Helal H.M., Sauerbeck D.R., 1986.** Effect of plant roots on carbon metabolism of soil microbial biomass. *Zeitschrift für Pflanzenernährung und Bodenkunde* 149:181-188.
- Helal H.M., Sauerbeck D.R., 1989.** Carbon turnover in the rhizosphere. *Zeitschrift für Pflanzenernährung und Bodenkunde*. 152:211-216.

- Henderson C., 1991.** Sensitivity of eight cereal and legume species to the compaction status of deep sandy soils. *Australian Journal of Experimental Agriculture* 31:347-355.
- Hiltner L., 1904.** Über neuere erfahrungen und probleme auf dem gebiet der bodenbakteriologie und unter besonderer berücksichtigung und brache. *Arbeiten der Deustchen Landwirtschaftsgeselleschaft* 98:59-78.
- Hilton B.R., Fixen P.E., Woodard H.J., 1994.** Effects of tillage, nitrogen placement, and wheel compaction on denitrification rates in the corn cycle of a corn-oats rotation. *Journal of Plant Nutrition* 17(8):1341-1357.
- Hoagland D.R., Arnon I.R., 1938.** The water culture method for growing plants without soil. University of California Experimental Station, Circular 347.
- Höflich G., Tauschke M., Kühn G., Rogasik J., 2000.** Influence of agricultural crops and fertilization on microbial activity and microorganisms in the rhizosphere. *Journal of Agronomy and Crop Science* 184:49-54.
- Houlbrooke D.J., Thom E.R., Chapman R., McLay C.D.A., 1997.** A study of the effects of soil bulk density on root and shoot growth of different ryegrass lines. *New Zealand Journal of Agricultural Research* 40:429-435.
- Hu S., Van Bruggen A., 1998.** Efficiencies of chloroform fumigation in soil: effects of physiological states of bacteria. *Soil Biology and Biochemistry* 30(13):1841-1844.
- Iijima M., Kono Y., 1992.** Development of Golgi apparatus in the root cap cells of maize (*Zea mays* L.) as affected by compacted soil. *Annals of Botany* 70:207-212.
- Iijima M., Griffiths B., Bengough A.G., 2000.** Sloughing of cap cells and carbon exudation from maize seedling roots in compacted sand. *The New Phytologist* 145(3):477-482.
- Ikeda K., Toyota K., Kimura M., 1997.** Effects of soil compaction on the microbial populations of melon and maize rhizoplane. *Plant and Soil* 189:91-96.
- Jackson M., 1997.** Hormones from roots as signals for the shoots of stressed plants. *Trends in Plant Science* 2(1):22-28.
- Jenkinson D.S., Powlson D.S., 1976.** The effects of biocidal treatments on metabolism in soil. V. A method for measuring soil biomass. *Soil Biology and Biochemistry* 8:209-213.
- Jenkinson D.S., Ladd J.N., 1981.** Microbial biomass in soil: measurement and turnover. *In* Paul E.A. and Ladd J.N. (Eds.), *Soil Biochemistry* Vol. 5. Marcel Dekker, New York, USA. pp. 415-471.

- Joergensen R., 1995.** The fumigation extraction method. *In* Alef K. and Nannipieri P. (Eds.) Methods in applied soil microbiology and biochemistry. Academic Press, San Diego, CA, USA.
- Jones C.A., 1983.** Effect of soil texture on critical bulk densities for root growth. *Soil Science Society of America Journal* 47:1208-1211.
- Jones D.L., Darrah P.R., 1995.** Influx and efflux of organic acids across the soil-root interface of *Zea mays* L. and its implications in rhizosphere C flow. *Plant and Soil* 173:103-109.
- Jones C.A., Kiniry J.-R. 1986.** CERES-Maize, a simulation model of maize growth and development. Texas A & M University Press, College Station. pp. 196.
- Juma N., 1993.** Interrelationships between soil structure/texture, soil biota/soil organic matter and crop production. *Geoderma* 57:3-30.
- Kahnt G., Hijazi L.A., Rao M., 1986.** Effect of homogenous and heterogeneous soil compaction on shoot and root growth of field bean and soybean. *Journal of Agronomy and Crop Science* 157:105-113.
- Kalapos T., Boogaard R. Van Den, Lambers H., Werf A. Van Der, 1996.** Effect of soil drying on growth, biomass allocation and leaf gas exchange of two annual grass species. Biomass partitioning to leaves and roots. *Plant and Soil* 185(1):137-149.
- Kaspar T.C., Logsdon S.D., Prieksat M.A., 1995.** Traffic pattern and tillage system effects on corn root and shoot growth. *Agronomy Journal* 87:1046-1051.
- Keith H., Oades J.M., Martin J.K., 1986.** Input of carbon to soil from wheat plants. *Soil and Plant Biochemistry* 18(4):445-449.
- Kayombo B., Lal R., Mrema G.C., Jensen H.E., 1991.** Characterizing compaction effects on soil properties and crop growth in Southern Nigeria. *Soil and Tillage Research* 21:325-345.
- Koch K.E., 1996.** Carbohydrate-modulated gene expression in plants. *Annual Review of Plant Physiology and Plant Molecular Biology* 47:509-540.
- Kuikman P.J., Lekkerkerk L.J.A., Van Veen J.A., 1990.** Carbon dynamics of a soil planted with wheat under an elevated atmospheric CO₂ concentration. *In* : Wilson W.S. (Ed.), *Advances in soil organic matter research : The impact on agriculture and the environment.* The Royal Society of Chemistry, London, United Kingdom. pp. 267-274.

