



Effet du stress hydrique sur l'architecture racinaire de jeunes plants d'*Acacia tortilis* (Forsk.), de *Balanites aegyptiaca* (L) Del., et de *Zizyphus mauritiana* Lam.

Jhonn LOGBO^{1*}, Mayécor DIOUF², Fidèle NGARYO³, Thierry AMEGLIO⁴ et Léonard Elie AKPO⁵

¹Ecole Nationale Supérieure des Sciences et Techniques Agronomiques de Kétou ENSTA / Université d'Abomey-Calavi, BP: 95 Kétou, Bénin.

²Centre National de Recherche Forestière (CNRF), Institut Sénégalais de Recherches Agricoles (ISRA) BP : 2312 Route des Pères Maristes Hann-Dakar, Sénégal.

³Université Adam Barka d'Abéché, Faculté des Sciences et Techniques, Département Biologie-Géologie BP 1173 Abéché, Tchad.

⁴INRA, UMR, PIAF, 234 avenue du Brèzet, Domaine de Crouël, 63039 Clermont-Ferrand Cedex 02, France.

⁵Département de Biologie végétale, Faculté des Sciences et Techniques, Université Cheikh Anta DIOP, BP : 5005 Fann-Dakar, Sénégal.

*Auteur correspondant ; E-mail : jhonn_logbo@yahoo.fr ; jhonn_logbo@hotmail.fr ;
Tél: 00 (229) 96-66-21-90

RESUME

L'étude *in situ* de l'architecture et la croissance des systèmes racinaires ont été réalisées sur des jeunes plants en milieu naturel et en station. Les fronts racinaires verticaux et horizontaux sont déterminés à partir de la méthode d'excavation. Les coordonnées spatiales obtenues manuellement sur le terrain alimentent un logiciel AMAPmod de modélisation qui transforme d'une part les coordonnées spatiales en coordonnées standards puis d'autre part, donne les représentations 3D des systèmes racinaires des jeunes plants. En milieu naturel, les systèmes racinaires sont constitués de 3 ordres de racines. Les racines d'ordre 2 sont les plus abondantes. La profondeur d'enracinement de *B. aegyptiaca* est la plus importante. *A. tortilis* développe une longueur totale racinaire plus importante. La longueur totale des racines d'ordre 2 d'*A. tortilis* est plus importante que celle de *B. aegyptiaca*. En station, l'ordre maximal des ramifications est de 5 chez *A. tortilis* et *Z. mauritiana* et de 7 chez *B. aegyptiaca*. Les types 2 et 3 chez *A. tortilis* et *Z. mauritiana* et les types 2, 3 et 4 chez *B. aegyptiaca* forment l'essentiel du système racinaire. La densité totale des racines de *B. aegyptiaca* est plus importante. Les profondeurs d'enracinement d'*A. tortilis* et de *B. aegyptiaca* sont différentes de celle de *Z. mauritiana*. *B. aegyptiaca* dispose une longueur totale plus importante. Les ordres 2 et 3 sont les plus longs du système racinaire. Ensuite suivent les racines d'ordre 4. Celles des racines d'ordre 1, 5, 6 et 7 sont de longueurs égales.

© 2013 International Formulae Group. All rights reserved.

Mots clés: Architecture, croissance, ramification, morphologie, topologie, géométrie.

INTRODUCTION

Au Ferlo (Nord Sénégal), les écosystèmes se dégradent. La densité des arbres diminue sous les effets conjugués de la

péjoration climatique, l'anthropisation croissante (Akpo et al., 2003) ; Diouf, 2003) et la compétition pour l'espace vital et les

© 2013 International Formulae Group. All rights reserved.
DOI : <http://dx.doi.org/10.4314/ijbcs.v7i3.10>

ressources (Logbo et al., 2006). Face à ces mécanismes qui sont les précurseurs des crises de sécheresse, pour optimiser la production végétale en vue d'améliorer les conditions de vie des populations, la préservation et la reconstitution du couvert végétal s'imposent comme une nécessité. Cependant, la réussite de telles entreprises tient compte du facteur limitant (Majdi, 2001). Les problèmes majeurs auxquels sont confrontés les végétaux demeurent l'alimentation, la disponibilité des ressources en eau (Mmolawa et al., 2000 ; Logbo, 2008). Le volume de sol explorable par les racines étant contraignant avec une résistance à la pénétration élevée dans les milieux secs (Hodge, 2004), de nombreuses interactions favorisent la complémentarité entre les individus de la même espèce ou d'espèces différentes, ou provoquent la compétition interspécifique pour un élément donné (Logbo et al., 2011). La compétition, fortement liée à la phénologie racinaire qui dans le temps couplée au développement foliaire, constitue un élément important dans le bilan hydrique. En milieu non contraignant, quelques racines assurent les besoins en eau de la plante. Par contre au champ, un système racinaire développé constitue un facteur de la productivité et de tolérance aux aléas climatiques (Szota et al., 2007). La connaissance des stratégies d'occupation du milieu tient compte de l'architecture racinaire des espèces. Dans les programmes de réhabilitation des écosystèmes dégradés, les espèces utilisées n'aboutissent pas toujours aux résultats attendus. Certains auteurs préconisent l'utilisation des taxons autochtones plus adaptés aux difficiles conditions écologiques de la zone et bien connus des populations locales (Akpo et Grouzis, 2000). L'accent est mis particulièrement sur les espèces arborescentes du genre *Acacia*, *Balanites* et *Zizyphus* pour leurs usages multiples. Elles jouent un rôle socioéconomique non négligeable dans la

fourniture de bois d'œuvre, de feu, de fourrage d'appoint ou des produits industriels appréciés (cas des gommiers). Elles participent à la conservation et à l'amélioration des sols par leur capacité à fixer l'azote grâce aux symbioses multiples (Ducouso et al., 1991 ; Laclau et al., 2005 ; d'Annunzio, 2008). Elles stabilisent, redressent le niveau de fertilité des sols (Madeira et al., 2002) et contribuent à la fixation des sols par leur système racinaire. L'objectif de cette étude est l'analyse des variations de l'occupation de l'espace sol par les racines entre les jeunes plants en condition naturelle et en station. Ces variations tiennent compte du type, de la forme, des fronts racinaires verticaux et horizontaux.

MATERIEL ET METHODES

Milieu naturel

L'étude est réalisée à Souilène (16°20'39N et 15°25'40W), à 400 km de Dakar-Sénégal (Figure 1A). Le climat est tropical sec, de type sahélien. La saison des pluies s'étale de juillet à septembre. La température moyenne de l'air est de 28,7 °C. La végétation est une steppe épineuse (*Mimosaceae*). La strate herbacée est composée d'annuelles à dominance graminéenne, parsemée d'arbres et d'arbustes (Akpo et al., 2002). La strate arborescente est composée d'*Acacia tortilis*, de *Balanites aegyptiaca*, de *Zizyphus mauritiana* et de *Boscia senegalensis*. La densité à l'hectare est de 151 individus avec une surface terrière de 3,87 m²/ha (Diouf et al., 2002). Les sols subarides tropicaux et brun-rouge, sont formés de matériaux sableux pauvres en argile. La présence permanente du bétail, par son piétinement, favorise l'infiltration des eaux pluviales (Lamachère, 1991). La mise en défens entrave la germination des espèces de la strate herbacée (Cornet, 1992).

Station

L'étude en station (Figure 1B) est réalisée dans la Presqu'île du Cap Vert en Région de Dakar, Sénégal (longitudes 17°33' et 17°05'W et latitudes 14°55' et 14°35'N). Le régime pluviométrique est de type côtier. La saison des pluies s'étale de juillet à septembre avec des maxima de 493 mm et 365 mm respectivement en août et septembre. Des pluies irrégulières hors saison appelées Heug sont enregistrées entre décembre, janvier et février. Ces pluies contribuent à la recharge de la nappe phréatique (Cissé, 2000). La température moyenne annuelle sur la période de 1971 à 1988 est de 24 °C. Cette température inférieure à celle de la zone Nord (29 °C), est fortement influencée par la mer. L'influence maritime entraîne, une faible différence de régime saisonnier marqué par des périodes chaudes et froides. La saison sèche fraîche va de novembre à février et renferme les plus basses températures de l'année (20 °C et 23 °C). La saison sèche chaude est située entre mars et octobre avec les températures les plus hautes.

Obtention des jeunes plants

Au Ferlo, les jeunes plants proviennent d'une germination naturelle favorisée probablement par le passage des semences dans le tractus digestif de petits ruminants. Repérés vers la saison des pluies, près des parcs à bétail, ces jeunes plants d'*A. tortilis* et de *B. aegyptiaca* ont été protégés (Figure 2 ; Photo 1). En station (Figure 3 ; Photo 2), les graines sont mises dans les différentes conditions de germination (sol, conservation, état sanitaire) par le Centre National de Recherches Forestières (CNRF / ISRA). Les graines sont préalablement débarrassées de leur endocarpe à l'aide d'un étai (*B. aegyptiaca*) pour faciliter l'imbibition des tissus internes. Les graines d'*A. tortilis* et *B.*

aegyptiaca sont traitées avec de l'acide sulfurique à 95% pendant 30 min et 80 min respectivement, puis rincées abondamment à l'eau distillée stérile. Elles sont mises à germer sur du coton hydrophile humidifié et stérilisé dans des boîtes de pétri et incubées à l'étuve à 30 °C. Les graines prégermées sont repiquées dans des gaines en plastique à raison d'un semis par gaine. Après un mois de germination, les jeunes plants obtenus sont transplantés sur le site et arrosés tous les deux jours à raison de 0.5-1 l d'eau par plant. Par convention, l'âge des jeunes plants est défini par rapport à la date de mise en germination des graines.

Mise en évidence des systèmes racinaires

La méthode d'excavation est utilisée et elle consiste à dégager de manière centrifuge tout autour du collet du jeune plant après avoir isolé la partie aérienne (Photo 3). Lorsqu'une ramification est rencontrée, son point d'intersection avec l'axe porteur jusqu'à son extrémité est dégagé. Une grille de 1 m² (subdivisée en maille de 10 cm de côté, en nylon de 1,15 mm de diamètre) est ensuite utilisée et disposée horizontalement autour du pivot de manière à ce que le centre de la grille coïncide avec l'axe de la racine.

