

evement par Fiche technique n°26 u dans 

## L'eau dans le sol

L'eau contenue dans le sol peut se retrouver dans la porosité du sol sous différentes formes (figure 1) (Vauthier, 2011) :

 l'eau gravitaire (ou eau libre) qui s'écoule verticalement à travers les pores moyens et grossiers dont le diamètre est supérieur ou égal à 10 µm. Elle contribue à l'alimentation des nappes phréatiques et des aquifères par drainage en profondeur.



*Figure 1 :* description des états de l'eau dans le sol (Hutin, 2022).

En fonction du diamètre poral, on distingue deux types d'eau gravitaire :

- l'eau de gravité rapide qui circule dans les pores grossiers de diamètre supérieur à 50 µm c'est à dire dans la porosité structurale.
- l'eau de gravité lente qui circule dans les pores moyens c'est à dire de diamètre compris entre 10 et 50  $\mu m.$
- l'eau retenue par le sol (ou eau de rétention) qui correspond à l'eau fixée dans la porosité. Elle se trouve dans les pores fins et très fins de diamètre équivalent ou inférieur à 10 μm.

On distingue deux types d'eau de rétention :

- l'eau capillaire qui occupe les pores fins de diamètre compris entre 0,2 et 10 µm et forme des ménisques entre les particules de sol. Cette forme d'eau peut être absorbée par les racines des plantes.
- l'eau liée (ou eau d'adsorption) se trouve à la surface des particules du sol sous la forme d'une fine pellicule mais également dans les pores de très petit diamètre inférieur à 0,2 µm. Cette eau très fortement liée aux particules du sol n'est pas mobilisable et n'est donc pas absorbable par les racines des plantes.
- **l'eau de constitution** qui rentre dans la structure cristalline des particules minérales du sol.

Le sol retient l'eau grâce aux forces capillaires générées par la tension superficielle entre l'eau et les pores, ces forces étant influencées par la porosité du sol. L'eau se perd ensuite soit par évaporation directe à partir du sol, soit par absorption par les racines, qui la restituent à l'atmosphère via la transpiration des plantes.

À mesure que le sol s'assèche, les forces capillaires augmentent, rendant l'extraction de l'eau par les racines et l'évaporation de plus en plus difficile, ce qui se traduit par une augmentation de la tension de succion du sol.

### Forces agissant sur l'eau du sol

Différentes forces influencent l'eau dans le sol et son état énergétique. Ces forces sont généralement exprimées en termes de potentiels où les potentiels négatifs traduisent une tendance à retenir l'eau dans le sol, tandis que par convention les potentiels positifs indiquent des forces favorisant l'expulsion de l'eau hors du sol.

Introduite par Bukingham (1907), la notion de potentiel de l'eau du sol (ou potentiel hydrique  $\Psi$ ) caractérise l'énergie retenant l'eau dans le sol pour n'importe quelle teneur en eau. Le potentiel hydrique  $\Psi$  représente donc la force d'attraction entre l'eau et le sol.

Le potentiel hydrique est égal mais de signe opposé à l'énergie qu'il faut appliquer pour libérer 1 gramme d'eau. La valeur de ce potentiel est toujours inférieure à 0. Plus cette valeur est basse, plus les liaisons eau/sol sont fortes. Quand un sol se dessèche,  $\Psi$  va baisser. La succion représente la force d'attraction exercée du sol sur l'eau (cette succion est considérée comme une pression, ainsi que le potentiel hydrique).

L'état énergétique de l'eau dans le sol est donc défini par le potentiel hydrique  $\Psi$ , qui est lui-même la résultante de trois niveaux d'énergie d'origine différente :



- le potentiel gravitaire (Ψg) qui participe à l'infiltration des eaux de pluie par gravité
- le potentiel matriciel (Ψm) qui définit la force de rétention de l'eau par le sol ou force de succion du sol
- le potentiel osmotique (Yo) qui n'intervient que dans les sols salins

Dans la grande majorité des sols le potentiel osmotique sera négligé car ces forces n'interviennent que dans les sols salins.