- Kutik J., Natr L., Demmers-Derks H.H., Lawlor D.W., 1995.** Chloroplast ultrastructure of sugar beet (*Beta vulgaris* L.) cultivated in normal and elevated CO₂ concentrations with two contrasted nitrogen supplies. *Journal of Experimental Botany* 46:1797-1802.
- Laheurte F., Leyval C., Berthelin J., 1990.** Root exudates of maize, pine and beech seedlings influenced by mycorrhizal and bacterial inoculation. *Symbiosis* 9:111-116.
- Lal R., 1996.** Axle load and tillage effects on crop yields on a Mollic Ochraqualf in Northwest Ohio. *Soil and Tillage Research* 37:143-160.
- Lal R., 2000.** Land use and cropping system effects on restoring soil carbon pool of degraded Alfisols in western Nigeria. *In* : Lal R., Kimble J.M., Stewart B.A. (Eds.), *Advances in Soil Science : Global climate change and tropical ecosystems*. CRC Press, Boca Raton , FL, USA. pp. 157-165.
- Lal R., Ahmadi M., 2000.** Axle load and tillage effects on crop yield for two soils in central Ohio. *Soil and Tillage Research* 54:111-119.
- Liljeroth E., Kuikman P., Van Veen J.A., 1994.** Carbon translocation to the rhizosphere of maize and wheat and influence on the turnover of native soil organic matter at different soil nitrogen levels. *Plant and Soil* 161:233-240.
- Lindstrom M.J., Voorhees W.B., 1994.** Responses of temperate crops in North America to soil compaction. *In* : Soane, B.D., Ouwerkerk, C. van (Eds.), *Soil Compaction in Crop Production*. Elsevier, Amsterdam, Netherlands. pp. 265-286.
- Lipiec J., Stepniewski W., 1995.** Effects of soil compaction and tillage systems on uptake and losses of nutrients. *Soil and Tillage Research* 35:37-52.
- Lipiec J., Håkansson I., Tarkiewicz S., Kossowski J., 1991.** Soil physical properties and growth of spring barley as related to the degree of compactness of two soils. *Soil and Tillage Research* 19:307-317.
- Lipiec J., Kossowski J., Tarkiewicz S., 1992.** Spring barley yield and root growth response to the degree of compactness of soil and weather conditions. *In* : *Proceedings International Conference on Soil Compaction*, Tallinn, Estonia.
- Lipiec J., Ishioka T., Szustak A., Pietrusiewicz J., Stepniewski W., 1996.** Effects of soil compaction and transient oxygen deficiency on growth, water use and stomatal resistance of maize. *Acta Agriculturae Scandinavica Section B, Soil and Plant Science* 46:186-191.
- Logsdon S.D., Reneau Jr. R.B., Parker J.C., 1987.** Corn seedling root growth as influenced by soil physical properties. *Agronomy Journal* 79:221-224.

- Lowery B., Schuler R.T., 1994.** Duration and effects of compaction on soil and plant growth in Wisconsin. *Soil and Tillage Research* 29:205-210.
- Ludlow M.M., Sommer K.J., Flower D.J., Ferraris R., So H.B., 1989.** Influence of root signals resulting from soil dehydration and high soil strength on the growth of crop plants. *Current Topics in Plant Biochemistry and Physiology* 8:81-99.
- Lynch J.M., Panting L.M., 1980.** Cultivation and the soil biomass. *Soil Biology and Biochemistry* 12:29-33.
- Malhi S.S., Nyborg M., 1994.** Compaction of soils: yield of barley in greenhouse and field. *Communications in Soil Science and Plant Analysis* 24(13&14):1453-1464.
- Martens R., 1995.** Current methods for measuring microbial biomass C in soil: Potential and limitations. *Biology and Fertility of Soils* 19:87-99.
- Martin J.K., 1977.** Factors influencing the loss of organic carbon from wheat roots. *Soil Biology and Biochemistry* 9:1-7.
- Martin J.K., Kemp J.R., 1980.** Carbon loss from roots of wheat cultivars. *Soil Biology and Biochemistry* 12:551-554.
- Masalha J., Kosegarten H., Elmaci Ö., Mengel K., 2000.** The central role of microbial activity for iron acquisition in maize and sunflower. *Biology and Fertility of Soils* 30:433-439.
- Masle J., 1992a.** Genetic variation in the effects of root impedance on growth and transpiration rates of wheat and barley. *Australian Journal of Plant Physiology* 19:109-125.
- Masle J., 1992b.** Will plant performance on soils prone to drought or with high mechanical impedance to root penetration be improved under elevated atmospheric CO₂ concentration? *Australian Journal of Botany* 40:491-500.
- Masle J., Passioura J.B., 1987.** The effect of soil strength on the growth of young wheat plants. *Australian Journal of Plant Physiology* 14:643-656.
- Masle J., Farquhar G.D., Gifford R.M., 1990.** Growth and carbon economy of wheat seedlings as affected by soil resistance to penetration and ambient partial pressure of CO₂. *Australian Journal of Plant Physiology* 17:465-487.
- Materechera S.A., Dexter A.R., Alston A.M., 1991.** Penetration of very strong soil by seedling roots of different plant species. *Plant and Soil* 135:31-41.
- Materechera S.A., Alston A.M., Kirby J.M., Dexter A.R., 1992.** Influence of root diameter on the penetration of seminal roots into a compacted subsoil. *Plant and Soil* 144:297-303.