Paramètres architecturaux

Les paramètres mesurés sont le diamètre au collet de la racine principale (pivot) ; diamètre du pivot au niveau des points d'insertion des ramifications ; diamètre basal moyen et apical de la ramification ; diamètre des ramifications au niveau de chaque point d'insertion avec la grille ; longueur maximale et profondeur de la ramification à partir du collet vers l'apex ; longueur du pivot racinaire ; profondeur d'enracinement.

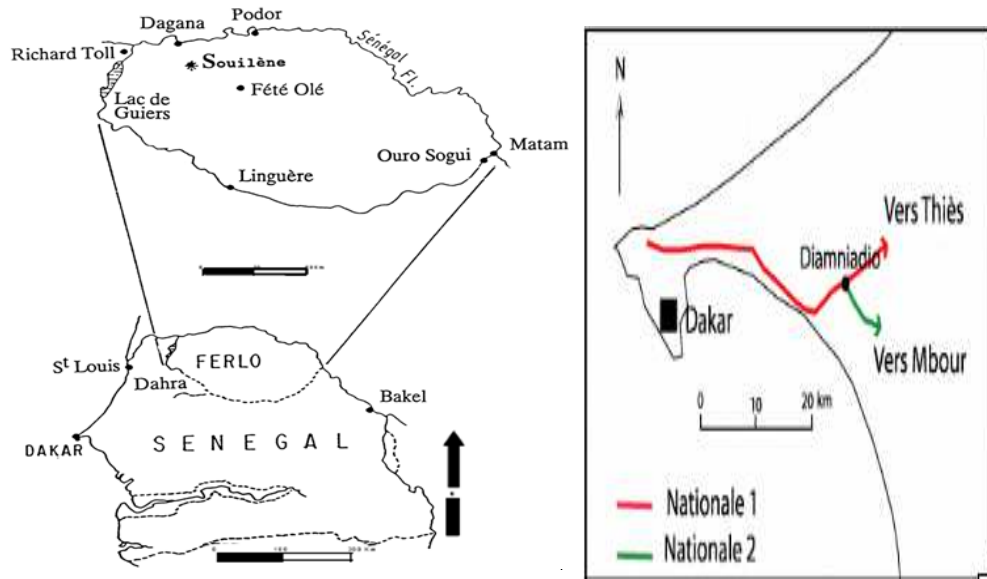


Figure 1 : Zones d'étude en milieu naturel (A) au Ferlo (Nord-Sénégal) et en station (B).

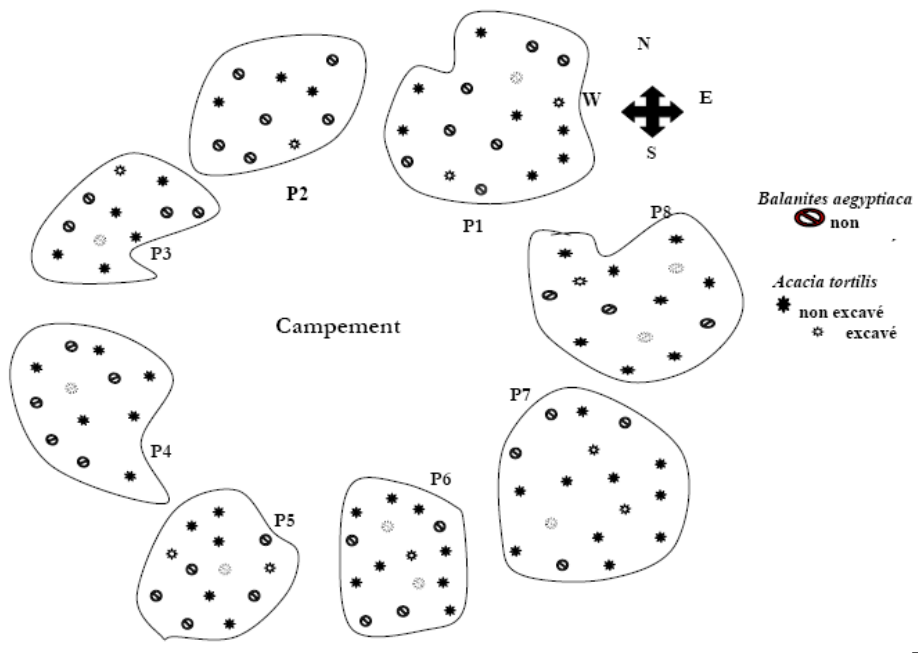


Figure 2: Dispositif expérimental en milieu naturel.

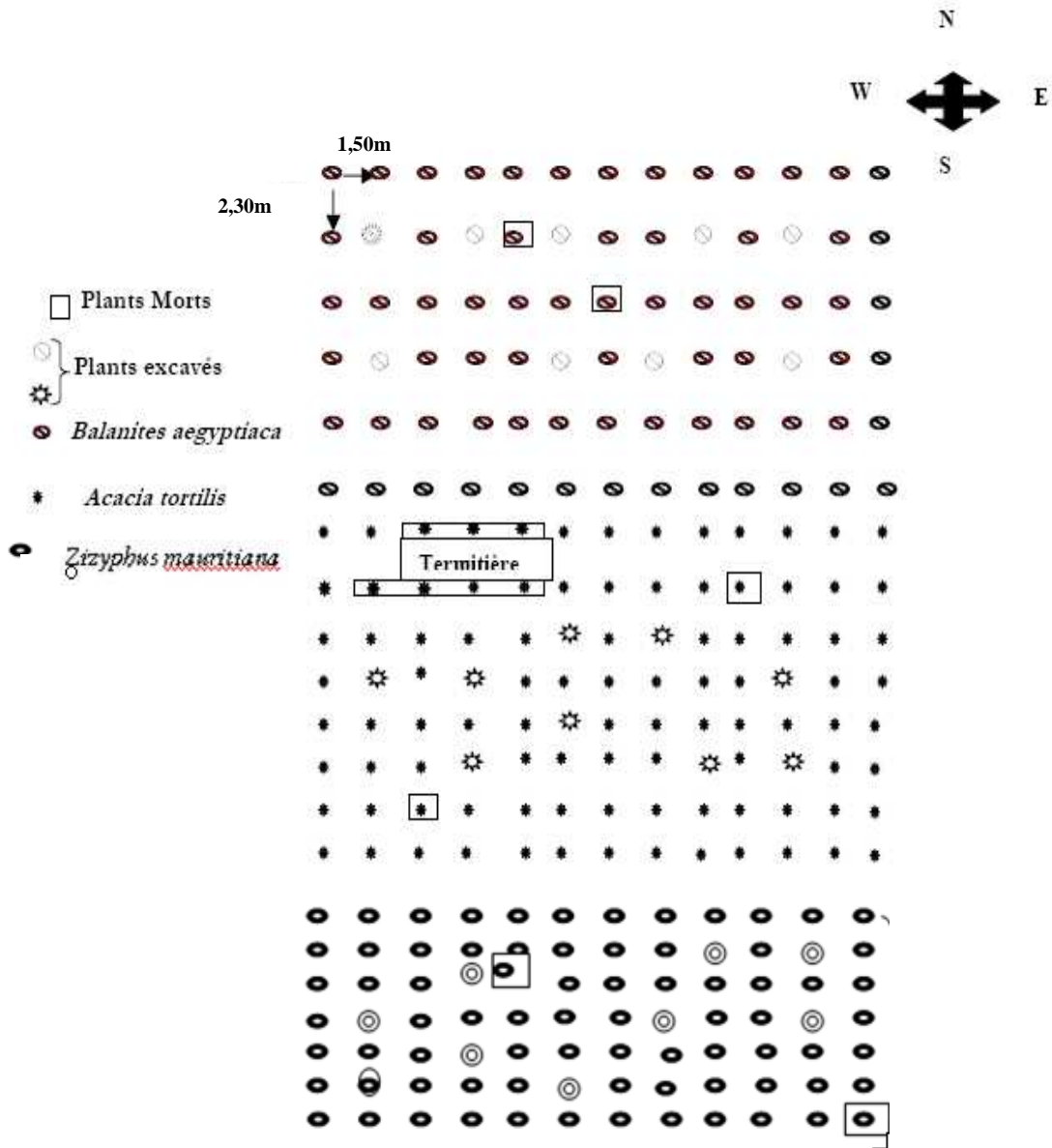


Figure 3 : Dispositif expérimental en station.

RESULTATS

Architecture racinaire de la représentation à l'étude de ses déterminants

Les résultats portent sur la géométrie (3D) et la typologie des systèmes racinaires de jeunes plants en conditions naturelles et station. Les jeunes plants de *Z. mauritiana* en milieu naturel sont tous morts. Le

développement du système racinaire repose sur un enchaînement progressif et ordonné d'étapes assurant chacune l'expression d'un fonctionnement méristématique nouveau et concomitamment l'installation d'une nouvelle catégorie d'axes s'intercalant entre l'axe primaire et le système latéral déjà en place.

Objet géométrique : Mise en place et détermination des types racinaires

L'observation des différents types de racines repose sur le principe établi par Belgrand et al. (1987). Une racine d'ordre i porte des ramifications d'ordre $i+1$, l'ordre originel étant défini par le ou les axes issus de la tige. La racine d'ordre 1 ou racine principale est le pivot (noire). Elle est brune, jaune-claire et rouge chez *A. tortilis*, *B. aegyptiaca* et *Z. mauritiana* respectivement. Il résulte de l'allongement de la radicule et porte des méristèmes racinaires qui édifient les ramifications d'ordre 2. Les racines latérales d'ordre 2 (rouges) supportées par le pivot forment des axes horizontaux à croissance plagiotrope, parfois orthotrope et de forme conique. Les racines latérales d'ordre 3 (vertes), portées par les racines latérales d'ordre 2, sont lignifiées et forment des axes de direction horizontale ou verticale. Les racines d'ordre 4 (bleues) sont issues des racines d'ordre 3. Les racines d'ordre 5 (jaunes) sont obtenues à partir d'émission racinaire de types 4. Les ramifications d'ordre 7 (bleu-claire) naissent à partir des racines d'ordre 6 (violette), qui elles-mêmes proviennent des racines de type 5.