L'état énergétique de l'eau du sol (ou potentiel hydrique  $\Psi),$  peut alors se résumer à la somme du potentiel gravitaire  $\Psi g$  et matriciel  $\Psi m$  :

#### $\Psi = \Psi g + \Psi m$

Les forces gravitationnelles et matricielles agissent de manière opposée : la gravité favorise l'expulsion de l'eau du sol ( $\Psi$ g > 0), tandis que les forces matricielles tendent à la retenir ( $\Psi$ m < 0). Le comportement de l'eau dans le sol, qu'elle soit retenue ou expulsée, dépendra donc de l'équilibre entre ces deux forces.

La prédominance de l'une ou l'autre de ces forces dépend du degré de saturation en eau du sol.

Dans un sol saturé, les forces gravitationnelles dominent, ce qui rend le potentiel hydrique positif et provoque l'expulsion de l'eau par gravité.

En revanche, dans un sol ressuyé les forces matricielles prennent le dessus ( $\Psi$ m >  $\Psi$ g), générant un potentiel hydrique négatif. Dans ce cas, la gravité devient négligeable ( $\Psi \approx \Psi$ m) et la force de succion exercée par le sol sur l'eau est déterminée par la valeur absolue du potentiel matriciel  $\Psi$ m.

Cette force se mesure en bars (bar), kilopascals (kPa), hectopascals (hPa) ou sous forme du logarithme de cette pression en hectopascals, notée pF avec **pF = log10 |\Psi|**.

En pratique, les forces de succion jouent un rôle important. Comme le potentiel matriciel est associé aux forces de surface, la force de succion augmente proportionnellement à la surface de contact entre l'eau et les particules solides. Ainsi, plus un sol possède une granulométrie fine (argiles par exemple), plus la surface spécifique de sa matrice est importante et plus l'eau sera liée fortement. L'eau est donc retenue plus fermement dans les pores de petite taille où les forces de surface sont prédominantes.

## Prélèvement et transport de l'eau par les plantes

La majeure partie de l'eau absorbée par une plante est utilisée pour acheminer les nutriments dissous depuis le sol jusqu'à ses organes aériens. Par la suite cette eau est relâchée dans l'atmosphère par le processus de transpiration, contribuant également à la régulation thermique de la plante et de l'atmosphère.

Un manque d'eau peut entraîner un stress hydrique qui se manifeste par des altérations physiologiques rompant l'équilibre de la plante (Shao et al., 2008).

Ce stress peut provoquer divers changements physiologiques, biochimiques ou moléculaires comme la modification de l'activité biologique, la réduction de la photosynthèse ou la variation de la production de métabolites, dont certains sont régulés par des phytohormones (Reddy et al., 2004).

Le prélèvement d'eau par les racines



**Figure 2 :** distribution du mucilage et de l'eau dans la rhizosphère au cours d'un cycle de dessèchement et d'humidification (Carminati, 2013).

- (A) Le mucilage est sécrété au niveau des extrémités des racines et diffuse à travers la matrice du sol.
- (B) À mesure que les racines absorbent l'eau et que le sol s'assèche, le mucilage se déshydrate et se contracte autour de la racine et des particules de sol proches de la racine (la rhizosphère). En s'asséchant et en vieillissant, le mucilage devient hydrophobe et rigide.
- (C) Après irrigation, le mucilage ancien se réhumidifie lentement et la rhizosphère reste temporairement sèche, ce qui peut limiter l'absorption locale d'eau. Le mucilage fraîchement sécrété qui recouvre l'extrémité de la racine se réhumidifie rapidement. L'absorption d'eau augmente au niveau des segments apicaux des racines.



L'absorption de l'eau et des nutriments par la plante est assurée par la zone pilifère des racines qui est recouverte de poils absorbants ayant un rapport surface/volume particulièrement élevé : cette grande surface permet d'optimiser les échanges avec le sol et facilite ainsi l'absorption des éléments nutritifs.

Autour des racines, la plante produit un mucilage (figure 2) qui maintient un potentiel hydrique plus faible dans la rhizosphère par rapport au sol permettant de stocker une certaine quantité d'eau (Carminati, 2013).

Lorsque ce mucus sèche, il devient hydrophobe, empêchant ainsi les pertes d'eau par les racines en période de sécheresse (Carminati, 2013).

L'efficacité de l'absorption de l'eau par les racines dépend de trois facteurs : son architecture, le contact sol/racine et la densité des racines.

Le transport radial de l'eau et des sels minéraux dans les racines, depuis les poils absorbants jusqu'au xylème (figure 3) s'effectue à la fois par voie symplasmique (via le cytoplasme, en passant de cellule en cellule par les plasmodesmes) et apoplasmique (à travers les parois cellulaires).