- McCormak D.E., 1987.** Land evaluations that consider soil compaction. *Soil and Tillage Research* 10:21-27.
- McCoy E.L., 1991.** A bioenergetic model of plant root growth. *Agricultural Systems* 37:1-23.
- McDougall B., 1970.** Movement of ^{14}C -photosynthate into the roots of wheat seedlings and exudation of ^{14}C from intact roots. *The New Phytologist* 69:37-46.
- Meek B.D., Rechel E.R., Carter L.M., DeTar W.R., 1992.** Bulk density of a sandy loam: Traffic, tillage, and irrigation-method effects. *Soil Science Society of America Journal* 56:562-565.
- Meharg A.A., Killham K., 1988.** A comparison of carbon flow from pre-labelled and pulse-labelled plants. *Plant and Soil* 112:225-231.
- Mengel K., 1995.** Iron availability in plant tissues-iron chlorosis on calcareous soils. *In* : Abadia J. (Ed.), *Iron nutrition in soils and plants*. Kluwer, Dordrecht, Netherlands. pp. 389-396.
- Merckx R., Hartog A. Den, Van Veen J.A., 1985.** Turnover of root-derived material and related microbial biomass formation in soils of different texture. *Soil Biology and Biochemistry* 17(4):565-569.
- Merckx R., Van Ginkel J.H., Sinnaeve J., Cremers A., 1986.** Plant induced changes in the rhizosphere of maize and wheat. I. Production and turnover of root-derived material in the rhizosphere of maize and wheat. *Plant and Soil* 96:85-93.
- Moorby J., Troughton J.H., Currie B.G., 1974.** Investigations of carbon transport in plants. II. The effects of light and darkness and sink activity on translocation. *Journal of Experimental Botany* 25(88):937-944.
- Morel J.-L., Habib L., Plantureux S., Guckert A., 1991.** Influence of maize root mucilage on soil aggregate stability. *Plant and Soil* 136:111-119.
- Morot-Gaudry J.-F., Jolivet E., 1983.** Assimilation photosynthétique du carbone chez le maïs. *Physiologie du maïs*. INRA, CNRS, AGPM. pp. 207-232.
- Mouraux D., Mehauen B., Ledent J.-F., 1990.** Influence de la compaction du sol sur la croissance et le développement du maïs ensilage. *Revue de l'Agriculture* 43(3):377-390.
- Mueller T., Joergensen R.G., Meyer B., 1992.** Estimation of soil microbial biomass C in the presence of living roots by fumigation-extraction. *Soil Biology and Biochemistry* 24:179-181.
- Ngunjiri G., Siemens J., 1995.** Wheel traffic effects on corn growth. *American Society of Agricultural Engineers* 38(3):691-699.

- Nyborg M., Malhi S.S., 1989.** Effect of zero and conventional tillage on barley yield and nitrate nitrogen content. *Soil and Tillage Research* 15:1-9.
- Oussible M., Crookston R.K., Larson W.E., 1992.** Subsurface compaction reduces the root and shoot growth and grain yield of wheat. *Agronomy Journal* 84(1):34-38.
- Pagès L., Aries , 1998.** SARAH : modèle de simulation de la croissance, du développement et de l'architecture des systèmes racinaires. *Agronomie* 8(10):889-896.
- Pagès L., Pellerin S., 1996.** Study of the differences between vertical root maps observed in a maize crop and simulated maps obtained using a model for the three-dimensional architecture of the root system. *Plant and Soil* 182:329-337.
- Panayiotopoulos K.P., Papadopoulou C.P., Hatajiionnidou A., 1994.** Compaction and penetration resistance of an Alfisol and Entisol and their influence on root growth of maize seedlings. *Soil and Tillage Research* 31:323-337.
- Passioura J.B., 1988.** Root signals control leaf expansion in wheat seedlings growing in dry soil. *Journal of Plant Physiology* 15:687-693.
- Pellerin S., 1993.** Rate of differentiation and emergence of nodal maize roots. *Plant and Soil* 148:155-161.
- Pellerin S., Pagès L., 1994.** Evaluation of parameters describing the root system architecture of field grown maize plants (*Zea mays*). I. Elongation of seminal and nodal roots and extension of their branched zone. *Plant and Soil* 164:155-167.
- Pennanen A., Kemppi V., Lawlor D., Pehu E., 1993.** Effects of elevated CO₂ on photosynthesis, biomass production, and chloroplast thylakoid structure of crop plants. *Current Topics in Plant Physiology* 8:185-192.
- Picard D., Jordan M.-O., Trendel R., 1985.** Rythme d'apparition des racines primaires du maïs (*Zea mays* L.). I. Etude détaillée pour une variété en un lieu donné. *Agronomie* 5(8):667-676.
- Porpiglia P.J., Barden J.A., 1980.** Seasonal trends in net photosynthetic potential, dark respiration, and specific leaf weight of apple leaves as affected by canopy position. *Journal of the American Society of Horticultural Science* 105:920-923.
- Prikryl Z., Vancura V., 1980.** Root exudation of plants. VI Wheat root exudation as dependent on growth, concentration gradient of exudates and the presence of bacteria. *Plant and Soil* 57:69-83.
- Pritchard S.G., Peterson C.M., Prior S.A., Rogers H.H., 1997.** Elevated atmospheric CO₂ differentially affects needle chloroplast ultrastructure and phloem anatomy of *Pinus*