Description qualitative de l'architecture racinaire

La Figure 4 matérialise l'architecture racinaire d'*A. tortilis* (A) et de *B. aegyptiaca* (B) en milieu naturel. Le pivot chez *A. tortilis* (Figure 4B) est bien individualisé avec des racines latérales émises sur toute sa longueur. Les racines latérales d'ordre 2 sont horizontales ou parfois obliques en profondeur. Les racines d'ordre 3 sont très peu nombreuses. Chez *B. aegyptiaca*, le pivot porte des ramifications latérales horizontales (Figure 4A). Il apparaît sur une grande partie formée de racines d'ordre 2 et peu de racines d'ordre 3.

En station (Figure 5), les systèmes racinaires sont plus denses avec un nombre important de ramifications. Le pivot bien matérialisé porte des racines latérales. Chez *A. tortilis* (Figure 5A), le pivot vertical et rectiligne, porte des ramifications diffuses sur toute sa longueur. Les racines d'ordre 2 forment des axes horizontaux ou obliques et émettent des racines horizontales d'ordre 3. Elles sont cylindriques et grêles. Les racines d'ordre 4 qui partent des racines d'ordre 3 et les racines de type 5 qu'ils émettent sont horizontales et forment des ensembles ramifiés. En dehors du pivot et les grosses racines latérales horizontales, des ramifications latérales verticales prennent naissance en surface et se dirigent en profondeur comme des pivots secondaires (surnuméraires). *B. aegyptiaca* (Figure 5B) renferme un pivot et des ramifications latérales horizontales et verticales. Il se forme deux zones d'exploration des racines. En surface, les racines latérales et une partie du pivot sont concentrées pour l'alimentation de la plante en eau et éléments minéraux de surface. La zone profonde est explorée par le pivot et des racines latérales d'ordre 2 et 3 qui proviennent des zones de surface ou de profondeur et ont une direction verticale. En surface chez *B. aegyptiaca*, il est noté des associations entre les différents types de racines en forme de réseaux communicants ou anastomoses (Figure 5C). La présence de ces structures dans le système racinaire augmente la surface d'échange et l'alimentation rapide des parties aériennes en eau. Chez *Z. mauritiana* (Figure 5D), le pivot est bien développé. Les racines de type 2, 3, 4 et 5 sont bien matérialisées et développées. Elles partent de la surface et s'enfoncent en profondeur. Le système racinaire des jeunes plants est constitué de deux grandes parties ayant des origines différentes. La première sous unité est issue de la croissance et de la ramification séquentielle de la radicule

contenue dans l'embryon. Elle est composée de l'axe primaire pivotant portant dans sa région basale ses plus grosses racines latérales horizontales, formant l'essentiel de la structure racinaire des espèces. La deuxième partie est formée des racines latérales issues de la première.

Description quantitative de l'architecture racinaire

La Figure 6 montre la dynamique de la répartition de la densité racinaire en condition naturelle (Figure 6A) et en station (Figure 6B). En milieu naturel (Figure 6A), les densités racinaires sont 37 racines/plant et 44 racines/plant chez *A. tortilis* et *B. aegyptiaca*. L'analyse statistique à partir de la comparaison des moyennes montre que la différence n'est pas significative ($p < 0,048$; $dl=21$) à l'ordre de 5%. En station (Figure 6B), la densité racinaire de *B. aegyptiaca* est significativement différente de celle d'*A. tortilis* et de *Z. mauritiana*. Les différences des moyennes des densités racinaires des plants d'*A. tortilis* et de *Z. mauritiana* sont de 121 racines/plant et de 119 racines/plant respectivement. L'analyse statistique à partir de la comparaison des moyennes montre que la différence est significative ($p < 0,027$; $dl=8$) à l'ordre de 5%. La densité racinaire de *B. aegyptiaca* est plus importante que celle d'*A. tortilis* et de *Z. mauritiana*. Les comparaisons des rapports des moyennes de densité racinaire des plants en station avec les plants en milieu naturel sont de 4,5 (*B. aegyptiaca*) et 1,5 (*A. tortilis*). Les plants en station disposent plus de racines que celles des plants en milieu naturel. La présence de l'eau stimule la formation et la croissance des racines. Ces racines organisées en diverses classes de racines sont réparties dans le système racinaire suivant une distribution précise.

Distribution de la densité des types racinaires

La distribution de la répartition de la densité des différents types de racines est unimodal en milieu naturel et en station (Figure 7). Les types de racines se limitent à 3. Les nombres de racines d'ordre 2 représentent 73% et 83% contre 24% et 14% pour les types 3 chez *A. tortilis* (Figure 7A) et *B. aegyptiaca* (Figure 7B). Les racines d'ordre 2 constituent l'essentiel des racines du système racinaire chez les espèces et elles sont plus importantes chez *B. aegyptiaca*. En station (Figures 7C, 7D et 7E), les types 2 et 3 forment la plus grande partie des racines. Elles représentent 31% et 48% des racines chez *Z. mauritiana* ; 22% et 53% chez *A. tortilis*. Les densités des racines de type 1, 5, 6 et 7 de *B. aegyptiaca* sont identiques. Celles des types 2, 3 et 4 correspondent à 19%, 41% et 24% respectivement. La comparaison entre les deux traitements montre un grand nombre de types racinaires chez les plants en station.

Variation des paramètres géométriques

Profondeur maximale des racines

La profondeur d'enracinement de *B. aegyptiaca* est plus importante que celle d'*A. tortilis* en condition naturelle (Figure 8A). Les systèmes racinaires descendent respectivement à plus de 100 cm et 187 cm. *B. aegyptiaca* est plus enraciné que *A. tortilis*. L'analyse statistique basée sur la comparaison des moyennes montre des différences significatives entre les profondeurs des racines ($p < 0,041$; $dl=6$). En station (Figure 8B) les profondeurs d'enracinement des plants sont plus importantes. Elles sont de 238 cm, 236 cm et 169 cm respectivement chez *A. tortilis*, *B. aegyptiaca* et *Z. mauritiana*. L'analyse statistique basée sur la comparaison des moyennes montre que les profondeurs ne sont pas significativement différentes entre *A. tortilis* et *B. aegyptiaca* ($p < 0,021$; $dl=9$). Les profondeurs d'enracinement de ces deux

espèces sont différentes par rapport à celle de *Z. mauritiana*. La comparaison avec les plants en condition naturelle montre que la profondeur d'enracinement en station est 2,4 et 1,3 fois plus importante chez *A. tortilis* et *B. aegyptiaca* respectivement.

Longueur maximale des racines

En condition naturelle (Figure 9A), la longueur totale est de 16,4 m et 6,5 m chez *A. tortilis* et *B. aegyptiaca*. La longueur totale des racines d'*A. tortilis* est significativement différente de celle de *B. aegyptiaca*. L'analyse statistique basée sur la comparaison des moyennes montre des différences significatives ($p < 0,034$; $dl = 10$) entre les longueurs des racines chez *A. tortilis* et *B. aegyptiaca*. En station (Figure 9B), elle passe à 74,3 m et 25 m et 20 m respectivement chez *B. aegyptiaca*, *A. tortilis* et *Z. mauritiana*. *B. aegyptiaca* dispose une longueur totale plus importante. La comparaison entre les deux traitements montre une longueur racinaire totale plus importante en station.

Distribution de longueur des types racinaires

En milieu naturel (Figures 10A et 10B), les racines d'ordre 2 sont les plus longues du système racinaire. Elles sont de 14 m et 4,80 m et représentent 83% et 73% de la longueur totale respectivement chez *A. tortilis* et *B. aegyptiaca*, contre 17% et 27% pour les types 1 et 3. L'analyse statistique basée sur la comparaison des moyennes montre des différences significatives ($p < 0,044$; $dl = 8$) entre les longueurs des racines d'ordre 2 chez *A. tortilis* et *B. aegyptiaca*. La longueur totale des racines d'ordre 2 d'*A. tortilis* est plus importante que celle de *B. aegyptiaca*. En station (Figures 10C, 10D et 10E), les ordres 2 et 3 sont les plus longs du système racinaire. Ensuite suivent les racines d'ordre 4. Celles des racines d'ordre 1, 5, 6 et 7 sont de longueurs égales. Chez *A. tortilis* (Figure 10C), les longueurs totales des racines d'ordre

2 et 3 atteignent respectivement 9 m et 14,50 m soit 29% et 46% de la longueur totale des racines. Les longueurs des racines d'ordre 1, 4 et 5 représentent 8,1 m soit 26% de la longueur totale des racines. Les types 2, 3 et 4 dominants chez *B. aegyptiaca* (Figure 10D) ont des longueurs totales respectives de 18 m ; 28 m et 16 m ; soit 25%, 38% et 22% de la longueur totale des racines. Les racines d'ordre 1, 5, 6 et 7 ont des longueurs égales et courtes. Elles correspondent à 12,10 m soit 16% de la longueur totale des racines. Les ordres 2 et 3 chez *Z. mauritiana* (Figure 10E), représentent 9,3 m et 9,80 m soit 30% et 32% du total des racines. Les types 1 (1,30 m), 4 (4 m) et 5 (0,20 m) ont des longueurs faibles.

DISCUSSION

Depuis plusieurs décennies, de nombreux auteurs (Diouf, 2003) ont observé en zone sahélienne, une diminution du couvert ligneux. Cependant, même si cette dynamique est globalement régressive, certaines espèces semblent décliner rapidement et d'autres se maintenir ou parfois même augmenter en valeurs relatives. D'une façon générale, les espèces qui se sont les mieux maintenues sont situées dans les bas-fonds et/ou présentent des degrés de sclérophylle élevés (Diouf, 2003). A partir de ces observations, l'hypothèse que des différences existent dans les stratégies de distribution des racines dans le sol pourraient expliquer en partie pourquoi le déficit hydrique n'affecte pas avec la même intensité les espèces coexistant sur un même site. L'absence de la quasi-totalité de données écophysologiques sur ces espèces amène à rechercher dans un premier temps des données de base les concernant, puis dans un second temps de les étudier suivant le stade de développement. Pour ce dernier, les plants en milieu naturel et en station sont observés.

