



De l'opportunisme des systèmes racinaires : à quelle échelle de temps faut-il raisonner pour comprendre les stratégies d'enracinement des arbres ?

Christian Dupraz, Grégoire Talbot, Lydie Dufour, Rachmat Mulia

Groupe d'Etude de l'Arbre,
Montpellier

2-3 Octobre 2008

La plasticité des espèces explique une partie des résultats de productivité très élevés des systèmes hétérogènes



Vézénobres : LER=1.3
(mesuré)



Restinclières : LER=1.6
(prédit)

Mais ...

Eucalyptus - Canne à sucre (Pinto *et al* 2005) : LER=0.96

Bois énergie - Luzerne (Gruenewald *et al* 2007) : LER=0.98

Plasticité aérienne / souterraine ?

Réaction des arbres à la compétition pour la lumière entre arbres

2000

2006

0 50 m





0

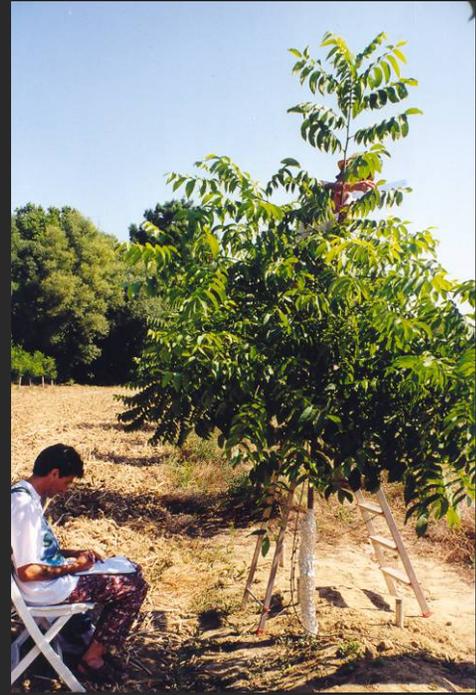
0

Plan

- Mise en évidence expérimentale de la plasticité racinaire à court terme et à long terme
- Comment modéliser la plasticité ?

Plan

- Mise en évidence expérimentale de la plasticité racinaire à court terme et à long terme
- Comment modéliser la plasticité ?

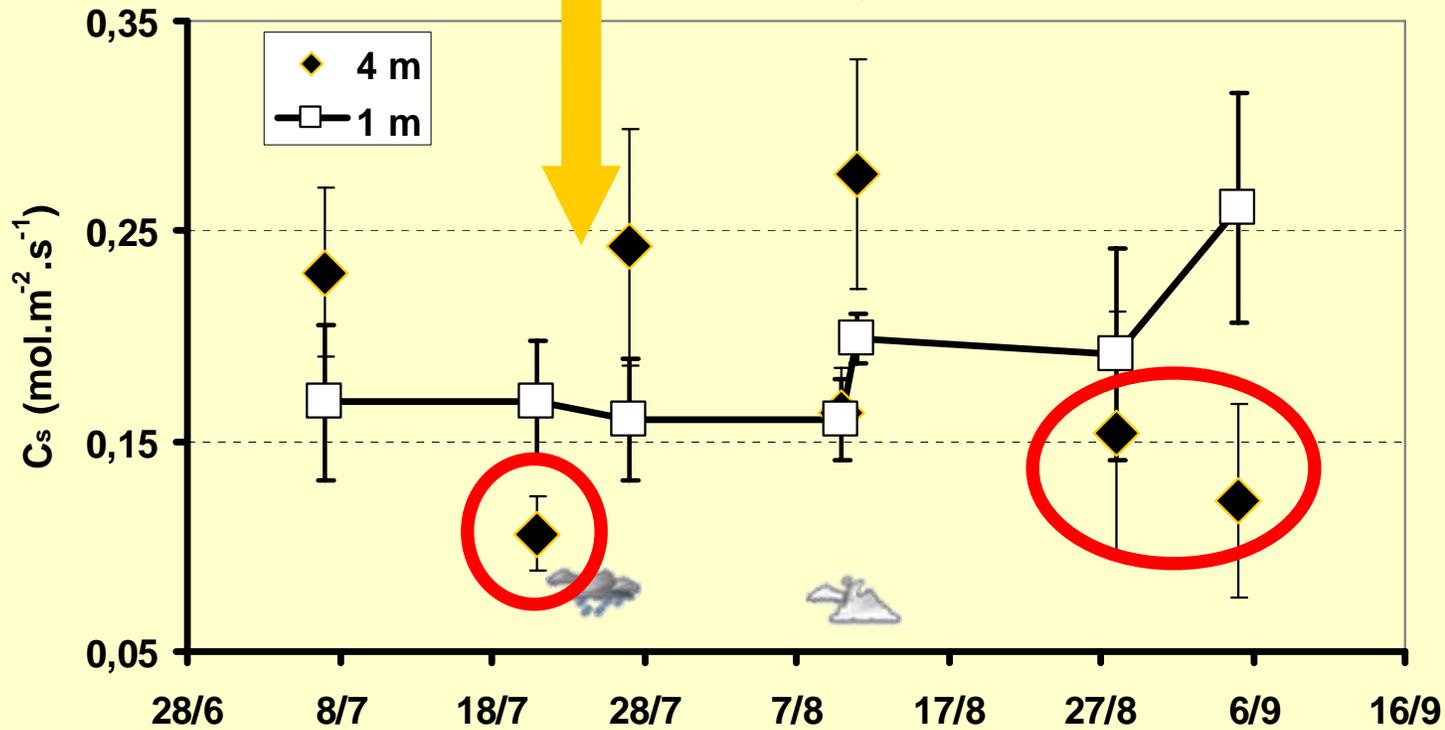




Faible demande
climatique

Orage 35 mm

4 m = protégés du blé
1 m = concurrencés par le blé



Arbres témoins, régime pluviométrique naturel

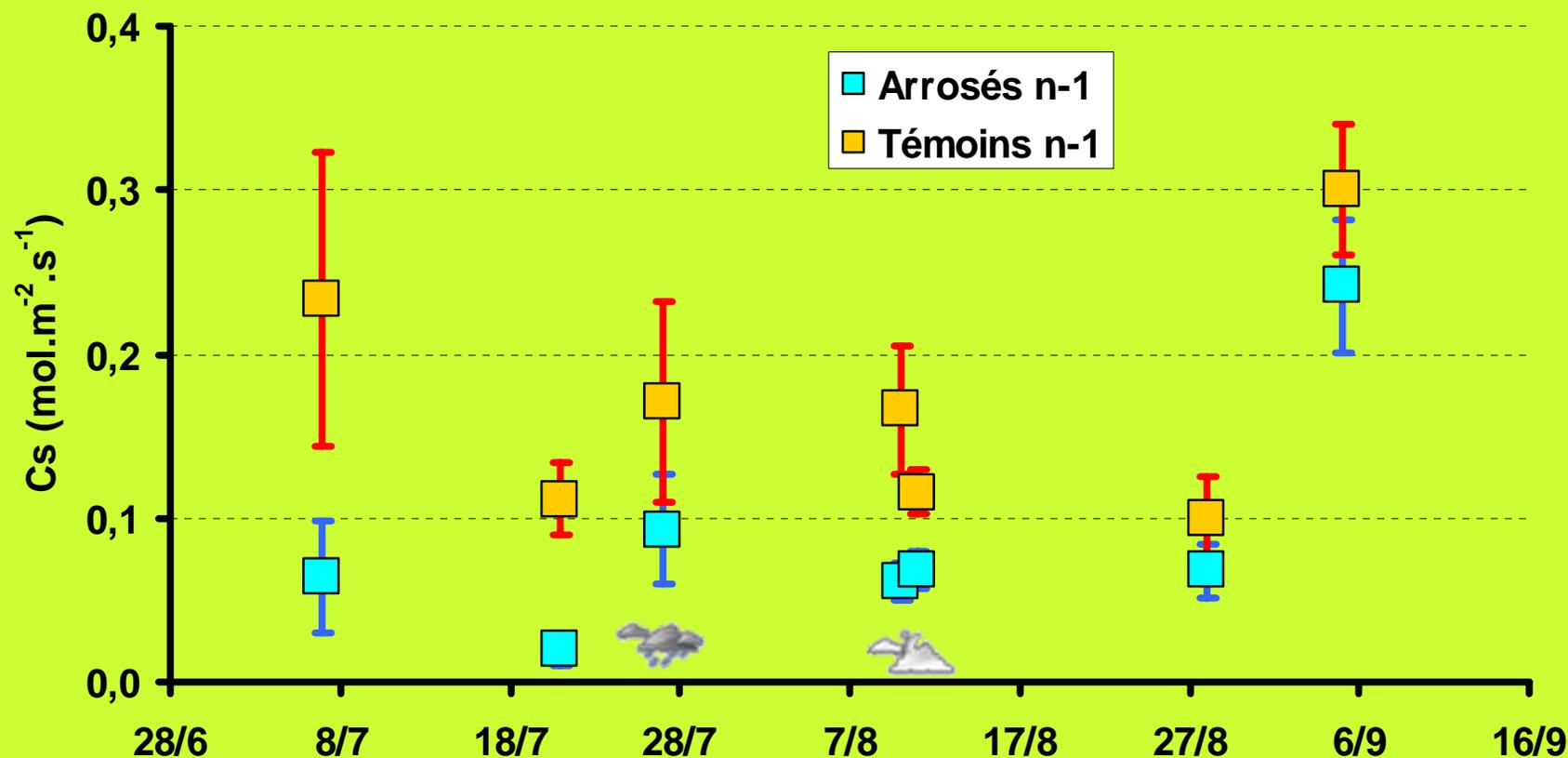
Régime hydrique imposés à des noyers hybrides au champ - Année 0

Régime de contrainte	Printemps	Eté	Code
Sans contrainte	Arrosé	Arrosé	AA
Contrainte de printemps	Sec	Arrosé	SA
Contrainte estivale	Arrosé	sec	AS
Contrainte permanente	Sec	Sec	SS
Contrainte « naturelle »	-	-	TT

Arbres âgés de 5 ans l'année 0, avec deux niveaux de concurrence de la culture

- Année 0 : aucun impact des régimes hydriques contrastés sur la conductance stomatique

Année 1 : gros effet différé de l'arrosage de l'année 0



Noyers fortement concurrencés par la culture

Inéluctable Plasticité ?