Le transport apoplasmique ne peut jamais être entièrement exclusif en raison des bandes de Caspary, situées au niveau de l'endoderme, qui sont imperméables (subérifiées) et forcent le passage à travers au moins une cellule à ce stade.



Figure 3 : voie apoplastique et voie symplastique (Campbell et Reece, 2005).

#### Transports d'eau dans la plante

Chez les plantes vasculaires, le maintien d'un flux hydrique perme de transporter les nutriments et les composés assimilés vers les différents organes, d'assurer lc structure de la plante et de réguler sa température. La transpiration de l'eau absorbée depuis le sol es<sup>.</sup> principalement effectuée par les feuilles et contrôlée par les stomates (Griffiths et Parry, 2002).

Les stomates sont des orifices que les plantes peuvent fermer pour (les cellules sont bien turgescentes) ajuster leurs échanges avec fait en réduisant la turgescence des



l'atmosphère. Cette régulation se Figure 4 : mécanismes d'ouverture et de fermeture des stomates (Unifa).



Pour extraire l'eau du sol, les plantes exercent une succion équivalente au potentiel hydrique, provoquée par un gradient de potentiels entre les feuilles et le sol

La plante joue sur les différentes composantes du potentiel hydrique, les forces capillaires, le potentiel osmotique ainsi que le potentiel hydrique très faible de la phase gazeuse afin de maintenir un gradient de potentiel hydrique nécessaire pour assurer le flux d'eau des racines vers les feuilles (figure 5) (Burel, 2018).

alle.		Water potential and its components (in MPa)				
24	Location	Water potential $(\Psi_w)$	Pressure (Ψ <sub>p</sub> )	Osmotic potential (Ψ <sub>s</sub> )	Gravity (Ψ <sub>g</sub> )	Water potential in gas phase $\left(\frac{RT}{V_W} \ln [RH]\right)$
State -	Outside air (relative humidity = 50%)	-95.2				-95.2
and the state	Leaf internal air space	-0.8				-0.8
	- Cell wall of mesophyll (at 10 m)	-0.8	-0.7	-0.2	0.1	
The way	Vacuole of mesophyll (at 10 m)	-0.8	0.2	-1.1	0.1	
and the second s	Leaf xylem (at 10 m)	-0.8	-0.8	-0.1	0.1	
	Root xylem (near surface)	-0.6	-0.5	-0.1	0.0	
Talan	<ul> <li>Root cell vacuole (near surface)</li> </ul>	-0.6	0.5	-1.1	0.0	
	- Soil adjacent to root	-0.5	-0.4	-0.1	0.0	
Mill	- Soil 10 mm from root	-0.3	-0.2	-0.1	0.0	

**Figure 5 :** le potentiel hydrique au sein de la plante (issue de Taiz et al., 2015 d'après Nobel, 2009).  $\Psi w=$ potentiel hydrique ;  $\Psi p=$ tension capillaire et turgescence ;  $\Psi s=$ potentiel osmotique ;  $\Psi g=$ potentiel gravitaire.

Le flux d'eau est maintenu par la transpiration due à l'évaporation au niveau des feuilles durant la journée et par la poussée des racines la nuit. Le potentiel osmotiquel est particulièrement élevé dans les cellules racinaires, et dans une moindre mesure dans les cellules des feuilles, afin de maintenir un gradient de potentiel hydrique et ainsi assurer un flux d'eau continu dans la plante (Nobel, 2009). Lorsque l'eau devient rare, la plante doit puiser l'eau de manière active en utilisant divers mécanismes, tels qu'une augmentation de la production d'exsudats racinaires pour favoriser l'accumulation d'eau dans la rhizosphère2 ou encore la dégradation de molécules pour abaisser son potentiel osmotique interne (dans les cellules), ce qui permet de maintenir le flux d'eau (Zholkevich, 1981 ; Schwenke et Wagner, 1992 ; Bramley et al., 2007). Cependant, cette absorption active de l'eau, nécessitant de l'énergie, se fait au détriment de la croissance de la plante.