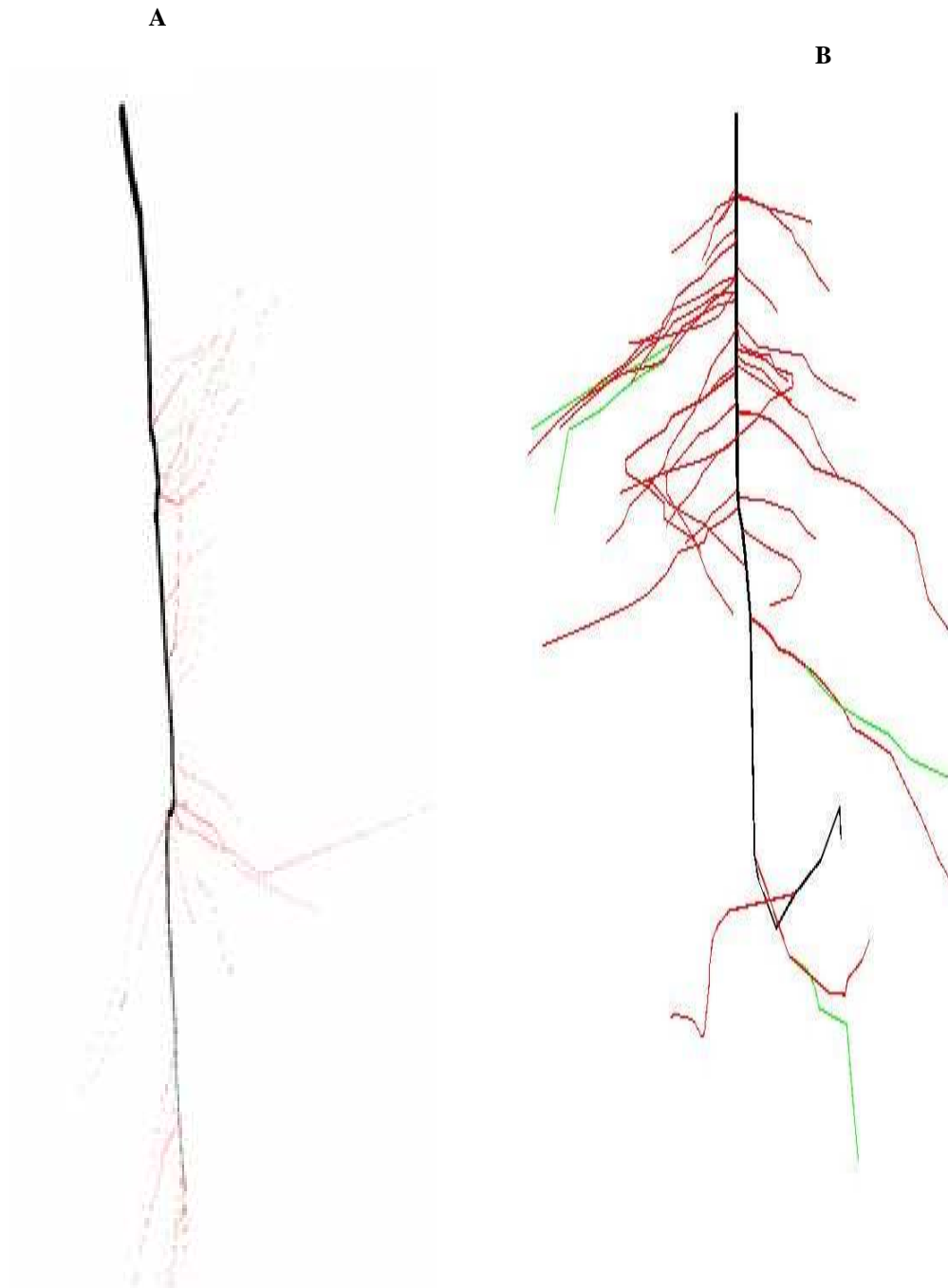


Figure 4: Architectures racinaires de *B. aegyptiaca* (A) et d'*A. tortilis* (B) en milieu naturel.

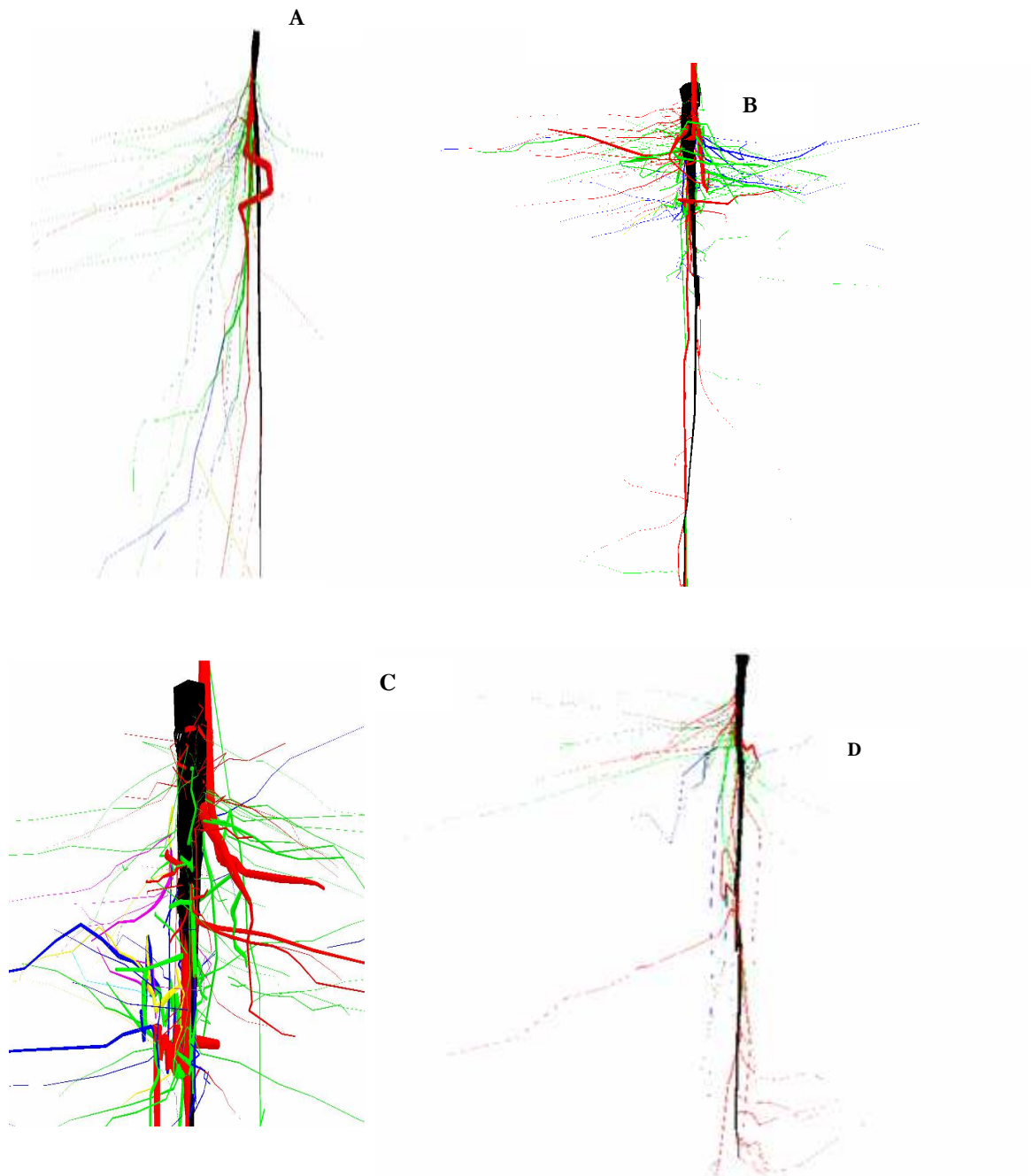
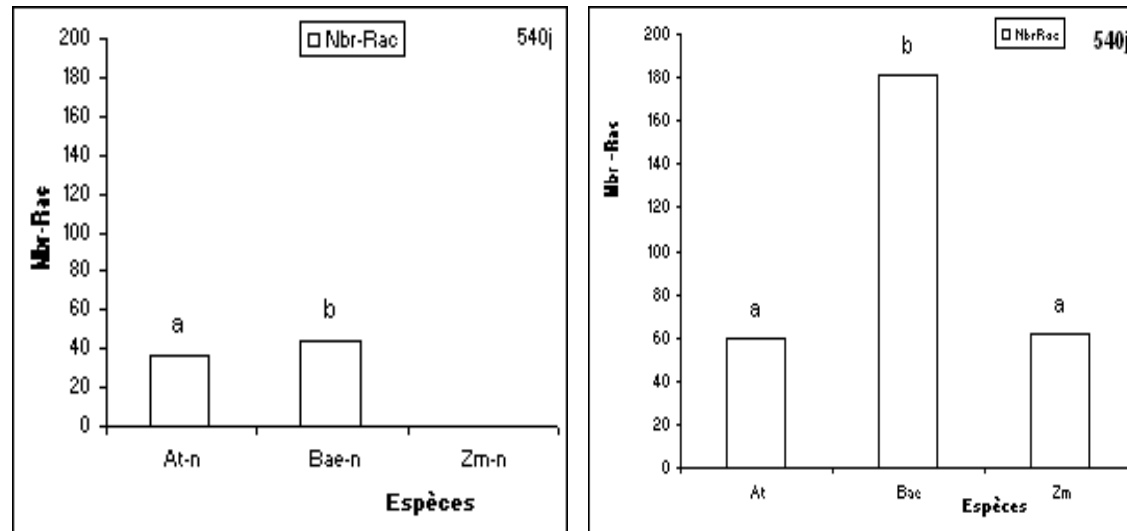
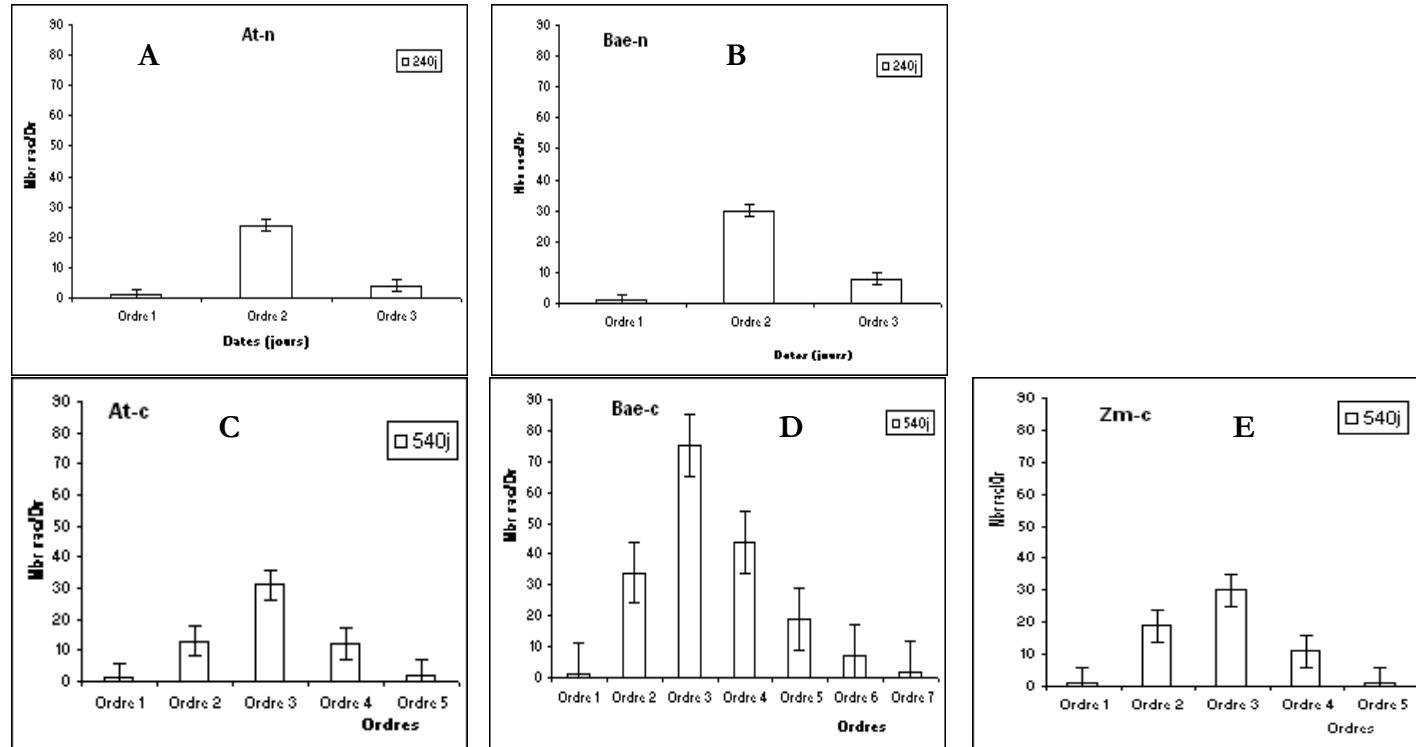