Hétérogénéité du sol

- Le sol est un milieu hétérogène, en particulier pour les ressources essentielles aux plantes telles que l'eau et l'azote (Bengough, 2003; Hutchings et John, 2003, 2004; Robinson et al., 2003)
- L'hétérogénéité du sol résulte d'interactions multiples entre pédologie, climat, topographie, végétation, microfaune, et fluctue fortement dans le temps (Doussan et al., 2003; Robinson et al., 2003)
- L'hétérogénéité du sol peut exister à différentes échelles (mm, cm, m, ha) (Doussan et al., 2003), mais le sol est souvent hétérogène dans le volume raciné d'une plante individuelle (Hutchings et John, 2004; Robinson et al., 2003)

Réponse du système racinaire de la plante à l'hétérogénéité du sol (plasticité, opportunisme)

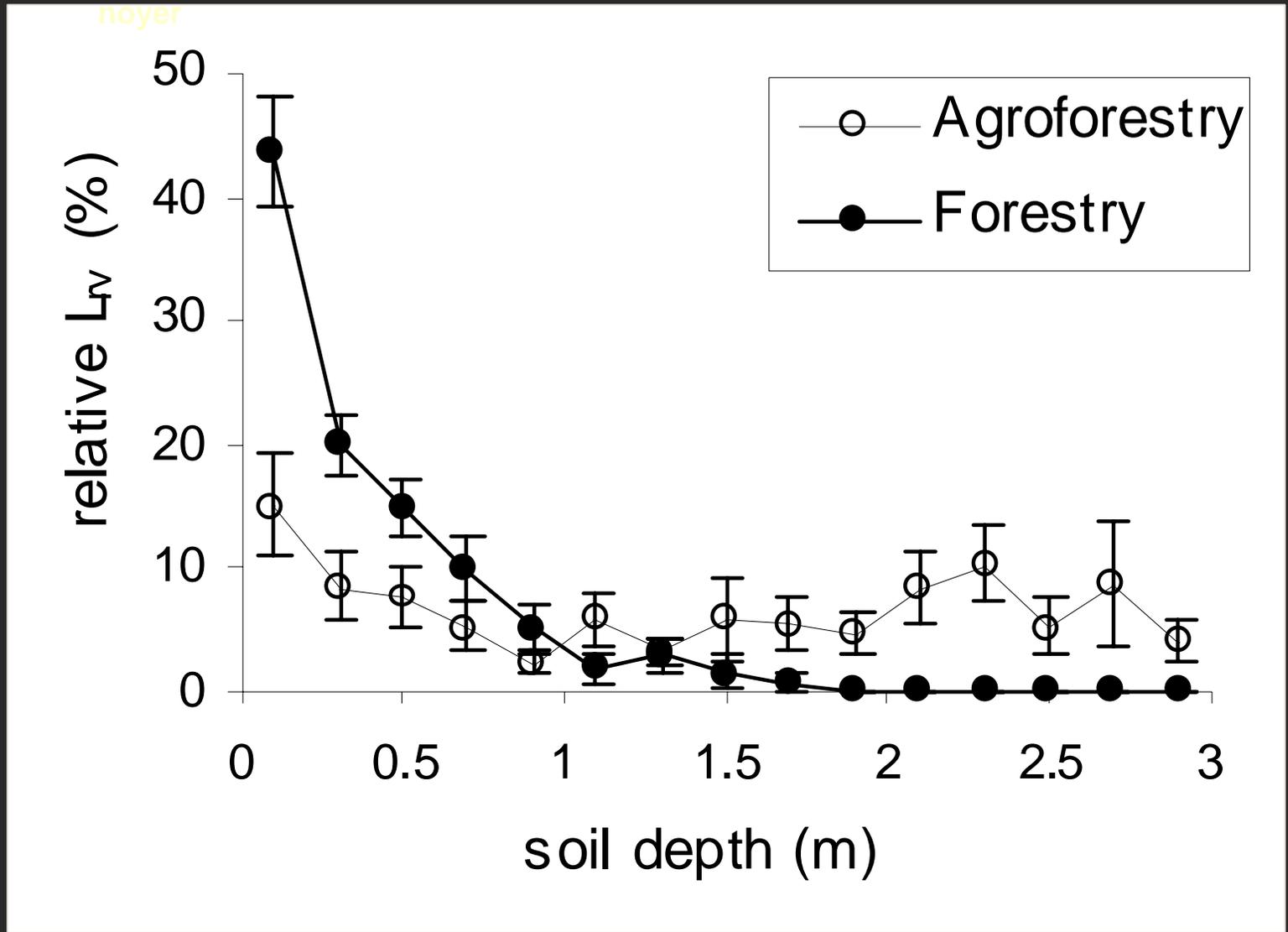
- Le système racinaire des plantes intègre la variabilité spatiale et temporelle du sol, par le jeu de mécanismes d'adaptation à la variabilité des ressources (Hodge, 2003; Hutchings et John, 2004)
- La densité de racine est souvent plus forte dans les niches riches en ressource du sol (Hutchings et John, 2003; Wijesinghe et al., 2001).
- L'aptitude à trouver et exploiter les niches riches (*foraging trait*) a été observée chez différentes espèces des plantes:

orge (Drew et Saker, 1975; 1978), maïs (Robinson, 1994), nombreuses espèces de graminées (Day et al., 2003; Wijesinghe et al., 2001), plantes herbacées (Farley et Fitter, 1999; Wijesinghe et Hutchings, 1997; 1999), arbres comme *Liquidambar styraciflua* L. et *Pinus taeda* L (Einsmann et al., 1999), ou épicéa (Coutts, 1982)

Opportunisme = réaction à court terme

- Forte réactivité à des conditions atypiques maintenues sur une saison de croissance
- Quelle réactivité à des conditions fluctuantes moins durables dans le temps?
- Cela peut-il conduire à déformer globalement des systèmes racinaires?

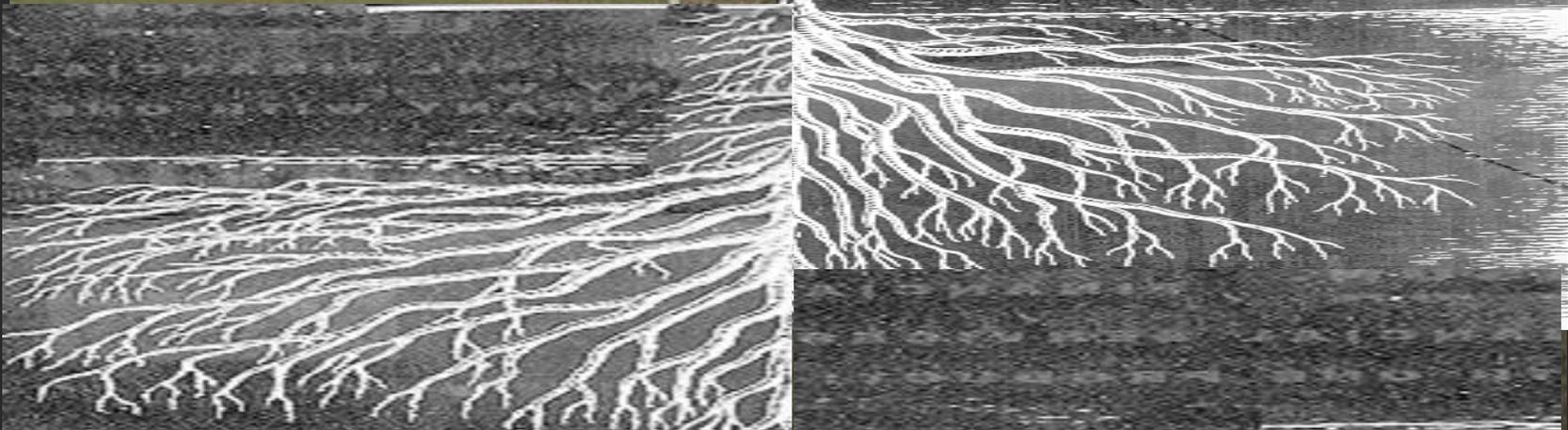
Distribution verticale des racines fines de noyers dans les parcelles agroforestières et forestières