#### L'impact du stress hydrique sur la photosynthèse

Le stress hydrique peut affecter la photosynthèse de différentes manières (figure 6) (Burel, 2018) :

- (1) par la limitation de la synthèse d'adénosine triphosphate (ATP)
- (2) par les effets de l'ABA
- (3) par une diminution de l'activité enzymatique liée à la baisse du potentiel hydrique

Dans le premier cas (1), la production d'ATP est réduite en raison du manque d'eau disponible, ce qui rend les électrons issus de la photolyse de



**Figure 6 :** la photosynthèse sous stress hydrique (Farooq et al., 2009).

U

 $\bigcirc$ 



l'eau moins disponibles pour la production d'ATP durant la photosynthèse (Burel, 2018).

Dans le second cas (2), le stress hydrique entraîne la production d'acide abscissique (ABA) qui va provoquer la fermeture des stomates réduisant ainsi la quantité de dioxyde de carbone disponible pour la synthèse des molécules organiques par carboxylation (Burel, 2018).

La diminution du  $CO_2$  conduit également à une augmentation des espèces réactives de l'oxygène (ROS), ce qui limite l'activité biologique en causant la dégradation des membranes et des molécules impliquées dans le cycle photosynthétique (Burel, 2018) : ce déséquilibre entre la production de ROS et celle des antioxydants force la plante à accroître sa production d'antioxydants pour atténuer les effets des ROS (Reddy et al., 2004).

Dans le troisième cas (3), le stress hydrique entraîne une diminution de l'activité des enzymes liées à la photosynthèse, en particulier la Rubisco (Meyer et Genty, 1999).

# Méthodes de détermination de la teneur en eau du sol

La teneur en eau d'un sol peut être mesurée directement sur place ou en prélevant un échantillon sur le terrain.

On distingue deux types de méthodes : les méthodes directes (destructives) et les méthodes indirectes (non destructives).

Les méthodes directes offrent une mesure très précise de la teneur en eau en surface (sur les premiers centimètres), tandis que les méthodes indirectes permettent d'obtenir des mesures précises de la teneur en eau volumique, couvrant plusieurs centimètres sous la surface (Bablet, 2018).

#### Méthodes directes (Bablet, 2018) :

- Méthode gravimétrique d'assèchement à l'air libre : l'échantillon est prélevé, pesé, puis laissé sécher à l'air libre jusqu'à ce que sa masse devienne stable. Le principal inconvénient de cette méthode est qu'il reste toujours une certaine quantité d'eau entre les grains, et cette rétention d'eau varie en fonction de l'humidité de l'air.
- Méthode gravimétrique d'assèchement à l'aide d'une étuve : l'échantillon est prélevé, pesé, puis séché dans une étuve à environ 100°C jusqu'à ce que sa masse devienne stable (Black et al., 1965 ; Brakensiek et al., 1979). Cette méthode, considérée comme une référence, est utilisée pour calibrer et évaluer d'autres techniques.
- Méthode gravimétrique à l'aide d'un four à micro-ondes : cette méthode est identique à la précédente mais plus rapide (Bach, 1995).
- Méthode thermogravimétrique : l'échantillon est mélangé avec de l'alcool (méthanol, éthanol ou isopropanol), qui est ensuite brûlé pour évaporer l'eau. Ce processus est répété jusqu'à ce que la masse de l'échantillon se stabilise. Bien que cette méthode soit rapide, elle présente l'inconvénient de brûler la matière organique, modifiant ainsi la composition initiale du sol.

#### Méthodes indirectes :

 - Sondes à neutrons : leur première utilisation remonte aux années 1950 (Belcher et al., 1950 ; Gardner et Kirkham, 1952). Cette technique repose sur la thermalisation des neutrons, qui consiste à ralentir ces derniers à la suite de collision

I Le potentiel osmotique régit le mouvement de l'eau par osmose. Lorsque deux solutions de potentiels osmotiques différents sont séparées par une membrane semi-perméable, l'eau se déplace de la solution ayant un potentiel osmotique plus élevé (moins négatif, avec moins de solutés donc moins concentré) vers celle ayant un potentiel osmotique plus faible (plus négatif, avec plus de solutés donc plus concentré). Le potentiel osmotique joue un rôle crucial dans l'absorption d'eau par les racines et la régulation du flux hydrique à travers la plante. Les cellules racinaires ont un potentiel osmotique bas (plus négatif) que le sol en raison de la présence de solutés, ce qui attire l'eau du sol vers les racines sauf dans les sols salins.