Figure 5: Architecture racinaire d'*A. tortilis* (A), de *B. aegyptiaca* (B, C) et de *Z. mauritiana* (D) en station.



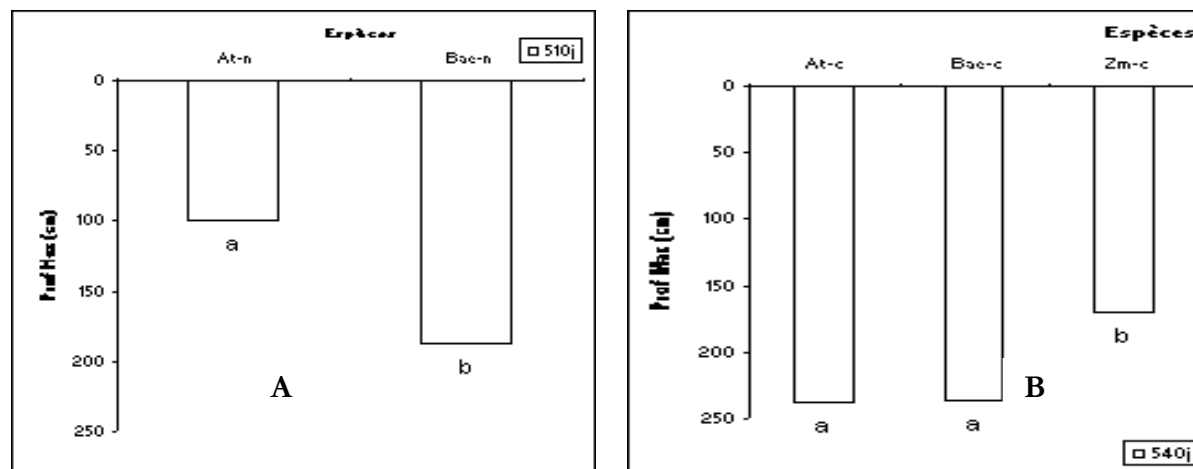
At-n : *A. tortilis* non irrigué ; Bae-n : *B. aegyptiaca* non irrigué ; At-c : *A. tortilis* irrigué ; Bae-c : *B. aegyptiaca* irrigué ; Zm-c : *Z. mauritiana*.

Figure 6 : Densité racinaire des jeunes plants en milieu naturel (A) et en station (B).



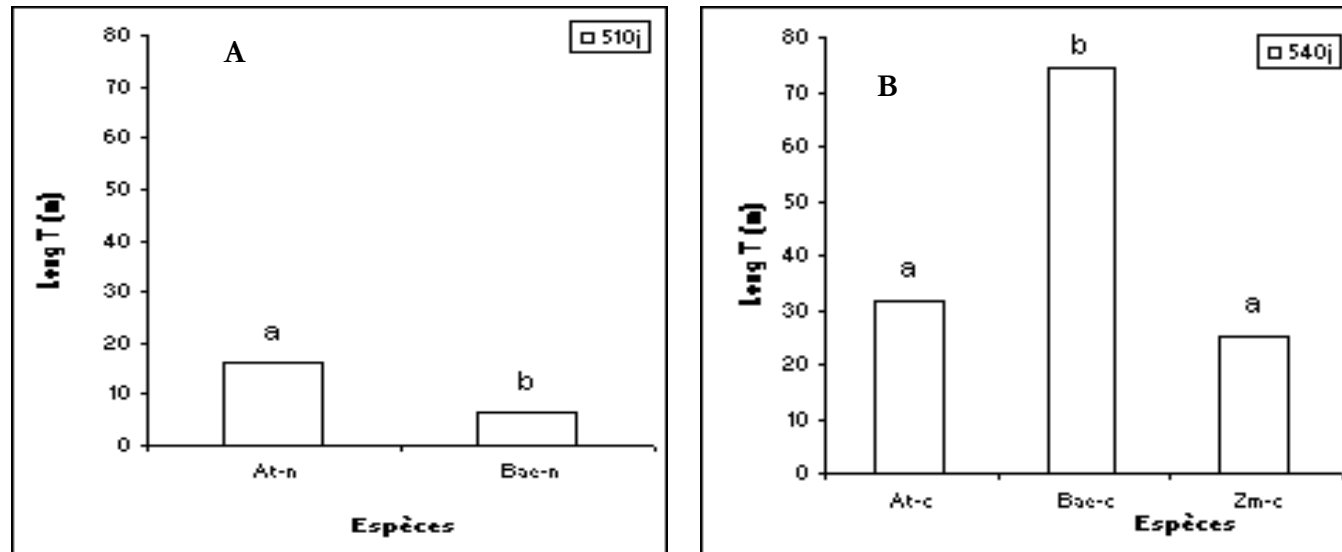
At-n : *A. tortilis* non irrigué ; Bae-n : *B. aegyptiaca* non irrigué ; At-c : *A. tortilis* irrigué ; Bae-c : *B. aegyptiaca* irrigué ; Zm-c : *Z. mauritiana* irrigué.

Figure 7 : Densité des ordres de racines d'*A. tortilis* et de *B. aegyptiaca* en station et en milieu naturel.



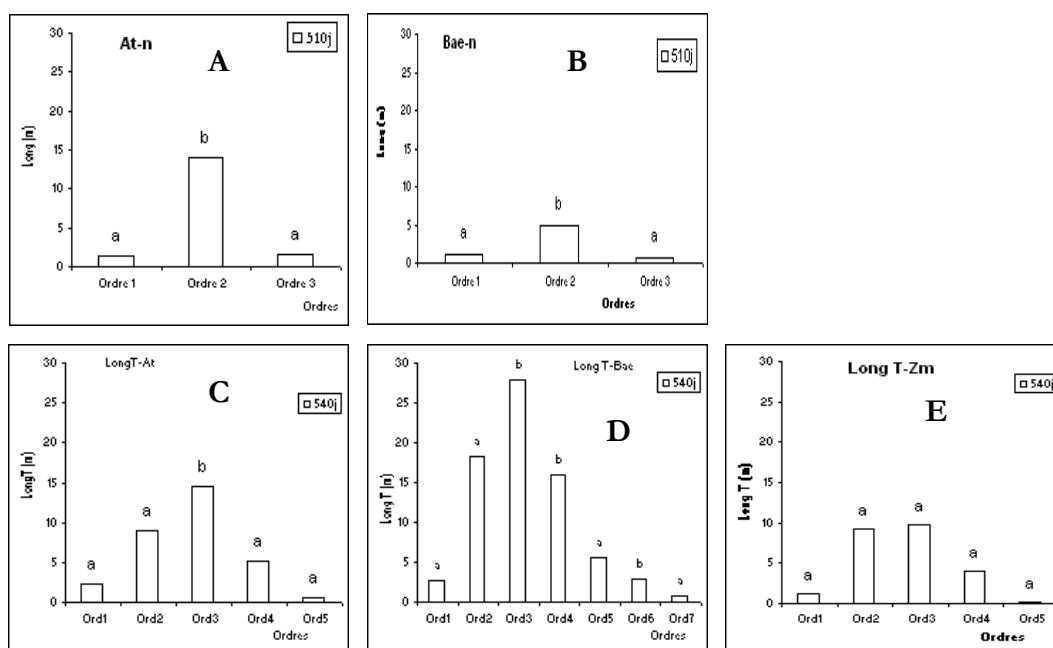
At-n : *A. tortilis* non irrigué ; Bae-n : *B. aegyptiaca* non irrigué ; At-c : *A. tortilis* irrigué
Bae-c : *B. aegyptiaca* irrigué Zm-c : *Z. mauritiana* irrigué.