Agroforestier

Forestier

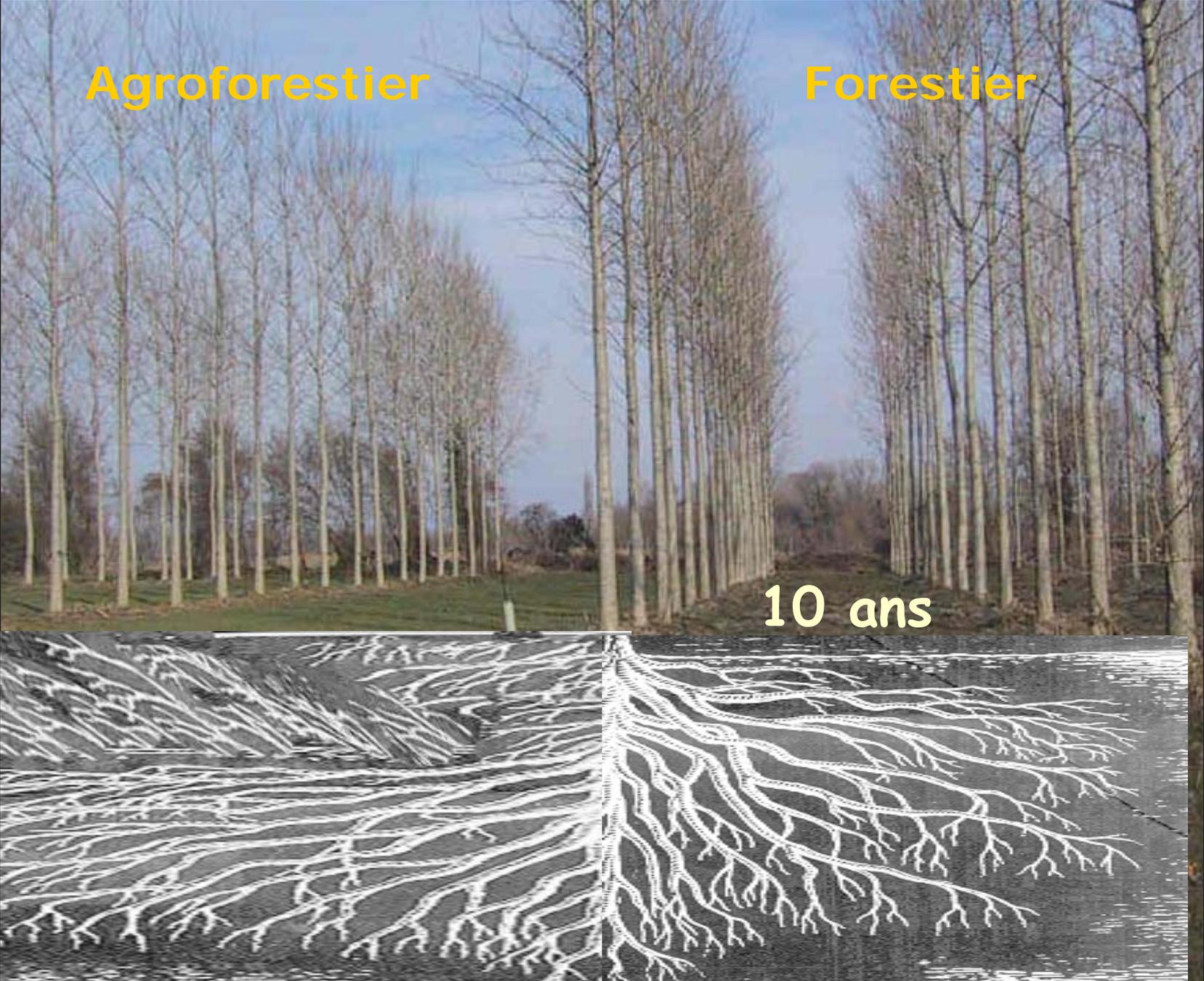
5 ans



Agroforestier

Forestier

10 ans



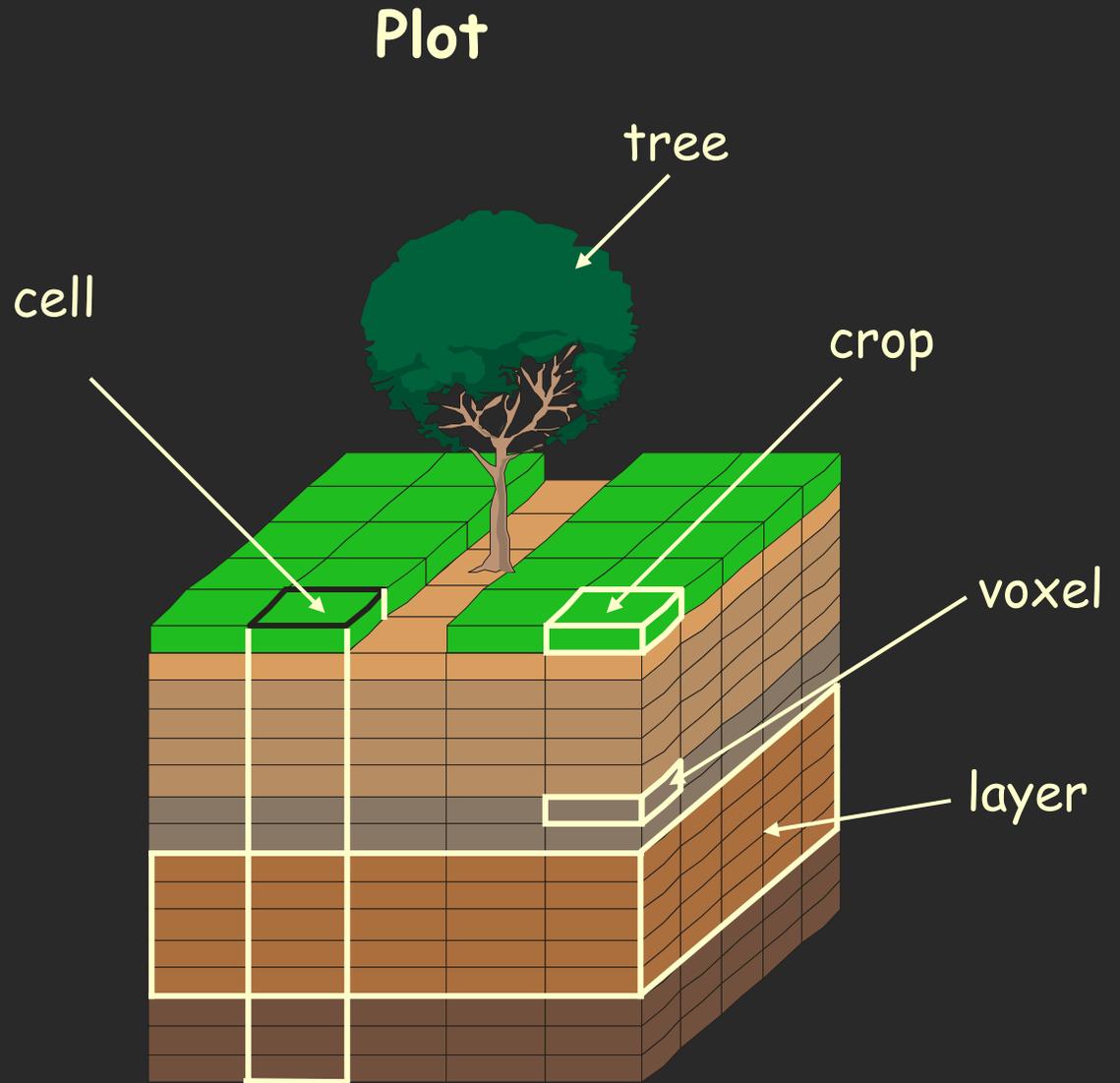
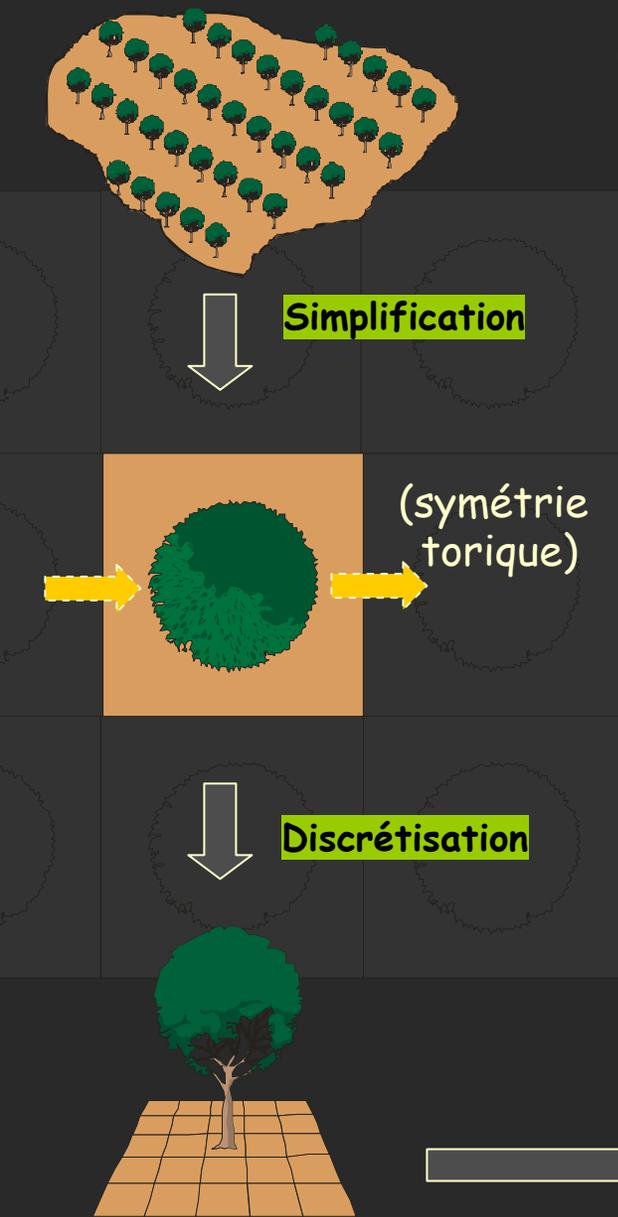
Plasticité = intégration à long terme de l'opportunisme

- Intégration des réactions opportunistes à court terme
- Fort impact fonctionnel
- Peut expliquer une partie de l'efficacité des mélanges d'espèces
- Résulte souvent de phénologies décalées, aériennes et souterraines
- Résulte de l'équilibre entre processus de naissance et de mortalité racinaire qui est distribué en 3D

Plan

- Mise en évidence expérimentale de la plasticité racinaire à court terme et à long terme
- Comment modéliser la plasticité ?