- palustris: interactions with soil resource availability. *Plant, Cell and Environment* 20:461-471.
- Qian J.H., Doran J.W., Walters D., 1997.** Maize plant contributions to root zone available carbon and microbial transformations of nitrogen. *Soil Biology and Biochemistry* 29(9/10):1451-1462.
- Raghavan G.S.V., McKyes E., Gendron G., Borhlehem B., Le H.H., 1978.** Effects of soil compaction on development and yield of corn. *Canadian Journal of Plant Science* 58:435-443.
- Raghavan G.S.V., McKyes E., Baxter R., Gendron G., 1979.** Traffic-soil-plant (maize) relations. *Journal of Terramechanics* 16:181-189.
- Rasiah V., 1999.** Nitrogen immobilization/remineralization in legume-amended soils as influenced by texture and compaction. *Communications in Soil Science and Plant Analysis* 30(5&6):829-841.
- Rasiah V., Kay B.D., 1998.** Legume N mineralization: effect of aeration and size distribution on water-filled pores. *Soil Biology and Biochemistry* 30:89-96.
- Rovira A.D., 1959.** Root excretions in relation to the rhizosphere effect. IV Influence of plant species, age of plant, light, temperature, and calcium nutrition on exudation. *Plant and Soil* 11(1):53-64.
- Rovira A.D., Foster R.C., Martin J.K., 1979.** Origin, nature and nomenclature of the organic materials in the rhizosphere. *In* : Harley J.L., Russel R.S. (Eds.), *The soil root interface*. Academic Press, San Diego, CA, USA. pp. 1-4.
- Ruget F., 1989.** Relations entre matière sèche à la floraison et rendement en grains chez le maïs : importance du rayonnement disponible par plante. *Agronomie* 9(5):457-465.
- Ruget F., André M., Massimino J., 1981.** Evolution de la respiration et croissance, au cours d'un cycle de végétation, de Maïs cultivé en chambre de mesure. *Physiologie Végétale* 19(2):277-299.
- Russel R.S., Goss M.J., 1974.** Physical aspects of soil fertility-The response of roots to mechanical impedance. *Netherlands Journal of Agricultural Science* 22:305-318.
- Samtsevich S.A., 1965.** Active excretions of plant roots and their significance. *Soviet Journal of Plant Physiology* 12:837-846.
- Šantruckova H., Heinemeyer O., Kaiser E.-A., 1993.** The influence of soil compaction on microbial biomass and organic carbon turnover in micro- and macroaggregates. *Geoderma* 56:587-598.