Figure 8 : Profondeur d'enracinement d'*A. tortilis* et de *B. aegyptiaca* en station et en milieu naturel.



At-n : *A. tortilis* non irrigué ; Bae-n : *B. aegyptiaca* non irrigué ; At-c : *A. tortilis* irrigué ; Bae-c : *B. aegyptiaca* irrigué
Zm-c : *Z. mauritiana* irrigué.

Figure 9 : Longueur totale du système racinaire d'*A. tortilis* et *B. aegyptiaca* en station et en milieu naturel



(At-n : *A. tortilis* non irrigué ; Bae-n : *B. aegyptiaca* non irrigué ; At-c : *A. tortilis* irrigué ; Bae-c : *B. aegyptiaca* irrigué ; Zm-c : *Z. mauritiana* irrigué).

Figure 10 : Distribution de la longueur des différents ordres de racines chez *A. tortilis*, *B. aegyptiaca*.



Photo 1: Jeunes plants d'*A. tortilis* (At), de *B. aegyptiaca* (Bae) et de *Z. mauritiana* (Zm) en station.



Photo 2: Jeunes plants d'*A. tortilis* (At-n) et de *B. aegyptiaca* (Bae-n) en milieu naturel.

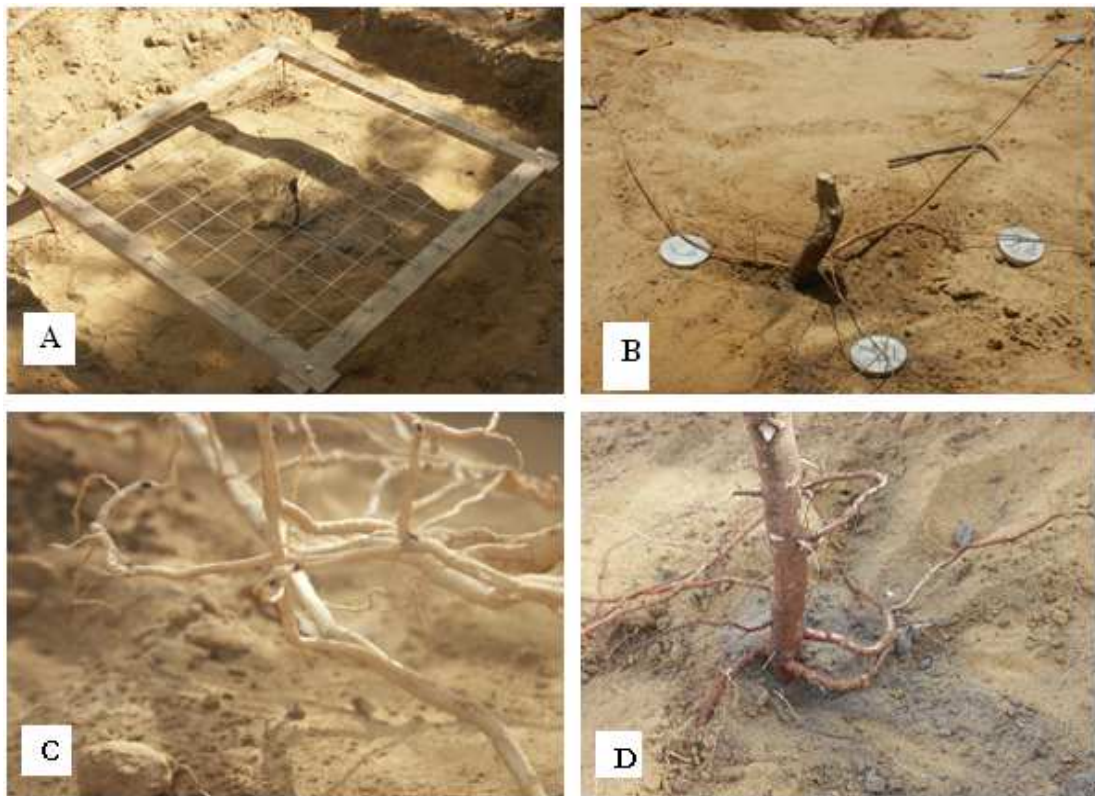


Photo 3 : Mise en évidence des systèmes racinaires d'*A. tortilis* (B), de *B. aegyptiaca* (C) et *Z. mauritiana* (D).

Chez ces espèces, différentes stratégies sont notées sur le plan qualitatif (topologie, diversité des types racinaires) et sur le plan quantitatif (géométrie, densité des types racinaires, distribution de longueur, de volume d'extension latérale des racines). L'efficacité de l'acquisition des ressources profondes dépend au plan qualitatif, de la forme, de la structure et de l'architecture du système racinaire (Fujimaki et al., 2007). L'évolution de celle des espèces xérophiles dépend des conditions du milieu (Logbo et al., 2006). Pour comprendre l'établissement du peuplement ligneux au Ferlo (Nord-Sénégal), un suivi de la topologie du système racinaire d'espèces sahéliennes est réalisé chez les jeunes plants en station (*A. tortilis*, *B. aegyptiaca* et *Z. mauritiana*) et en condition naturelle (*A. tortilis*, *B. aegyptiaca*). Les résultats obtenus prennent en compte la diversité morphologique, morphogénétique et des étapes de la croissance et du développement des systèmes racinaires. Les résultats montrent au niveau du système racinaire pendant la germination que la radicule orthotrope ou mixte commande dès l'initiation aux différenciations plagiotropes de ses premières formations latérales. Celles-ci se transforment aux cours de la croissance en installant étape par étape vers la périphérie des formations latérales séquentielles de plus en plus développées dont la différenciation ordonnée et progressive révèle l'unité architecturale spécifique. De nombreuses variabilités des systèmes racinaires sont observées en fonction du sol. Les résultats révèlent l'existence d'un polymorphisme racinaire chez les espèces. Il résulte de la présence au sein du système racinaire de méristèmes présentant des niveaux de différenciation différents. Ces différences dans la direction de croissance des axes conditionnent la morphologie générale de l'appareil souterrain. Les systèmes racinaires de ces espèces comportent deux parties, le

pivot et les racines latérales correspondant aux deux niveaux de différenciation racinaire extrême : l'état macrorhize et l'état brachyrhize. Ils ne permettent pas à priori de caractériser de façon spécifique les axes, mais permettent d'appréhender les différents rôles : absorption, édification, ancrage. Le pivot constitue l'état macrorhize du système racinaire. C'est l'organe le plus volumineux. Cet axe bien individualisé constitue un organe dynamique. Sa localisation, sa direction verticale, son état orthotrope et sa pérennité favorisent son rôle d'ancrage et de colonisation des horizons profonds du sol. A l'opposé, les racines latérales caractérisent l'état brachyrhize. Leur émission superficielle et leur plagiogéotropisme important, favorisent la colonisation des horizons humifères où est contenu l'essentiel des rations nutritives utilisables par le végétal. Elles définissent leur spécialisation par rapport au pivot (Pages, 2002). Elles se retrouvent dans les divers horizons du sol. Cette double stratégie d'occupation du milieu permet d'explorer à la fois les horizons superficiels et profonds du sol. Ces observations notées chez les espèces concordent avec les résultats décrits en milieu naturel chez les sujets adultes de *B. aegyptiaca* (Noubissie Tchiagam et al., 2011) et d'*A. tortilis* (Sane et al., 2001). En condition naturelle, l'architecture racinaire de ces espèces est par endroit modifiée en surface ou en profondeur au niveau du pivot par la présence de courbures. Ces changements de direction surviennent grâce à la rencontre du méristème racinaire du pivot dans le sol d'obstacles modifiant ainsi son cheminement. Ce résultat en condition naturelle pourrait s'expliquer par les propriétés physiques des sols (Moore, 2000 ; Laamouri et al., 2008) ou l'existence de concrétions denses dans le sol empêchant ainsi la progression du pivot dans le sens vertical (Peltola et al., 2000). La croissance du système racinaire en relation

avec les conditions pédologiques a permis de mettre en évidence des modifications de l'architecture du système racinaire dans les sols de structures différentes (Szota et al., 2007). Il existe donc dans les systèmes racinaires de différence dans la capacité d'absorption de l'eau et des nutriments des racines. Ces différences dépendent de l'ordre de la ramification (Wells et Eissenstat, 2003), de son âge (Volder et al., 2005) et de sa localisation dans le profil du sol (Robinson et al., 2001 ; Hodge, 2004). En station, par la variation de la répartition spatiale de l'humidité du sol, il existe dans les différentes composantes du système racinaire une variabilité du comportement des racines (Danjon et Reubens, 2008). Ainsi, les racines latérales d'ordre 2 et d'ordre 3 qu'elles portent, forment des axes horizontaux ou verticaux suite aux divisions successives du méristème racinaire initial prenant ainsi l'aspect de pivots surnuméraires. Ils résultent de l'expression du potentiel morphogénétique acquise précocement par la racine et est modulée par le contexte environnemental subi par celle-ci au cours de son développement et ils assurent une meilleure alimentation en eau à la plante (Bationo et al., 2001). Ils proviennent en partie de l'effet inhibiteur exercé par le méristème apical de la racine en croissance sur le développement de ses axes latéraux (Vercambre et al., 2003). Ces structures observées en station chez les espèces, corroborent les résultats de Dupuy et al. (2005) et de Genet et al. (2005) sur la transformation des racines latérales en pseudo-pivots orthogéotropes à croissance rapide après un simple ralentissement de la croissance du pivot originel et de celle sur les racines latérales prégerminatives (Pages, 2002). De ces stratégies, *B. aegyptiaca* développe en plus des anastomoses. La présence de telles structures morphologiques, constitue une stratégie favorable à l'augmentation de la surface d'échange entre