2 Les exsudats racinaires, composés de substances comme des sucres, des acides organiques et des polysaccharides, augmentent la concentration en solutés dans la rhizosphère. Cela réduit le potentiel osmotique dans cette zone (le potentiel osmotique diminue, c'est-à-dire qu'il devient plus négatif), créant un gradient de potentiel hydrique entre le sol et la rhizosphère, ce qui attire l'eau vers les racines.



ອ <u>prélèvement par</u> Fiche technique n°26 1 SO eau dans le

inélastiques. La collision entre un neutron et un atome d'hydrogène est inélastique en raison de leur masse identique. Comme l'eau est la principale source d'hydrogène dans le sol, le nombre de neutrons thermalisés est directement proportionnel au volume d'eau présent. Il est toutefois nécessaire de calibrer la sonde sur le terrain, car d'autres éléments peuvent également influencer la thermalisation des neutrons.

- Sondes à rayons gamma : l'intensité des rayons gamma varie en fonction de la masse volumique du sol. En connaissant cette masse volumique, on peut associer une variation de l'intensité des radiations à un changement de la teneur en eau du sol. Toutefois, dans les sols stratifiés, des erreurs significatives peuvent survenir (Nofziger, 1978).
- Méthodes diélectriques : la constante diélectrique d'un milieu affecte fortement la propagation des ondes électromagnétiques à travers ce milieu. Lorsqu'une onde électromagnétique passe d'un milieu avec une constante diélectrique  $\varepsilon r1$  à un milieu avec une constante diélectrique  $\varepsilon r2$  ( $\varepsilon r2 > \varepsilon r1$ ), elle se ralentit et met plus de temps à traverser ce milieu. La permittivité relative (ou constante diélectrique) de l'eau pure à 20°C est de 80 sur une large gamme de fréquences, tandis qu'elle varie entre 5 et 7 pour les sols, et est égale à 1 pour l'air. Ainsi, la présence d'eau exerce une influence importante sur la vitesse de l'onde. Pour utiliser cette méthode, il est donc essentiel de connaître la porosité du sol et de réaliser des calibrations appropriées.
- Sondes capacitives : un signal électromagnétique est envoyé dans le sol entre deux ou trois guides d'ondes (tiges métalliques) enfouis. La constante diélectrique apparente du sol est déterminée en mesurant le temps que met le signal pour parcourir la distance entre les guides d'ondes, qu'ils soient disposés horizontalement, verticalement ou en biais. Cette constante varie en fonction de la teneur en eau (Topp et al., 1980). L'appareil utilisé pour cette mesure est une sonde TDR (Time Domain Reflectometry).
- Sondes réflectométriques : la teneur en eau du sol est mesurée à l'aide d'un condensateur et des propriétés diélectriques de l'eau. Dans cette méthode, la capacitance mesurée entre les deux électrodes installées dans le sol est directement liée à la teneur en eau, à condition que la majorité de l'eau soit sous forme libre.

La plupart de ces méthodes offrent une grande précision, allant d'une erreur presque nulle (précision des balances pour les mesures directes) à des erreurs d'environ 3 % (réflectométrie temporelle, Walker et al., 2004). Cependant, elles ne sont pas adaptées pour mesurer la teneur en eau des sols sur de grandes surfaces, car elles fournissent des mesures ponctuelles (Petropoulos et al., 2013).

## Références bibliographiques pour aller plus loin...

**Bablet, A. (2018).** *Modélisation de la réflectance spectrale d'un sol nu en fonction de sa teneur en eau dans le domaine réflectif solaire (400-2500 nm)* (Doctoral dissertation, Institut de Physique du Globe de Paris).

**Bach, H. (1995).** *Die Bestimmung hydrologischer und landwirtschaftlicher Oberflächenparameter aus hyperspektralen Fernerkundungsdaten.* Geobuch-Verlag.

**Belcher, D. J. (1950).** *The measurement of soil moisture and density by neutron and gamma-ray scattering* (No. 127). Civil Aeronautics Administration, Technical Development and Evaluation Center.

Black, C. A., Evans, D. D., & Dinauer, R. C. (1965). Methods of soil analysis. *American Society of Agronomy*. 9:653-708

Brakensiek, D. L. (1979). *Field manual for research in agricultural hydrology* (No. 224). Department of Agriculture, Science and Education Administration.