- Sauerbeck D.R., Helal H.M., 1986.** Plant root development and photosynthate consumption depending on soil compaction. Transactions XIII Congress International Society of Soil Science 3:948-949.
- Schönwitz R., Ziegler H., 1982.** Exudation of water soluble vitamins and of some carbohydrates by intact roots of maize seedlings (*Zea mays* L.) into a mineral nutrient solution. Zeitschrift für Pflanzenernährung und Bodenkunde 107:7-14.
- Seiffert S., Kaselowski J., Jungk A., Claassen N., 1995.** Observed and calculated Potassium uptake by maize as affected by soil water content and bulk density. Agronomy Journal 87:1070-1077.
- Sheen J., 1994.** Feed-back control of gene-expression. Photosynthesis Research 39:427-443.
- Stepniewski W., Glinski J., Ball B.C., 1994.** Effects of soil aeration properties. In : Soane, B.D., Ouwerkerk, C. van (Eds.), Soil Compaction in Crop Production. Elsevier, Amsterdam, Netherlands. pp. 167-189.
- Stirling C.M., Aguilera C., Baker N.R., Long S.P., 1994.** Changes in the photosynthetic light response curve during leaf development of field grown maize with implications for modelling canopy photosynthesis. Photosynthesis Research 42:217-225.
- Stitt M., 1991.** Rising CO₂ levels and their potential significance for carbon flow in photosynthetic cells. Plant, Cell and Environment 14:741-762.
- Swinnen J., Van Veen J.A., Merckx R., 1994.** ¹⁴C pulse-labelling of field-grown spring wheat: an evaluation of its use in rhizosphere carbon budget estimations. Soil Biology and Biochemistry 26(2):161-170.
- Tardieu F., 1994.** Growth and functioning of roots and of root systems subjected to soil compaction. Towards a system with multiple signalling? Soil and Tillage Research 30:217-243.
- Tardieu F., Katerji N., Bethenod O., Zhang J., Davies W.J., 1991a.** Maize stomatal conductance in the field : its relationship with soil and plant water potentials, mechanical constraints and ABA concentration in xylem sap. Plant, Cell and Environment 14:121-126.
- Tardieu F., Zhang J., Davies W.J., 1991b.** What information is conveyed by an ABA signal from maize roots in drying field soil? Plant, Cell and Environment 15:185-191.
- Tardieu F., Zhang J., Katerji N., Bethenod O., Palmer S., Davies W.J., 1992.** Xylem ABA controls the stomatal conductance of field-grown maize subjected to soil compaction or soil drying. Plant, Cell and Environment 15:193-197.

- Thomas R.B., Strain B.R., 1991.** Root restriction as a factor in photosynthetic acclimation of cotton seedlings grown in elevated carbon dioxide. *Plant Physiology* 96:626-634.
- Todorovic C., 2000.** Dynamique d'utilisation des assimilats carbonés dans la rhizosphère du maïs: étude de la respiration rhizosphérique. Thèse de Doctorat de l'INPL, Nancy, France. pp. 132.
- Traore O., Groleau-Renaud V., Plantureux S., Tubeileh A., Boeuf-Tremblay V., 2000.** Effect of natural and modelled root exudates on soil structure. *European Journal of Soil Science* 51(4), Sous presse.
- Treeby M., Marschner H., Römheld V., 1989.** Mobilization of iron and other micronutrient cations from a calcareous soil by plant-borne, microbial and synthetic metal chelators. *Plant and Soil* 114:217-226.
- Tscheschke P.D., Gilley J.R., 1979.** Status and verification of Nebraska's corn growth model Corngro. *Transactions of A.S.A.E.* 22:1329-1337.
- Tubeileh A., Groleau-Renaud V., Plantureux S., Guckert A., 2001.** Evolution of plant morphology, photosynthesis and carbon partitioning in corn plants as affected by high soil bulk density. *Soumise*.
- Turner N.C., 1997.** Further progress in crop water relations. *Advances in Agronomy* 58:293-338.
- Unger P.W., Kaspar T.C., 1994.** Soil compaction and root growth: A Review. *Agronomy Journal* 86:759-766.
- Van Oosten J.J., Wilkens D., Besford R.T., 1994.** Regulation of the expression of photosynthetic nuclear genes by CO₂ is mimicked by regulation by carbohydrates: a mechanism for the acclimation of photosynthesis to high CO₂? *Plant, Cell and Environment* 17:913-923.
- Van Veen J.A., Liljeroth E., Lekkerkerk J.A., 1991.** Carbon fluxes in plant-soil systems at elevated atmospheric CO₂ levels. *Ecol. Appl.* 1:175-181.
- Vance E.D., Brookes P.C., Jenkinson D.S., 1987.** An extraction method for measuring soil microbial biomass C. *Soil Biology and Biochemistry* 19:703-707.
- Vancura V., 1967.** Root exudation of plants III. Effect of temperature and 'cold shock' on the exudation of various compounds from seeds and seedlings of maize and cucumber. *Plant and Soil* 27:319-328.
- Veen B.W., Boone F.R., 1990.** The influence of mechanical resistance and soil water on the growth of seminal roots of maize. *Soil and Tillage Research* 16:219-226.