le continuum sol-racine et la remontée rapide des éléments nutritifs (eau et éléments minéraux) au niveau des parties aériennes. Ces systèmes anastomosés corroborent les masses compactes observées par Barthélémy et Caraglio (2007), entraînant des conséquences importantes sur la prise de l'eau et des éléments minéraux. L'association des racines en réseaux ou anastomoses et la présence des 7 types de racines prouvent que *B. aegyptiaca* en dehors de la double stratégie d'exploration du sol et l'émission de pivots surnuméraires développe une stratégie supplémentaire différente de celle d'*A. tortilis* et *Z. mauritiana* pour l'acquisition des ressources nutritives. Ces résultats s'éloignent de ceux de certains auteurs qui distinguent cinq types racinaires sur des jeunes plants de *Quercus petraea* (Collet et al., 2006) et se rapprochent de ceux d'autres auteurs qui observent six types racinaires chez le *Prunus persica* (Vercambre et al., 2003). Le polymorphisme des axes racinaires repose sur la diversité de la longueur, de la forme, de la couleur et de la densité des racines. Ces paramètres morphologiques traduisent le fonctionnement des méristèmes racinaires et donnent une image de la pérennité des racines. La deuxième stratégie concerne la diversité structurale des types racinaires. Elle est décrite par les modalités d'installation des racines que par les spécialisations morphologiques et fonctionnelles de celles-ci (Noguchi et al., 2007). L'installation s'effectue suite à l'enchaînement dans la production et le développement des axes racinaires conditionnant ainsi la forme et la structure du système racinaire. Ces processus d'occupation spatiale du sol se complexifient lorsqu'on passe d'un milieu à déficit hydrique élevé vers un milieu plus humide. Les différents types de racines se mettent en place au sein du système racinaire au cours du développement selon une dynamique précise et conditionnée par une séquence de

différenciation bien déterminée. Les structures hiérarchiques du système racinaire sont réalisées au moyen 3 types de racines en milieu naturel chez *A. tortilis* et de *B. aegyptiaca*. A l'inverse, en condition semi-contrôlée, 5 types chez *A. tortilis* et *Z. mauritiana* contre 7 types chez *B. aegyptiaca*. Il existe donc une diversité dans les types racinaires. Elle est plus importante chez les plants en milieu irrigué qu'en milieu non irrigué. Cette diversité des types racinaires, corrobore les différents genres de racines décrits chez les plantes pérennes (Collet et al., 2006 ; Noguchi et al., 2007) dont l'importance relative dépend de la nature et des propriétés édaphiques du site (Jackson et al., 2000). En milieu naturel, L'essentiel du système racinaire des deux espèces repose sur les racines de type 2. Les racines de type 3 en faible proportion assurent uniquement l'absorption de l'eau et des éléments minéraux. Les racines de type 2 assurent l'ancrage et l'absorption des nutriments dans les horizons de surface. Ceux des zones profondes étant assurés par le pivot. En condition semi-contrôlée, les mêmes observations sont notées chez *A. tortilis* et *Z. mauritiana*. Les racines de types 2 et 3 constituent les racines les plus importantes. Celles de type 3 renferment les taux les plus élevés. Chez *B. aegyptiaca* les types 2, 3 et 4 constituent les racines les plus importantes. Les types 1 et 2 assurent l'ancrage du système racinaire en profondeur et en surface. L'absorption de l'eau et des éléments minéraux est assurée en grande partie par les racines de type 3 et en faible proportion par les types 4 et 5 au niveau d'*A. tortilis* et de *Z. mauritiana*. A ces types s'ajoutent les types 6 et 7 chez *B. aegyptiaca*. Ces résultats confirment ceux observés en milieu naturel pour le type 2. La comparaison entre les deux traitements montre une densité racinaire plus importante chez les plants en condition semi-contrôlée. En milieu naturel, l'absorption des

nutriments et l'ancrage du système racinaire sont réalisés en grande partie par les racines de type 1 et 2 chez *A. tortilis* et *B. aegyptiaca*. Ces résultats corroborent ceux de certains auteurs qui montrent que les racines sont regroupées par ordre topologique et qu'il est possible de rassembler les racines d'un même ordre topologique ou des ordres topologiques différents au sein d'un type unique (Collet et al., 2006). Les paramètres géométriques permettent de noter que le déficit hydrique qui affecte la survie des plants empêche les racines d'atteindre les zones les plus profondes du sol. La capacité de la racine principale à s'enfoncer est bénéfique aux plantes pour assurer la croissance lorsque le sol s'assèche dans les zones superficielles. Ainsi, en condition naturelle, le système racinaire de *B. aegyptiaca* est plus profond que celui d'*A. tortilis*. Il recherche l'eau et les éléments minéraux en développant un système racinaire profond. A l'inverse, *A. tortilis* développe le plus long système racinaire. C'est une espèce qui recherche l'eau plus loin. Ces observations confirment les résultats de quelques études sur les réponses de la dynamique des racines en fonction des facteurs exogènes tels que l'air et la température du sol (Baddeley et Watson, 2005), la teneur en eau du sol (Majidi, 2001), ou la disponibilité en nutriment du sol (Watson et al., 2000 ; Steingrobe et al., 2001). En station, la recherche de nutriments s'effectue grâce à une augmentation simultanée de la longueur totale des racines et de la profondeur d'enracinement. Ces observations confirment celles de Chiatante et al. (2001) qui montrent que les espèces adaptées aux zones de sécheresse estivale atteignent plus rapidement les horizons profonds du sol et cela constitue une adaptation au manque d'humidité dans les horizons supérieurs (Hopmans et al., 2002), diminuant ainsi la compétition avec les plantes à système racinaire superficiel (Logbo

et al., 2011). La comparaison montre que la profondeur des espèces en condition semi-contrôlée est plus importante que celle en milieu naturel. Cette croissance des racines dès les premières semaines est fondamentale pour l'avenir de la plante entière car, les espèces qui disposent d'un enracinement profond présentent une meilleure aptitude à la production (Hopmans et al., 2002). La cause d'un déficit de nutrition en eau ou en certains éléments minéraux s'explique par un enracinement insuffisant (Danjon et Reubens, 2008). *B. aegyptiaca* a un système racinaire plus profond que *A. tortilis* et *Z. mauritiana*, donc plus tolérante à la sécheresse. Ces résultats corroborent les observations de Logbo (2008) qui montrent que l'espèce la plus tolérante à la sécheresse possède un enracinement profond. Lorsque l'approvisionnement en eau est difficile, la plante augmente son efficacité hydrique ou bien ralentit sa transpiration (Roupsard et al., 1999). Vogeler et al. (2001) montrent que la plus grande extraction de l'eau pendant les périodes sèches permet une meilleure assimilation du carbone, d'où une plus grande compétitivité. La performance des espèces dépend grandement de la capacité des plantes à extraire l'eau du sol (Hopmans et al., 2002). La distribution de longueur et du volume des types racinaires montre que le système racinaire est constitué de segments qui sont reliés entre eux de manière spécifique. En milieu naturel, le stress hydrique est important. Les racines de type 2 des plants de ces milieux sont plus longues. Ces racines assurent l'absorption des nutriments (eau et éléments minéraux) plus loin. Les racines de type 3 sont courtes. Ces racines explorent les zones proches du pivot dans les horizons de surface. Le type 1 (pivot) assure celle des zones profondes. En station, les types 2 et 3 chez *A. tortilis* et *Z. mauritiana* et 2, 3 et 4 chez *B. aegyptiaca* interviennent dans l'absorption de l'eau et des éléments minéraux

plus loin du pivot. Les types 4 et 5 d'*A. tortilis* et de *Z. mauritiana* auxquels s'ajoutent les types 6 et 7 de *B. aegyptiaca* de longueur courte assurent l'absorption des nutriments dans les zones proches du pivot. Contrairement aux longueurs des racines, les types 1, 2 et 3 possèdent les volumes racinaires les plus importants. Ces types constituent des réservoirs dans lesquels sont déversés l'eau et les éléments minéraux collectés par les racines de faible volume.

Conclusion

Grâce à ce travail, il est possible aujourd'hui de faire des représentations 3D des systèmes racinaires de jeunes espèces sahéniennes en station et en milieu naturel pour répondre à plusieurs préoccupations des disciplines connexes à savoir : Agronomie, Ecologie végétale, Ecophysiologie végétale, Foresterie qui sont souvent sans solutions car nécessitant des études sur les systèmes racinaires.

REMERCIEMENTS

Ce travail est réalisé suite à une collaboration scientifique entre l'UMR 547 PIAF de l'INRA Clermont-Ferrand – France et le Département de Biologie végétale de l'Université Cheikh Anta Diop (Dakar-Sénégal). Cette collaboration est rendue possible grâce à l'appui financier de l'Agence Universitaire de la Francophonie (AUF). Nous remercions également le Laboratoire d'Ecologie Microbienne des Sols et Agrosystèmes Tropicaux (LEMSAT) de l'IRD au Sénégal pour son appui scientifique et technique.

REFERENCES

- Akpo LE, Grouzis M. 2000. Valeur pastorale des herbages en région soudanienne, le cas des parcours sahéniens du Nord-Sénégal. *Tropicultura*, **18**(1): 1- 8.