Bramley, H., Turner, D. W., Tyerman, S. D., & Turner, N. C. (2007). Water flow in the roots of crop species: the influence of root structure, aquaporin activity, and waterlogging. *Advances in agronomy*, *96*, 133-196.

Bukingham, E. A. (1907). Studies on the movement of soil moisture. US Dep. Agr. Bull, 38.



**Burel, E. (2018).** Modélisation des hétérogénéités de la réserve utile et du développement des cultures au sein d'un sous-bassin versant en Midi-Pyrénées (Doctoral dissertation, Université Paul Sabatier-Toulouse III).

Campbell, N. A., & Reece, J. B. (2005). Biology. Pearson Education India.

**Carminati, A. (2013).** Rhizosphere wettability decreases with root age: a problem or a strategy to increase water uptake of young roots?. *Frontiers in Plant Science*, *4*, 298.

Farooq, M., Wahid, A., Kobayashi, N. S. M. A., Fujita, D. B. S. M. A., & Basra, S. M. (2009). Plant drought stress: effects, mechanisms and management. *Sustainable agriculture*, 153-188.

Gardner, W., & Kirkham, D. (1952). Determination of soil moisture by neutron scattering. *Soil Science*, 73(5), 391-402.

Griffiths, H., & Parry, M. A. J. (2002). Plant responses to water stress. Annals of Botany, 89(7), 801-802.

Hutin (2022). Porous media in reservoir engineering : Introduction. 10.5281/zenodo.6391053.

Jiang, M., & Zhang, J. (2002). Water stress-induced abscisic acid accumulation triggers the increased generation of reactive oxygen species and up-regulates the activities of antioxidant enzymes in maize leaves. *Journal of experimental botany*, *53*(379), 2401-2410.

**Meyer, S., & Genty, B. (1999).** Heterogeneous inhibition of photosynthesis over the leaf surface of Rosa rubiginosa L. during water stress and abscisic acid treatment: induction of a metabolic component by limitation of  $CO_2$  diffusion. *Planta, 210,* 126-131.

Nobel, P. S. (2009). *Physicochemical & environmental plant physiology*. Academic press.

**Nofziger, D. L. (1978).** Errors in gamma-ray measurements of water content and bulk density in nonuniform soils. *Soil Science Society of America Journal*, *42*(6), 845-850.

Petropoulos, G. P., Griffiths, H. M., Dorigo, W., Xaver, A., & Gruber, A. (2013). Surface soil moisture estimation: significance, controls, and conventional measurement techniques. *Remote sensing of energy fluxes and soil moisture content*, 29-48.

Reddy, A. R., Chaitanya, K. V., & Vivekanandan, M. (2004). Drought-induced responses of photosynthesis and antioxidant metabolism in higher plants. *Journal of plant physiology*, *161*(11), 1189-1202.

Schwenke, H., & Wagner, E. (1992). A new concept of root exudation 1. *Plant, Cell & Environment*, 15(3), 289-299.

Shao, H. B., Chu, L. Y., Jaleel, C. A., & Zhao, C. X. (2008). Water-deficit stress-induced anatomical changes in higher plants. *Comptes rendus biologies*, 331(3), 215-225.

Taiz, L., Zeiger, E., Møller, I. M., & Murphy, A. (2015). Plant physiology and Development.

Topp, G. C., Davis, J. L., & Annan, A. P. (1980). Electromagnetic determination of soil water content: Measurements in coaxial transmission lines. *Water resources research*, *16*(3), 574-582.

Vauthier, Q. (2011). Estimation des réserves utiles des sols de Seine-et-Marne (Doctoral dissertation, UHP-Université Henri Poincaré).

Walker, J. P., Willgoose, G. R., & Kalma, J. D. (2004). In situ measurement of soil moisture: a comparison of techniques. *Journal of Hydrology*, 293(1-4), 85-99.

Zhang, J., Jia, W., Yang, J., & Ismail, A. M. (2006). Role of ABA in integrating plant responses to drought and salt stresses. *Field crops research*, *97*(1), 111-119.

**Zholkevich, V. N. (1981).** On the nature of root pressure. In *Structure and Function of Plant Roots: Proceedings of the 2nd International Symposium, held in Bratislava, Czechoslovakia, September 1–5, 1980* (pp. 157-158). Dordrecht: Springer Netherlands.