- Vepraskas M.J., 1994.** Plant response mechanisms to soil compaction. *In* : Wilkinson R.E. (Ed.), Plant-Environment Interactions. Marcel Dekker, Inc., New York, NY, USA. pp. 263-287.
- Von Wiren N., Römheld V., Morel J.-L., Guckert A., Marschner H., 1993.** Influence of microorganisms on iron acquisition in maize. *Soil Biology and Biochemistry* 25:371-376.
- Voorhees W.B., 1992.** Soil compaction by vehicles of high-axle load. ISTRO Working Group B. Conference on « Soil Compaction and Soil Management », 8-12 July, Tallinn, Estonia.
- Wardle D.A., 1998.** Controls of temporal variability of the soil microbial biomass: A global scale synthesis. *Soil Biology and Biochemistry* 30(13):1627-1637.
- Warembourg F.R., Estelrich H.D., 2000.** Towards a better understanding of carbon flow in the rhizosphere: a time-dependent approach using carbon-14. *Biology and Fertility of Soils* 30:528-534.
- Whipps J.M., Lynch J.M., 1985.** Energy losses by the plant in rhizodeposition. *Annual Proceedings of the Phytochemical Society of Europe* 26:59-71.
- Whipps J.M., Lynch J.M., 1986.** The influence of the rhizosphere on crop productivity. *Advances in Microbial Ecology* 9:187-244.
- Wolkowski R.P., 1990.** Relationship between wheel-traffic-induced soil compaction, nutrient availability, and crop growth: A review. *Journal of Production Agriculture* 3(4):460-469.
- Wolkowski R.P., 1991.** Corn growth response to K fertilization on three compacted soils. *Soil and Tillage Research* 21:287-298.
- Wong S.C., Cowan I.R., Farquhar G.D., 1979.** Stomatal conductance correlates with photosynthetic capacity. *Nature* 282:424-426.
- Wulff R.D., Strain B.R., 1981.** Effects of CO₂ enrichment on growth and photosynthesis in *Desmodium paniculatum*. *Canadian Journal of Botany* 60:1084-1091.
- Xu J.G., Juma N.G., 1994.** Relations of shoot C, root C and root length with root-released C of two barley cultivars and the decomposition of root-released C in soil. *Canadian Journal of Soil Science* 74:17-22.
- Young I.M., Montagu K., Conroy J., Bengough A.G., 1997.** Mechanical impedance of root growth directly reduces leaf elongation rates of cereals. *The New Phytologist* 135:613-619.
- Zainol E., Lal R., VanToai T., Fausey N., 1991.** Soil compaction and water table effects on soil aeration and corn growth in a greenhouse study. *Soil Technology* 4:329-342.

Zur B., Reid J.F., Hesketh J.D., 1989. The dynamics of a maize canopy development. 1. Leaf ontogeny. *Biotronics* 18:55-66.

Annexes

Annexe 1. Analyse du sol

SOL

Granulométrie sans décarbonation (%)

Argile (<0,002 mm)	18,9
Limon fin (0,002-0,02 mm)	11,1
Limon grossier (0,02-0,05 mm)	9,1
Sable fin (0,05-0,2 mm)	19,0
Sable grossier (0,2-2 mm)	41,9
Carbone organique (%) : méthode Anne	1,44
Matière organique (%)	2,48
Azote organique total (%): méthode Kjeldahl	0,131
Rapport carbone organique (Anne) : Azote (%)	10,99
pH à l'eau	8,0

MELANGE SOL ET SABLE

Granulométrie (%)

Argile (<0,002 mm)	12,6
Limon (0,002-0,05 mm)	13,47
Sable (>0,05-2 mm)	73,93
Carbone total (%)	1,52

Annexe 2. Préparation de la solution nutritive de Hoagland et Arnon (1938)

Cette solution contient les macro-éléments et les micro-éléments nécessaires pour assurer la nutrition minérale des plantes. La solution finale est préparée à partir des solutions mères dont la composition est détaillée ci-dessous :

1. Préparation des solutions mères des macro-éléments

<u>Produit</u>	<u>Quantité (g L⁻¹)</u>	<u>Concentration (Mol)</u>
KNO ₃	101,1	1
Ca(NO ₃) ₂ ·4H ₂ O	236,15	1
KH ₂ PO ₄	27,218	0,2
Mg(SO ₄)·7H ₂ O	98,588	0,4

2. Préparation de la solution mère des micro-éléments

<u>Produit</u>	<u>Quantité (g L⁻¹)</u>	<u>Concentration</u>
<u>(mMol)</u>		
MnSO ₄ ·H ₂ O	1538	9,1
ZnSO ₄ ·7H ₂ O	220	0,765
CuSO ₄ ·5H ₂ O	79	0,316
H ₃ BO ₃	286	4,63
Na ₂ MoO ₄ ·2H ₂ O	25	0,103

3. Préparation de la solution mère de fer

<u>Produit</u>	<u>Quantité (g L⁻¹)</u>	<u>Concentration</u>
<u>(mMol)</u>		
EDTA	36,7	0,01

Pour préparer un litre de la solution nutritive finale, 5 mL de chaque solution des macro-éléments, 1 mL de la solution des micro-éléments et 1 mL de la solution de fer sont dilués dans un litre d'eau distillée. Le pH de la solution finale est ajusté à $5,45 \pm 0,03$.

Abréviations

Abréviations

ABA : Acide Abscissique

AIA : Acide Indole Acétique

AS : Activité Spécifique

ASR : Activité Spécifique Relative

AST : Activité Spécifique Totale

da : Densité apparente

EUE : (Water Use Efficiency ou WUE), Efficience d'utilisation de l'eau

PA : Parties aériennes

Ψ_1 : Potentiel hydrique des feuilles

PPFD : (Photosynthetic photon flux density), flux de photons utiles pour la photosynthèse

PR : Parties racinaires

RTR : Radioactivité totale retrouvée

TCR : Taux de croissance relatif

Glossaire

Glossaire

Bactéries r-stratégiques : bactéries capables de former une colonie en deux jours.

Exsudation : diffusion passive des composés de faible masse moléculaire (sucres, acides aminés, vitamines, régulateurs de croissance) dans les espaces intercellulaires (apoplasme) et migrant vers la surface racinaire.