La scène simulée



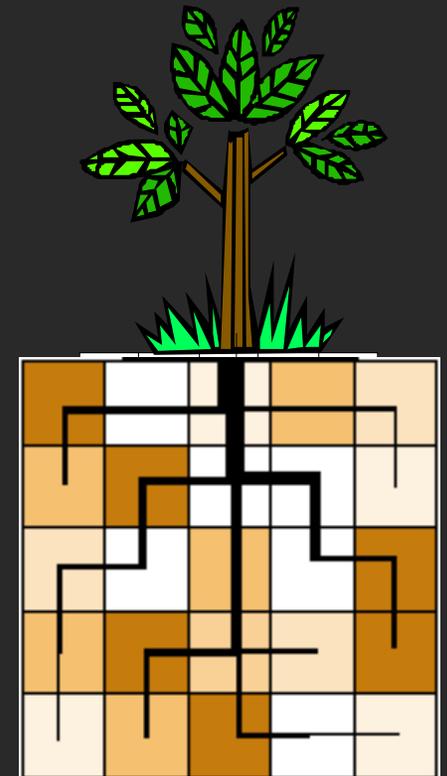
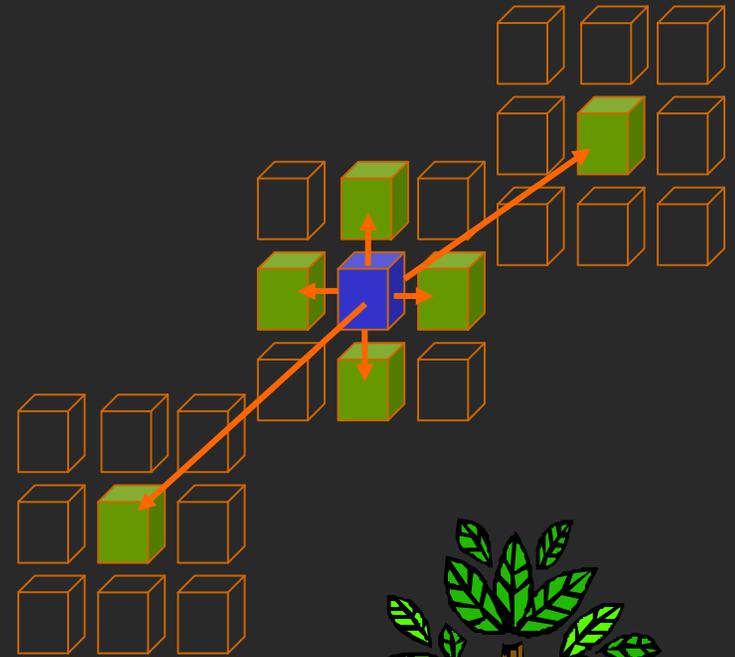
Concepts du modèle

■ Racines fines

- Colonisation : automate voxellaire économe en paramètres
- Allocation C : opportuniste (fonction des succès du jour précédent)

■ Racines de structure

- Topologie : mémoire de colonisation par les racines fines
- Allocation : fonction de la longueur de racines fines supportée.



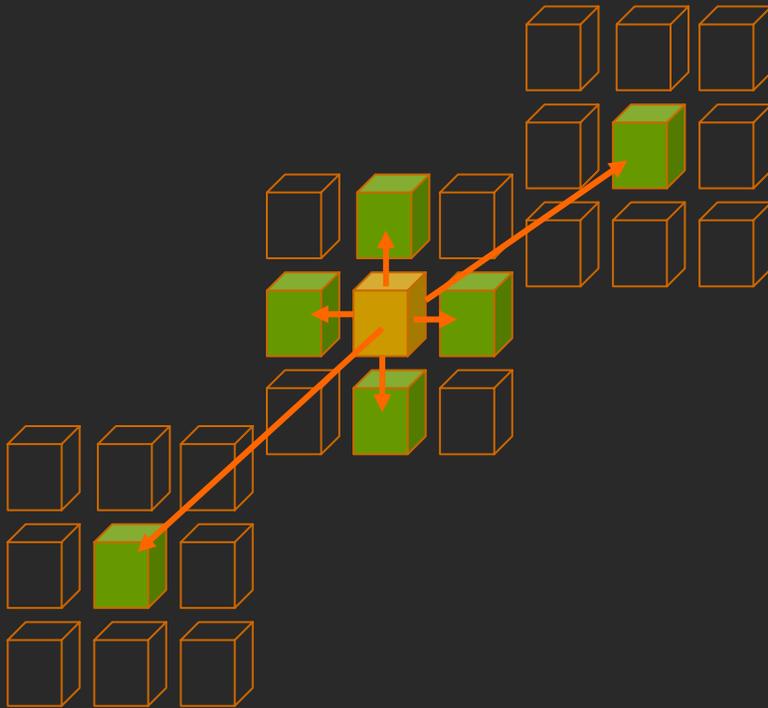
Automate voxellaire à 6 paramètres pour la diffusion des racines fines

AFFECTATION DU CARBONE AU VOXEL

Sensibilité au succès local de prélèvement

φ_1 = en eau

φ_2 = en azote



DEVENIR DU CARBONE DANS LE VOXEL

α = Seuil de colonisation

β = générosité de colonisation

λ = plagiotropisme

η = géotropisme négatif

L'opportunisme est représenté par les paramètres φ :

$\varphi_{1,2}$ = Réactivité aux succès de prélèvement local

Hypothèse nulle = insensibilité : $\varphi = 0$

Linéarité : $\varphi = 1$

Hyper-réactivité : $\varphi > 1$

La plagiotropie et le géotropisme sont rendus par λ et η

Le type de mode d'enracinement est rendu par α et β

α faible = espèce à prolifération peu dense (système racinaire diffus)

β fort = espèce à colonisation rapide (système racinaire audacieux)

Jeu de paramètres pour un automate spatialement entièrement opportuniste

$$\varphi > 0$$

$$\alpha = ?$$

$$\beta = ?$$

Dans un environnement uniforme en permanence, ce jeu de paramètres résulte dans un enracinement sphérique

$$\lambda = 2/3$$

$$\eta = 0.5$$

Dans un environnement fluctuant et hétérogène, avec hétérogénéité induite par le fonctionnement, non indépendance..

- Interactions entre paramètres... Modèle non optimal?

Calibré sur de jeunes arbres
de 2 ans en conteneur

Calibré sur les arbres en
pleine terre de Restinclières

Noyer

$$\alpha = 1000$$

$$\beta = 0.3$$

$$\lambda = 0.6$$

$$\eta = 0.5$$

Merisier

$$\alpha = 1000$$

$$\beta = 0.4$$

$$\lambda = 0.8$$

$$\eta = 0.5$$

Noyer dans Hi-sAFé

$$\alpha = 500$$

$$\beta = 0.5$$

$$\lambda = 0.5$$

$$\eta = 0.5$$

- Les paramètres dépendent de la finesse de la voxellisation
- La stratégie d'enracinement ne peut donc être modélisée que par la prise en compte des interactions au pas de temps quotidien d'allocation du carbone
- Il faut tenir compte de l'hétérogénéité dynamique du sol induite à la fois par les variables de forçage climatiques et par l'effet de l'exploitation des ressources.