- Akpo LE, Masse D, Grouzis M. 2002. Durée de jachère et valeur pastorale de la végétation herbacée en zone soudanienne au Sénégal. *Revue Ele. Méd. Vét. Pays Trop.*, **55**(4): 275-283.
- Akpo LE, Banoin M, Grouzis M. 2003. Effet de l'arbre sur la production et la qualité fourragère de la végétation herbacée : bilan pastoral en milieu sahélien. *Rev. Elev. Méd. Vét. Pays Tropicaux*, **154**(10): 619-628.
- d'Annunzio R. 2008. Etude de la dynamique de la matière organique du sol sous plantation clonale d'Eucalyptus au Congo. Thèse de doctorat de l'ENGREF/AgroParisTech, 201p.
- Baddeley JA, Watson CA. 2005. Influences of root diameter, tree age, soil depth and season on fine root survivorship in *Prunus avium*. *Plant Soil*, **276**: 15-22.
- Bationo BA, Ouédraogo SJ, Alexandre DY, Guinko S. 2001. Statut hydrique de quatre espèces ligneuses soudanaises dans la forêt de Nazinon, Burkina Faso. *Sécheresse*, **12**(2): 87-94.
- Belgrand M, Dreyer E, Joannes H, Velter C, Scullier I. 1987. A semi automated data processing system for root growth analysis : Application to growing oak seedling. *Tree physiology*, **3**: 393-404.
- Cissé I. 2000. Utilisation des pesticides dans le système de production horticole dans la zone des Niayes : les produits et leur impact sur la nappe phréatique. Thèse de doctorat de 3^{ème} cycle, UCAD, 187 p.
- Chiatante D, Scippa GS, Di Iorio A, Sarnataro M. 2001. The stability of trees growing on slope depends upon a particular conformational structure imposed by mechanical stress in their root system. Proceedings of the International Conference: Forest Research: a challenge for an integrated european approach, Thessaloniki, Greece, 477-482.
- Cornet A. 1992. Relation entre la structure spatiale des peuplements végétaux et le bilan hydrique des sols de quelques phytocénoses en zone aride. In *L'Aridité une Contrainte au Développement*. ORSTOM Editions: Paris; 245-263.
- Danjon F, Reubens B. 2008. Assessing and analyzing 3D architecture of woody root systems, a review of methods and applications in tree and soil stability, resource acquisition and allocation. *Plant Soil*, **303**: 1-34.
- Diouf M, Akpo LE, Rocheteau A, Do F, Goudiaby V, Diagne AL. 2002. Dynamique du peuplement ligneux d'une végétation sahélienne au Nord-Sénégal (Afrique de l'Ouest). *Journal des Sciences*, **2**(1): 1-9.
- Diouf M. 2003. Caractéristiques fondamentales de la feuillaison d'une espèce ligneuse sahélienne *Accacia tortilis* (FORKS) HYANE. Variation selon les microsites topographiques au Ferlo (Nord-Sénégal). Thèse de doctorat de 3^e cycle, UCAD, FST Dakar, 104p.
- Ducousso M, Colonna JP, Badji S, Thoen D. 1991. Influence de l'azote et du phosphore sur l'établissement de la symbiose quadripartite. *Acacia holosericea-Bradyrhizobium sp-Glomus mosseae-Pisolithus sp*. *Ouvrage sur la Physiologie des Arbres et Arbustes en Zones Arides et Semi-arides*, Libbey J, (ed). Groupe d'Etude de l'Arbre et Observatoire du Sahara et du Sahel ; 215-228.
- Dupuy L, Drénou C, Fourcaud T. 2003. Sols, racines et ancrage des arbres forestiers. *Forêt Entreprise*, **153**: 39-43.
- Fujimaki R, Tateno R, Tokuchi N. 2007. Root development across a chronosequence in a Japanese cedar (*Cryptomeria japonica* D. Don) plantation. *J. For. Res.*, **12**: 96-102.

- Hodge A. 2004. The plastic plant: root responses to heterogeneous supplies of nutrients. *New Phytol*, **162**: 9–24.
- Hopmans JW, Bristow KL. 2002. Current capabilities and future needs of root water and nutrient uptake modeling. *Adv. Agro.*, **85**: 103–183.
- Laclau JP, Ranger J, Deleporte P, Nouvellon Y, Saint-André L, Marlet S, Bouillet JP. 2005. Nutrient cycling in a clonal stand of eucalyptus and an adjacent savanna ecosystem in Congo 3. Input output budgets and consequences for the sustainability of the plantations. *Forest Ecology and Management*, **210**: 375-391.
- Lamachère JM. 1991. Aptitude au ruissellement et à l'infiltration d'un sol sableux fin après sarclage. Soil water balance in the sub-sahelian zone. Proceedings of Niamey Workshop. *IAHS Publ.*, **199**: 109-119.
- Laamouri A, Ammari Y, Albouchia A, Sghaier T, Mguis K, et Akrimi N. 2008. Etude comparative de la croissance et du développement du système racinaire de trois espèces de jujubier en Tunisie. *Geo-Eco-Trop.*, **32**: 37– 46.
- Logbo J, Diouf M, Do F, Akpo LE. 2006. Architecture racinaire de jeunes plants d'espèces ligneuses sahéliennes au Ferlo (Nord-Sénégal) : *Acacia tortilis* Forsk et *Balanites aegyptiaca* (L) Del. *Journal des Sciences*, **6**(2): 85-99.
- Logbo J. 2008. Morphologie et Architecture racinaires dans les stratégies de survie de trois espèces ligneuses sahéliennes des jeunes plants d'*Acacia tortilis* (Forsk), de *Balanites aegyptiaca* (L) Del., et de *Zizyphus mauritiana* Lam en conditions de stress hydrique. Thèse de Doctorat en Biologie Végétale, UCAD de Dakar, 159p.
- Logbo J, Bada F, Gnancadja LS, Améglio T, Akpo LE. 2011. Estimation de la biomasse racinaire en fonction de la teneur en eau du sol chez les espèces sahéliennes: Cas d'*Acacia tortilis* (Forsk.) Hayne ssp. *raddiana* (Savi) Brenand et de *Balanites aegyptiaca* (L) Del, en station et en milieu naturel. *Int. J. Biol. Chem. Sci.*, **5**(1): 94-110.
- Madeira MV, Fabião A, Pereira JS, Araujo MC, Ribeiro C. 2002. Changes in carbon stocks in *Eucalyptus globulus* Labill, plantation induced by different water and nutrient availability. *Forest Ecology and Management*, **171**: 75-85.
- Madji H, Pregitzer K, Moren AS, Nylund JE, Agren GI. 2005. Measuring fine root turnover in forest ecosystems. *Plant and Soil*, **276**: 1-8.
- Mmolawa K, Or D. 2000. Root zone solute dynamics under drip irrigation: a review. *Plant Soil*, **222**: 163–190.
- Moore JR. 2000. Differences in maximum resistive bending moments of *Pinus radiata* trees grown on a range of soil types. *For. Ecol. Manage*, **135**: 63–71.
- Noubissie TJB, Ndzié JP, Bellefontaine R, Mapongmetsem PM. 2011. Multiplication végétative de *Balanites aegyptiaca* (L.) Del., *Diospyros mespiliformis* Hochst. ex. A. Rich. et *Sclerocarya birrea* (A. Rich.) Hochst au nord du Cameroun. *Fruits*, **66**(5): 327-341.
- Pagès L. 2002. Modelling root system architecture. In *Plant roots: the hidden half*, Waisel Y, EshelA, Kafkafi U (eds). Marcel Dekker Pub; 359–382.
- Peltola H, Kellomaki S, Hassinen A, Granander M. 2000. Mechanical stability of Scots pine, Norway spruce and birch: an analysis of tree-pulling experiments in Finland. *For. Ecol. Manage*, **135**: 143–153.
- Robinson D. 2001. Root proliferation, nitrate inflow and their carbon costs during nitrogen capture by competing plants in patchy soil. *Plant and Soil*, **232**: 41–50.

- Sané D, Borgel A, Chevallier MH, Gassama-Dia YK. 2001. Induction *in vitro* de l'enracinement de microboutures d'Acacia tortilis subsp. raddiana par traitement transitoire à l'auxine. *Annals of Forest Science*, **58**(4): 431-437.
- Steingrobe B, Schmid H, Claassen N. 2001. Root production and root mortality of winter barley and its implication with regard to phosphate acquisition. *Plant Sol*, **237**: 239–248.
- Szota C, Veneklaas EJ, Koch JM, Lambers H. 2007. Root Architecture of Jarrah (*Eucalyptus marginata*) Trees in Relation to Post-Mining Deep Ripping in Western Australia. *Restoration Ecology*, **15**: 65-73.
- Tchiagam JB, Noubissié Ndzié JP, Bellefontaine R, Mapongmetsem PM. 2011. Multiplication végétative de *Balanites aegyptiaca* (L.) Del., *Diospyros mespiliformis* Hochst. ex. A. Rich. et *Sclerocarya birrea* (A. Rich.) Hochst. au nord du Cameroun. *Fruits*, **66**: 327-341.
- Vercambre G, Pagès L, Doussan C, Habib R. 2003. Architectural analysis and synthesis of the plum tree root system in an orchard using a quantitative modelling approach. *Plant Soil*, **251**: 1-11.
- Vogeler I, Green SR, Scotter DR, Clothier BE. 2001. Measuring and modelling the transport and root uptake of chemicals in the unsaturated zone. *Plant Soil*, **231**: 161–174.
- Volder A, Smart DR, Bloom AJ, Eissenstat DM. 2005. Rapid decline in nitrate uptake and respiration with age in fine lateral roots of grape: implications for root efficiency and competitive effectiveness. *New Phytol.*, **165**: 493–502.
- Watson CA, Ross JM, Bagnaresi U, Minotta GF, Roffi F, Atkinson D, Black KE, Hooker JE. 2000. Environment-induced modifications to root longevity in *Lolium perenne* and *Trifolium repens*. *Ann. Bot.*, **85**: 397–401.