Marquage : un outil méthodologique qui consiste à utiliser des isotopes afin d'étudier, sans le perturber, le fonctionnement du vivant, de la cellule à l'organisme entier.

Modèle : une image simplifiée de la réalité, utilisé pour résoudre un problème. Le modèle mathématique décrit les caractéristiques d'un écosystème et ses problèmes en termes mathématiques.

Mucigel : matériel gélatineux qui se trouve à la surface des racines dans le sol. Il comprend les mucilages naturels et modifiés, les cellules bactériennes et leurs produits métaboliques liés avec des colloïdes de sol.

Mucilage : exsudats non solubles composés essentiellement de polysaccharides et des acides galacturoniques avec une petite fraction de protéines. Les mucilages sont partiellement granulaires, partiellement fibrillaires et de haute masse moléculaire.

Puits : organes consommateurs d'assimilats pour la croissance, la respiration, les échanges métaboliques ou la mise en réserve.

Rhizodéposition : ce terme désigne les processus de libération de carbone dans le sol (y compris les exsudats, les mucilages, le mucigel et la desquamation des cellules).

Rhizoplan : surface extérieure de la racine au contact direct du sol et des microorganismes.

Rhizosphère : zone étroite du sol soumise à l'influence des racines.

Siderophores : acides aminés non protéiques (acide avénique) libérés par les racines (phytosidérophores) ou par des microorganismes rhizosphériques. En formant des complexes très stables avec les métaux lourds (Fe, Zn), les sidérophores permettent leur solubilisation et absorption par les racines. Cette stratégie d'acquisition d'éléments minéraux est essentiellement présente chez les graminées.

Sol rhizosphérique : sol soumis à l'influence du végétal. Il reste adhérent aux racines au moment de leur extraction du sol.

Sources : organes producteurs d'assimilats issus soit de la photosynthèse, soit de la mobilisation des réserves.

Stade foliaire : nombre de feuilles, utilisé pour déterminer le stade de développement du végétal. Il considère soit les feuilles déployées soit les feuilles visibles.

Taux de croissance relatif : rapport entre biomasse sèche en gramme accumulée dans un organe par jour et biomasse totale de l'organe.

Temps de chasse : ou temps d'allocation, temps alloué au ^{14}C assimilé pendant le marquage pour qu'il soit réparti dans les différents compartiments du système.

Résumé

L'objectif de ce travail a été d'étudier l'effet de la compaction du sol sur l'activité photosynthétique, la répartition des assimilats et la morphologie du maïs en phase de croissance végétative, jusqu'à la sortie de la panicule mâle. Nous nous sommes en particulier intéressés à la rhizodéposition du carbone et à ses conséquences sur la biomasse microbienne du sol.

Nous avons comparé des plantes cultivées dans des pots contenant un mélange de terre et de sable (2/1) présentant deux densités apparentes : $1,45 \text{ g cm}^{-3}$ pour le sol compacté et $1,30 \text{ g cm}^{-3}$ pour le témoin. Les expériences ont été conduites dans un phytotron pendant 21 à 42 jours. La répartition du carbone a été établie à l'aide des techniques de marquage court au ^{14}C .

La densité apparente élevée du sol induit une diminution de l'activité photosynthétique et de la quantité de carbone fixée. La compaction du sol provoque un ralentissement du rythme d'émission foliaire, réduisant ainsi la hauteur des plantes, la biomasse des parties aériennes et la surface foliaire. La biomasse et la longueur racinaires sont inférieures chez les plantes subissant la compaction du sol. Simultanément, une forte augmentation de la rhizodéposition est observée dans le sol compacté. Ainsi, la biomasse microbienne du sol augmente fortement grâce à l'abondance de substrats carbonés et à la protection physique que la compaction assure à la microflore en réduisant la porosité du sol.

Pour expliquer ces résultats, nous avons émis trois hypothèses : 1- une diminution du potentiel hydrique ou une limitation de la force de puits des racines est à l'origine de la baisse de l'activité photosynthétique, 2- l'expansion du diamètre racinaire permet de surmonter la résistance du sol à la pénétration et 3- l'augmentation de la libération du carbone dans le sol réduit les effets de la contrainte mécanique.

Les effets de la compaction persistent avec l'âge des plantes bien qu'ils diminuent en terme de pourcentage entre les deux traitements.

Mots-clés : compaction du sol, carbone, morphologie, photosynthèse, répartition du carbone, rhizodéposition, biomasse microbienne du sol.

Abstract

PHOTOSYNTHESIS, ASSIMILATE PARTITIONING, AND RHIZODEPOSITION IN
CORN (*ZEA MAYS* L.) SUBJECTED TO SOIL COMPACTION

The objective of this work was to investigate the effects of soil compaction on carbon assimilation, photosynthate partitioning, and morphology of corn plants during vegetative growth period up to tassel initiation. We were particularly interested in carbon input into the soil and soil microbial biomass.