Cas de deux espèces en compétition dynamique

- Chaque espèce a un jeu de paramètres différents
- Chaque espèce influence l'autre à travers la déplétion des ressources dans la zone de prospection racinaire commune
- Dans un modèle arbre-culture où la culture est modélisée en 1D, peu de plasticité de la plante herbacée

Interaction avec d'autres aspects de modélisation du système racinaire

- Stade juvénile : contrôle génétique majeur sur architecture racinaire
- Stade avancé : opportunisme de rigueur
- Paramètres clefs de la modélisation
 - Mode d'expression du succès local qui pilote l'allocation (quantité; quantité par longueur de racine; quantité par C mobilisé par la tuyauterie)
 - Règles de survie des racines de structure,
 - Durée de vie des racines fines variable en fonction de la profondeur ou de l'impact des stress
 - Rôle de l'ascenseur hydraulique dans la survie des racines fines en milieu hostile

Interaction avec d'autres aspects de modélisation de l'équilibre fonctionnel de l'arbre

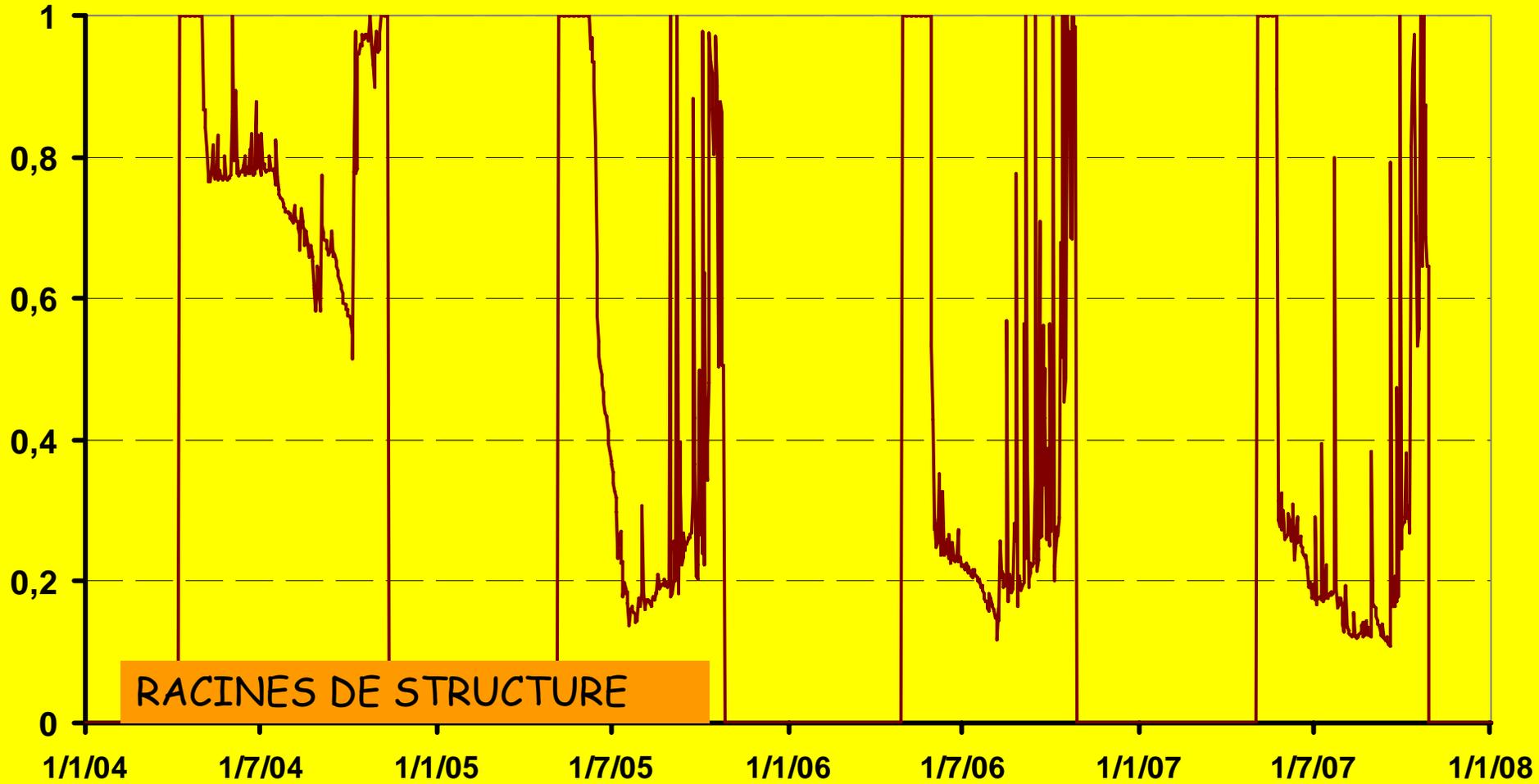
- Equilibre fonctionnel piloté par l'efficacité de l'allocation du carbone fixé
- Pilotage par le ratio capteurs aériens/capteurs souterrains
- Contrôle par le ratio organes de structure aérien/souterrain

- Il faut une cohérence d'ensemble entre le mode de pilotage de la croissance et le mode de représentation de l'opportunisme : sinon, hypersensibilité et instabilité : problèmes conceptuels

- Exemple : avec l'automate racinaire présenté, et un pipe model drivé par l'équilibre aérien/souterrain des structures ligneuses , hypersensibilité au paramètre de relation racines fines/racines de structure

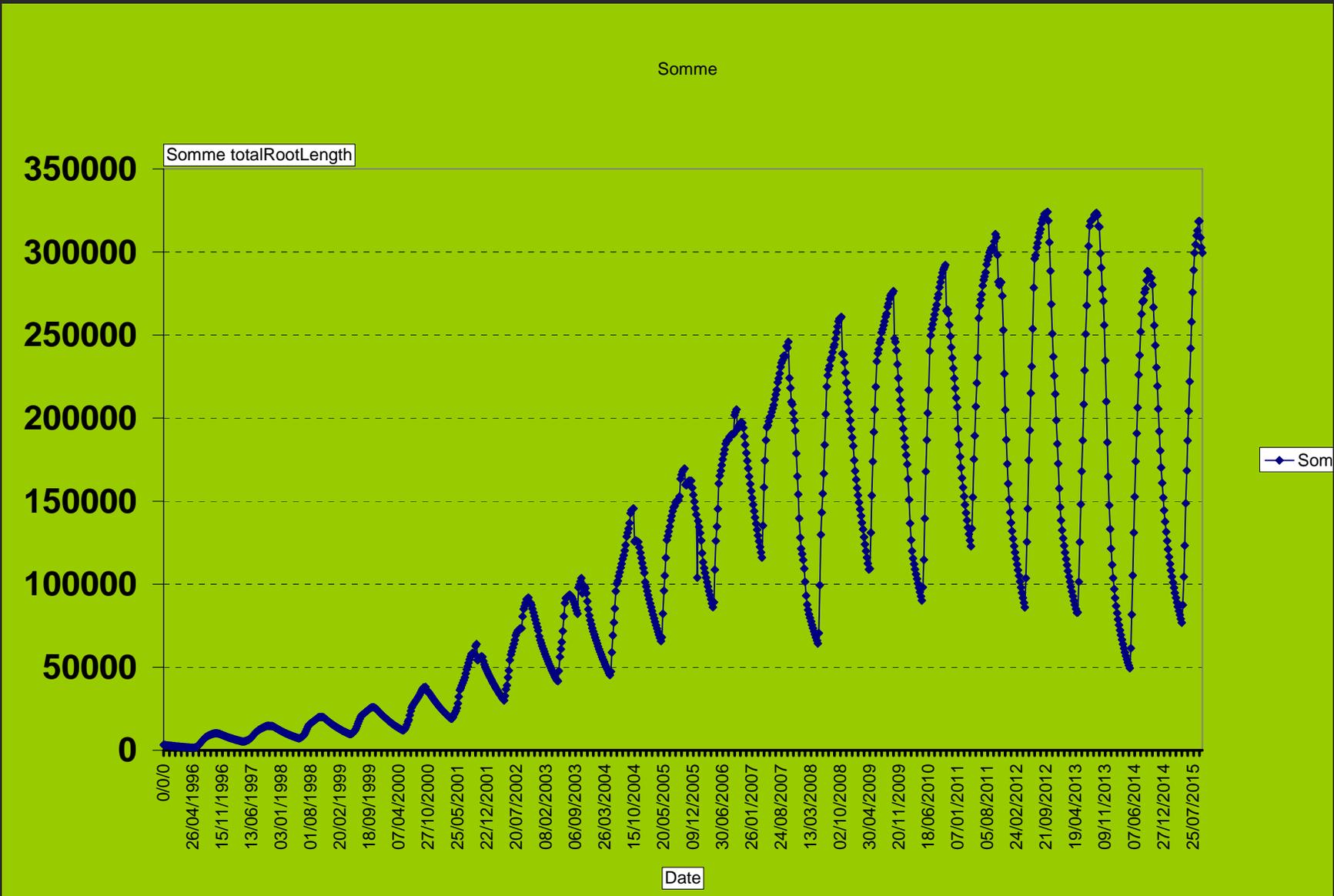
Equilibre fonctionnel Racines de structure - racines fines