Corn plants were grown in culture pots containing compacted soil (bulk density of 1.45 g cm⁻³) or loose soil (bulk density of 1.30 g cm⁻³). Experiments were conducted in a growth chamber and lasted for 21 to 42 days. Carbon partitioning in the plant-soil system was evaluated using ¹⁴C pulse-labeling techniques.

The increase in soil bulk density decreased carbon assimilation rate and total carbon fixation. Furthermore, soil compaction delayed leaf appearance rate decreasing therefore plant height, shoot dry weight, and leaf area. In addition, root biomass and root elongation were also inferior when plants were grown in compacted soil and root length appeared to be the most sensible parameter to high soil mechanical resistance. Simultaneously, a great increase in carbon input into the soil occurred to the detriment of root carbon. Soil microbial biomass increased considerably in compacted soil thanks to this increase in carbon substrates and to physical protection provided for soil microflora as a result of the reduced porosity in compacted soil.

Three hypotheses were formulated to explain these results: 1- a decrease in soil or root water potential or a sink limitation induces a down-regulation of photosynthetic activity, 2- the increase in root diameter decreases soil mechanical resistance, and 3- the increase in carbon rhizodeposition alleviates the effects of mechanical constraint.

The effects of soil compaction persisted with plant age although the difference between the two treatments decreased in terms of percentage.

Key words: Soil compaction, carbon, morphology, photosynthesis, assimilate partitioning, rhizodeposition, soil microbial biomass.

**AUTORISATION DE SOUTENANCE DE THESE
DU DOCTORAT DE L'INSTITUT NATIONAL
POLYTECHNIQUE DE LORRAINE**

o0o

VU LES RAPPORTS ETABLIS PAR :

Monsieur JF LEDENT, Professeur, Université Catholique, Louvain la Neuve, Belgique

Monsieur Ph. GIRARDIN, Directeur Recherche, INRA Station d'Agronomie, Colmar

Le Président de l'Institut National Polytechnique de Lorraine, autorise :

Monsieur TUBEILEH Ashraf

à soutenir devant un jury de l'INSTITUT NATIONAL POLYTECHNIQUE DE LORRAINE,
une thèse intitulée :

**« Photosynthèse, répartition des assimilats et rhizodéposition chez le maïs soumis à la
compaction du sol »**

NANCY BRABOIS
2, AVENUE DE LA
FORET-DE-HAYE
BOITE POSTALE 3
F - 5 4 5 0 1
VANDŒUVRE CEDEX

en vue de l'obtention du titre de :

DOCTEUR DE L'INSTITUT NATIONAL POLYTECHNIQUE DE LORRAINE

Spécialité : « SCIENCES AGRONOMIQUES »

Fait à Vandoeuvre, le
Le Président de l'I.N.P.L.,
J. HARDY



PHOTOSYNTHESE, REPARTITION DES ASSIMILATS ET RHIZODEPOSITION CHEZ LE MAÏS (*ZEAMAYS* L.) SOUMIS A LA COMPACTION DU SOL

L'objectif de ce travail a été d'étudier l'effet de la compaction du sol sur l'activité photosynthétique, la répartition des assimilats et la morphologie du maïs en phase de croissance végétative, jusqu'à la sortie de la panicule mâle. Nous nous sommes en particulier intéressés à la rhizodéposition du carbone et à ses conséquences sur la biomasse microbienne du sol.

Nous avons comparé des plantes cultivées dans des pots contenant un mélange de terre et de sable (2/1) présentant deux densités apparentes : $1,45 \text{ g cm}^{-3}$ pour le sol compacté et $1,30 \text{ g cm}^{-3}$ pour le témoin. Les expériences ont été conduites dans un phytotron pendant 21 à 42 jours. La répartition du carbone a été établie à l'aide des techniques de marquage court au ^{14}C .

La densité apparente élevée du sol induit une diminution de l'activité photosynthétique et de la quantité de carbone fixée. La compaction du sol provoque un ralentissement du rythme d'émission foliaire, réduisant ainsi la hauteur des plantes, la biomasse des parties aériennes et la surface foliaire. La biomasse et la longueur racinaires sont inférieures chez les plantes subissant la compaction du sol. Simultanément, une forte augmentation de la rhizodéposition est observée dans le sol compacté. Ainsi, la biomasse microbienne du sol augmente fortement grâce à l'abondance de substrats carbonés et à la protection physique que la compaction assure à la microflore en réduisant la porosité du sol.

Pour expliquer ces résultats, nous avons émis trois hypothèses : 1- une diminution du potentiel hydrique ou une limitation de la force de puits des racines est à l'origine de la baisse de l'activité photosynthétique, 2- l'expansion du diamètre racinaire permet de surmonter la résistance du sol à la pénétration et 3- l'augmentation de la libération du carbone dans le sol réduit les effets de la contrainte mécanique.

Les effets de la compaction persistent avec l'âge des plantes bien qu'ils diminuent en terme de pourcentage entre les deux traitements.

Mots-clés : compaction du sol, carbone, morphologie, photosynthèse, répartition du carbone, rhizodéposition, biomasse microbienne du sol.