RACINES FINES

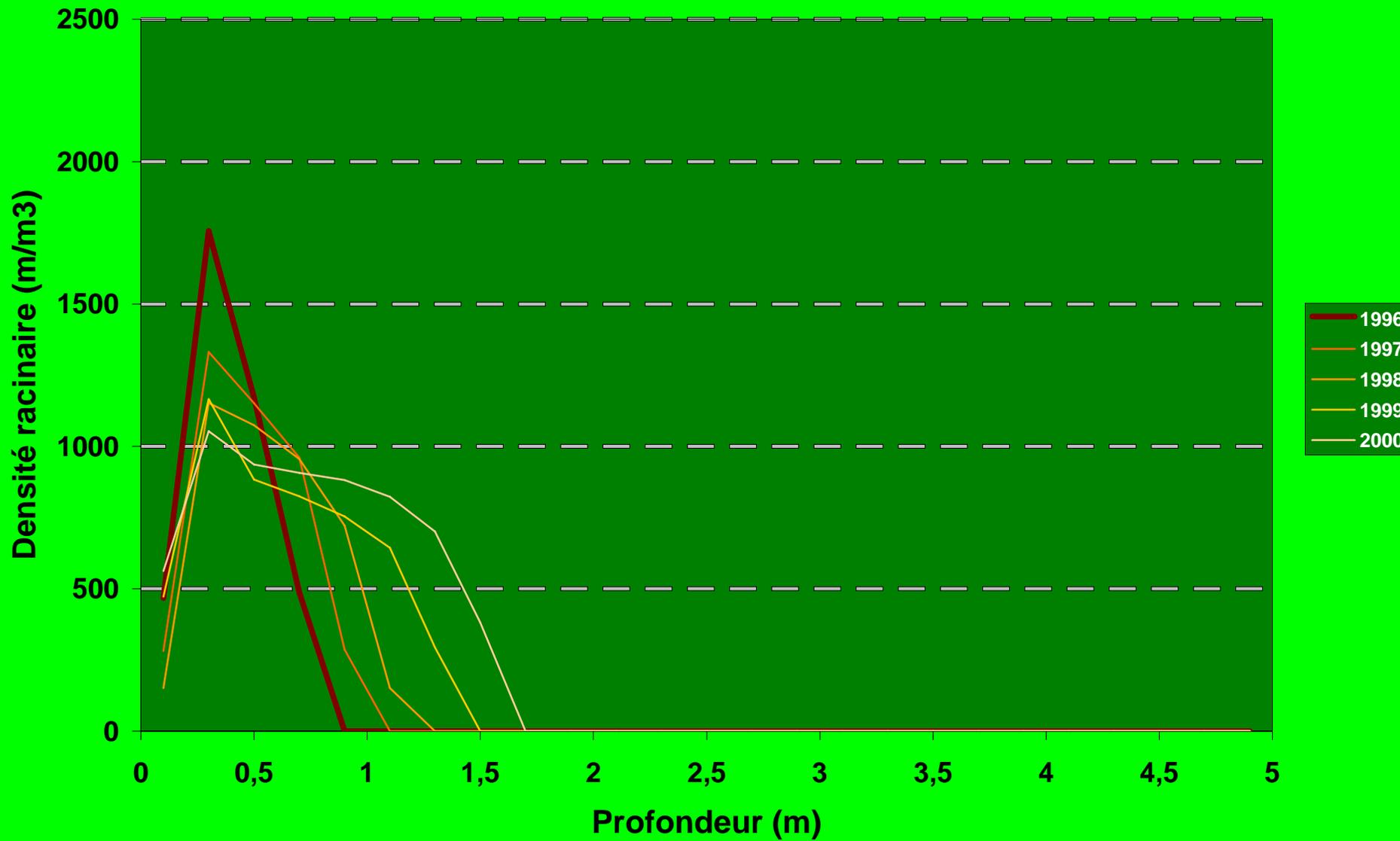


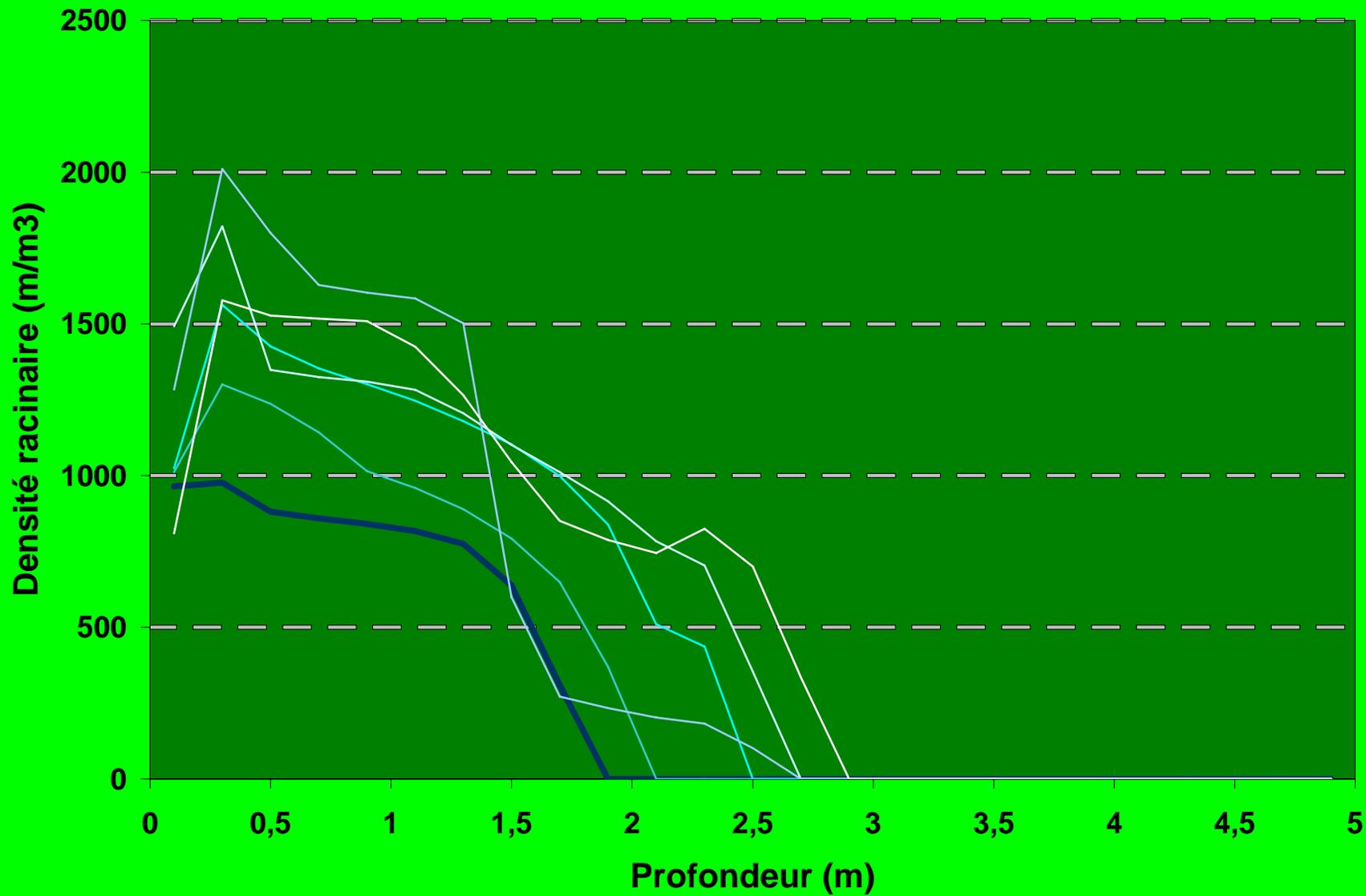
RACINES DE STRUCTURE

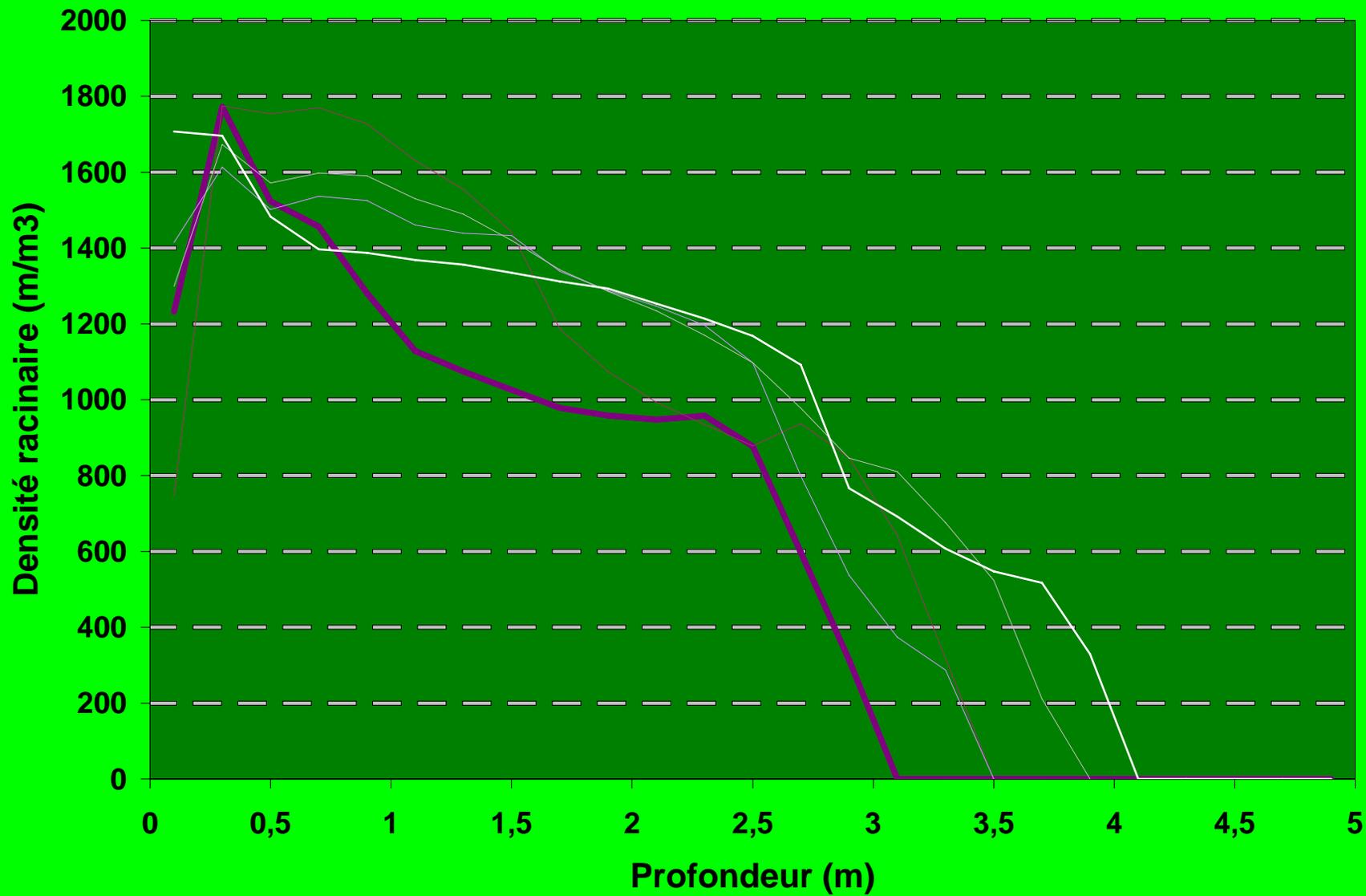
Longueur totale des racines fines d'un noyer agroforestier

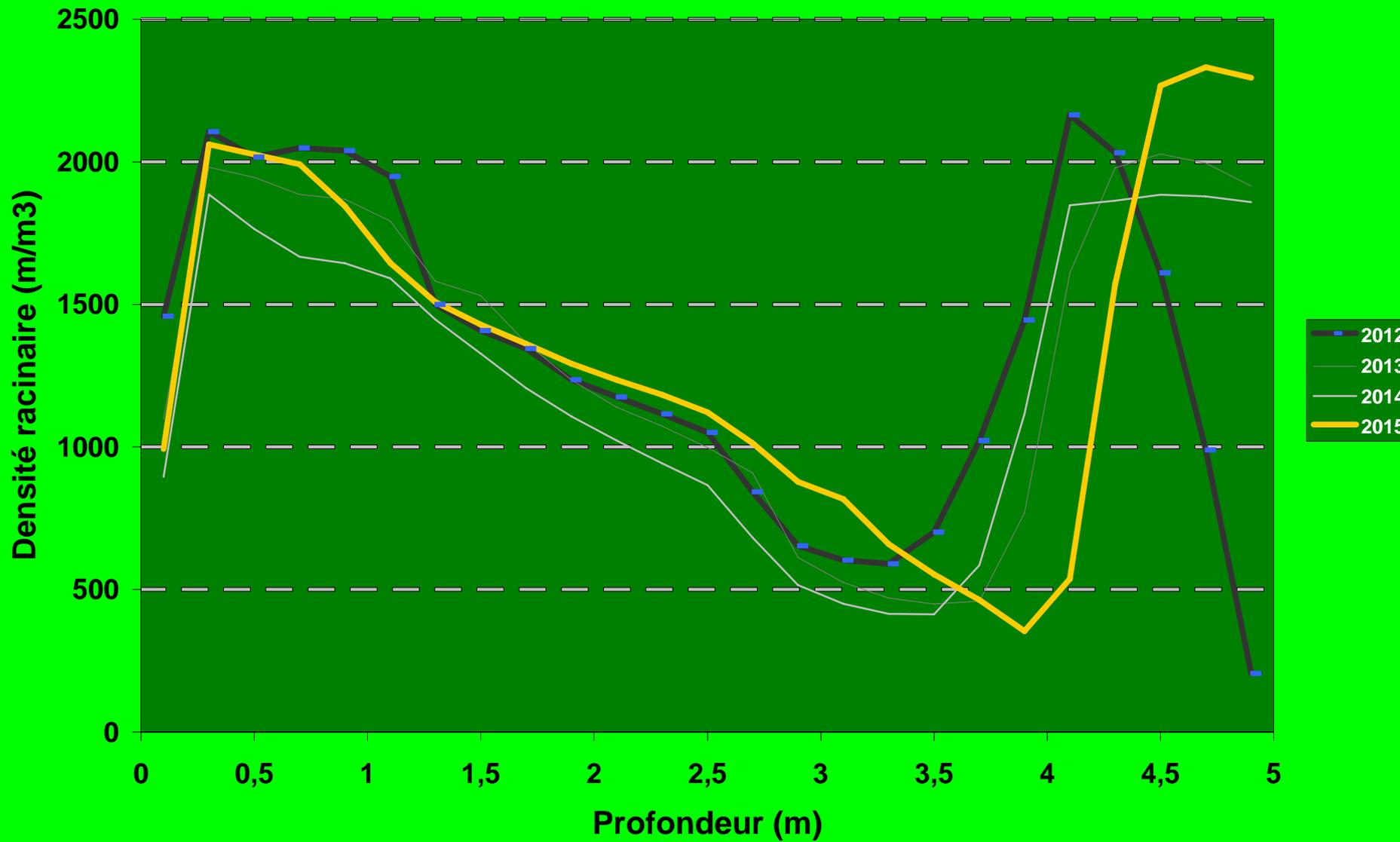


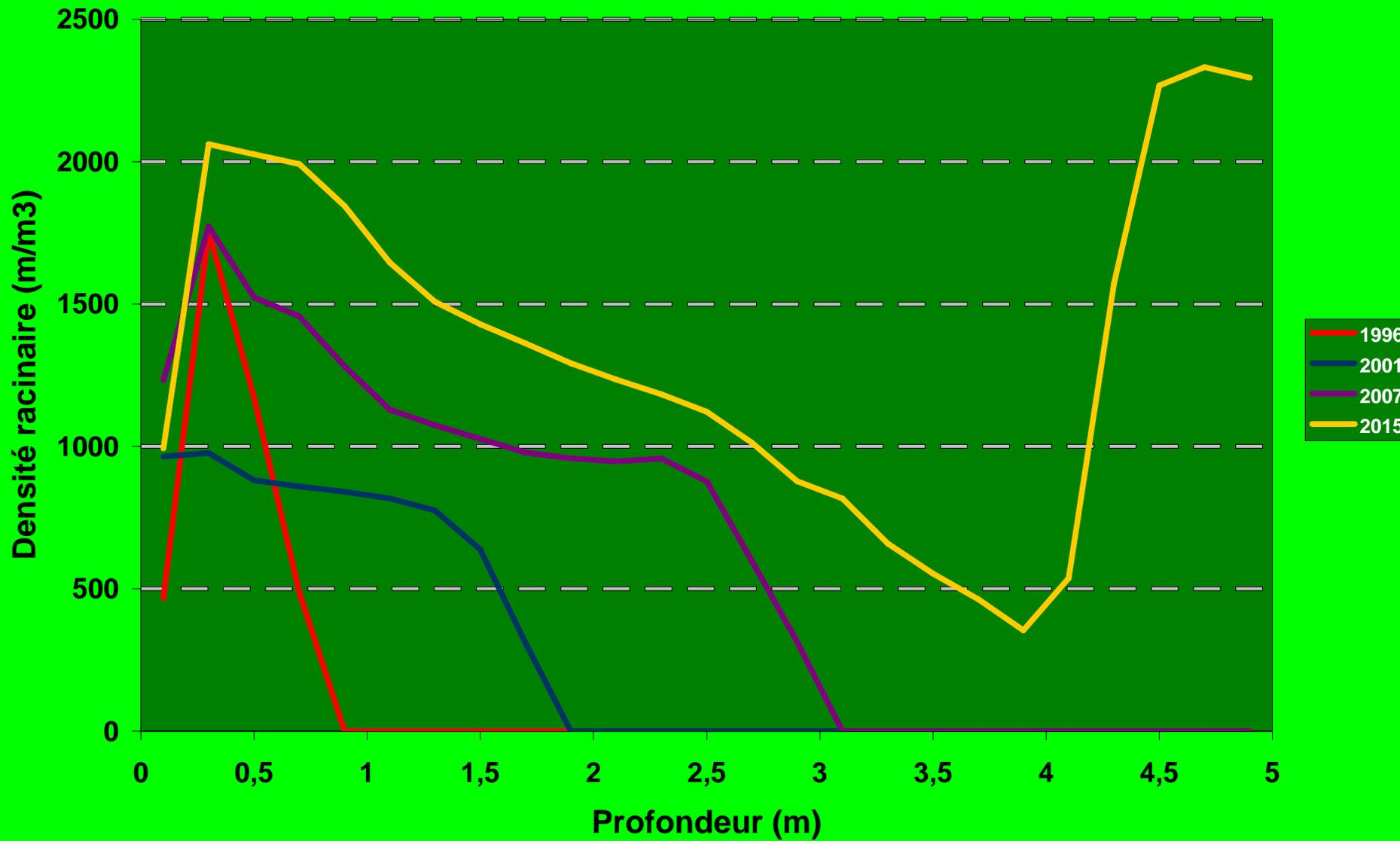
Durée de vie? Turn over?



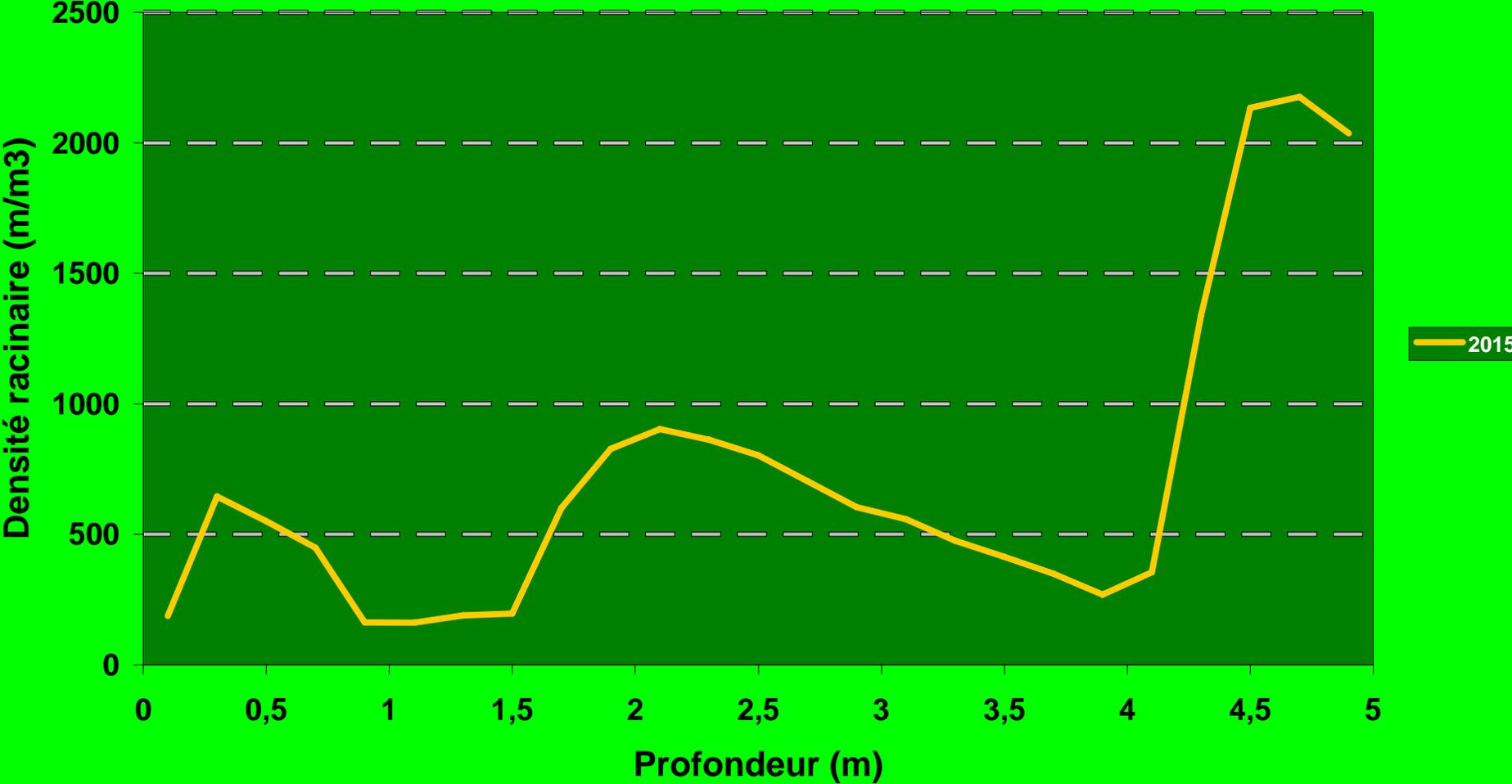








Sous la culture



Sous l'arbre

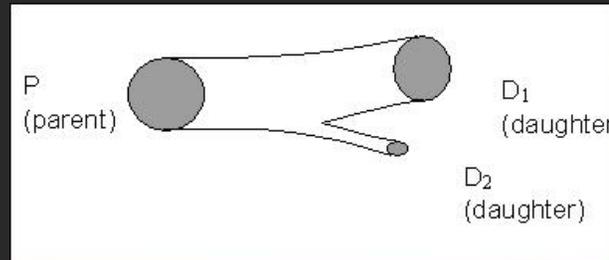


Amélioration conceptuelle du modèle

- Prise en compte des économies d'échelle de transport dans les systèmes ramifiés
- Prise en compte de la tortuosité de la tuyauterie
- Cela renvoie au mode d'expression du succès local du système racinaire : en valeur absolue, en quantité d'eau extraite par longueur de racines fines, en quantité d'eau extraite par C mobilisé sur le trajet complet jusqu'au collet.

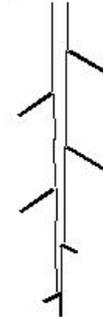
Prise en compte des économies d'échelle de transport dans les systèmes ramifiés

- Non conservation des sections au niveau des ramifications racinaires
- Modélisation par structures fractales
- Permet des économies de carbone
- Peut être introduit dans l'automate



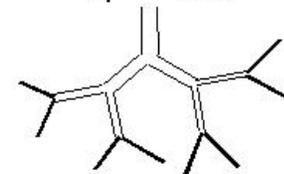
$$p = \frac{\text{Area}_{\text{Parent}}}{\text{Area}_{D1} + \text{Area}_{D2}}$$
$$q = \frac{\text{Area}_{D1}}{\text{Area}_{D1} + \text{Area}_{D2}}$$

$q \rightarrow 1$



Herringbone

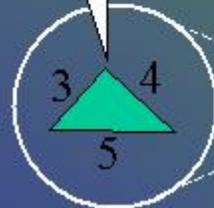
$q \rightarrow 0.5$



Dichotomous

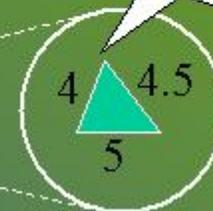
$$p = D_i^2 / (D_{i+1,1} + D_{i+1,2})^2$$

Right angle



$p = 1$, full additivity of transport capacity

Sharp angle



$p < 1$, less-than-additive, indication of asynchrony in transport requirement

For $p = 1$ the branches are fully 'additive' and the diameter² of the 'mains' equals the sum of diameter² of all finest branches

we can also say 'there is no 'economy of scale'

Additive
 $p = 1$



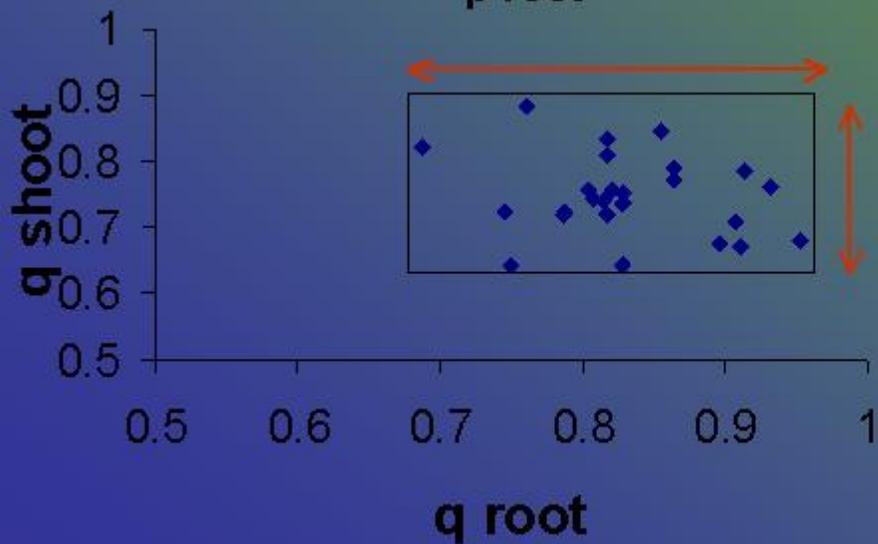
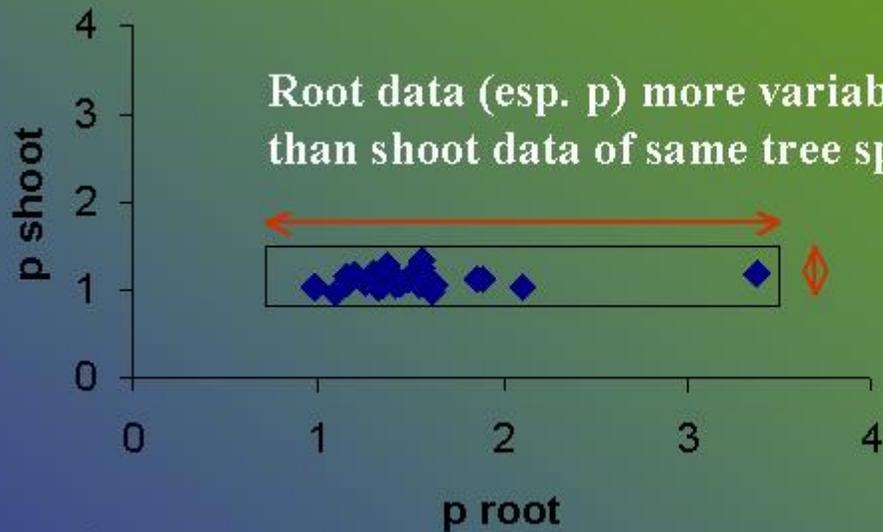
$p < 1$



$p > 1$



Root data (esp. p) more variable than shoot data of same tree species



Conclusion

- Surprenante sensibilité du modèle à certains paramètres :
 - Durée de vie des racines fines (dépendante de la profondeur? Des stress?); Fort turn over : forte réactivité
 - Paramètre de limitation de l'explosion racinaire au contact d'un point humide (nappe, drain)
- Le concept du modèle doit être revu.
- Cela renvoie au mécanisme de la plasticité : quels sont les capteurs de la plasticité?
- Déterminisme croisé (eau, azote) . Modéliser les renards? Et les faibles développements au contact de nappes non polluées...