



U.F.R. Sciences et Techniques  
de la Matière et des Procédés  
Formation doctorale Sciences de la Terre  
54 506 Vandoeuvre-les-Nancy



INRA, Centre de Nancy  
Unité Ecosystèmes Forestiers  
Equipe Cycles Biogéochimiques  
54 280 Champenoux

## Thèse

présentée à

**l'Université Henri Poincaré, Nancy-I**

pour l'obtention du grade de  
Docteur en Sciences de la Terre

par  
Mark Bakker

**Effet des amendements calciques sur les racines fines de chêne (*Quercus petraea* et *robur*) : conséquences des changements dans la rhizosphère**

Soutenue publiquement le 4 Novembre 1998 devant la Commission d'Examen :

Membres du jury :

J. BERTHELIN	Directeur de Recherches au CNRS-CPB, Nancy	Président
E. GEORGE	Privatdozent à l'Université de Hohenheim	Rapporteur
A.F.M. OLSTHOORN	Chargé de Recherches au IBN-DLO, Wageningen	Rapporteur
F. WEISSEN	Directeur de Recherches, Gembloux	Rapporteur
P. HINSINGER	Chargé de Recherches à l'INRA, Montpellier	Examineur
M. JAUZEIN	Professeur à l'Université Nancy-I	Examineur
C. NYS	Directeur des Recherches à l'INRA, Nancy	Directeur de Thèse

*mooie vrouwen lopen meer,*

.....

*mooie wortels groeien meer*

*des jolies femmes marchent plus*

.....

*et des jolies racines poussent plus que les autres*

*à Magali et mes parents  
aan m'n ouders en Magali*

## **Avant-propos**

ou la boîte noire de la thèse

Dérouté sur ma tournée européenne, j'ai atterri pour la première fois à Nancy en 1991 pour quelques mois, avant d'y prendre racine des années plus tard. Car le substrat y est fertile et les racines y poussent bien, pourvu qu'il y ait un arrosage minimum. Ce premier séjour m'avait tellement plu - puis évidemment il y avait l'histoire de la petite copine - que j'ai essayé de trouver un sujet d'étude, un maître de stage et des financements. C'est en 1994 que cela a finalement abouti, et que j'ai entamé mon deuxième séjour à Nancy.

Quatre ans plus tard, j'ai un peu moins de cheveux et un peu plus de bide. L'incubation arrive à son terme ; temps de 'récolter les fruits' et de faire le point.

Ces fruits de quatre ans d'études sur les racines sont résumés aujourd'hui dans cet oeuvre à appellation scientifique "Thèse". En échange, il semblerait que j'aurais le droit de changer l'inscription sur ma boîte à lettres. Cette "Thèse" ne contient pas seulement des statements scientifiquement correctes, validés, triplement vérifiés, soulignés, en gras et en italique. Elle contient aussi, comme toute Thèse, des âneries, des redites, des bêtises, des doublures, des fautes d'orthographes et surtout quelques longueurs. C'est fait exprès. Pour que tout le monde y trouve son gré, ceux qui l'aimeront, et ceux qui ne l'aimeront pas. Voilà pour une lecture avertie!

Malgré l'intégration européenne - il y a des pous et des contres, mais en tout cas c'est inévitable - il semblerait que l'anglais et le français ne se mélangent toujours pas très bien. C'est pourquoi j'ai choisi de rassembler dans l'annexe A tout ce que j'appelle 'papier' en anglais, et bien séparé de cela le texte principal en français. Il est évident que le lecteur ayant un peu plus de culture que la moyenne (anglophone et francophone à la fois) va vite constater qu'il y a en gros les mêmes informations et figures dans les deux versions (vive la récup!). Prenez cela comme une bonne nouvelle et n'essayez surtout pas de tout lire. Mieux encore, et ceci est un conseil pratique de quelqu'un qui n'a jamais réussi lui-même de lire l'intégralité d'une thèse, sentez-vous libres d'enlever la reliure et de découper la thèse en morceaux potables. Une petite agrafe pour chaque chapitre ou papier qui semble valoir le coup, et on a réussi à alléger la vie. To be prospective, to be selective (merci Gerrit).

Ces 4 ans de thèse ne dissimulent pas uniquement la science en toute sa gloire, mais aussi pas mal de travail, de soutiens, d'amitiés, de vie sociale, de collégialité, de sueur (salut Kees)... Brèf, plutôt une période très agréable. C'est aujourd'hui à moi et sur cette place, en pleine amplitude de mes facultés et défauts, d'écrire quelques mots pour exprimer ma gratitude, mon contentement, le plaisir que j'ai eu, et ainsi créer en quelque sorte un mémoire collective sur ces 4 ans de séjour (la boîte noire de la thèse).

C'est donc avec plaisir que je formule ainsi mes remerciements :

à Claude Nys de m'avoir accueilli tant que guide spirituel (Directeur de Thèse), d'avoir rangé un peu son bureau (richement rempli) pour me faire un peu de place, son sens d'humour qui j'espère durera toujours, sa patience vis à vis de mes nombreuses aberrations scientifiques, son effort considérable pour me corriger le français (mes excuses aux nombreux plus grands chefs qui attendaient qu'il finisse des rapports, s'il y a eu retard, c'est à cause de moi), son support

scientifique et morale pour la thèse et les papiers, et ces initiatives pour me trouver un financement. C'est vraiment agréable de travailler ensemble avec un tel maître de stage.

à Jacques Ranger pour ses conseils, sa façon motivante de stimuler les gens et de diriger l'équipe, et ses efforts pour trouver et prolonger mon financement.

à Serge Didier pour son aide indispensable sur le terrain, sous forme physique, psychologique ou liquide (cette petite bière après l'effort, descend aussi bien que des racines dans le sol).

à Rozenn Kerisit et Kris Verbist, mes deux stagiaires préférées, pour le travail qu'elles ont fait sur des échantillons de racines du terrain, le suivi des expériences de laboratoire, leur compagnie et bien sûr simplement de m'avoir enlevé une partie du travail sur les racines (c'est plutôt long quand même).

à l'INRA de Paris pour avoir fourni la partie française du cofinancement.

au Ministère d'Agriculture Hollandais, Directorate Science et Transfert de Connaissance (LNV, DWK) pour avoir fourni la partie hollandaise du cofinancement ; en particulier J. van Baalen, C.L.J. Van der Meer, J. de Nooy, Prof. K. Verhoef, Prof. L. Van Vloten-Doting et F. Zuidema, qui ont été les responsables et mes personnes de contact.

à la société MEAC pour leur aide financier (mise en place des dispositifs, matériels) tout le long de la Thèse.

à l'IBN-DLO, au 'Staatsbosbeheer afdeling rivierenland', à Jean Garbaye, à Monsieur Bonneau, à Claude Nys et un certain nombre d'autres - mes ancêtres scientifiques - et propriétaires de terrain d'avoir installé des expérimentations d'amendement, de m'avoir fourni des données anciennes et de m'avoir donné l'autorisation d'utiliser ces sites pour mon étude.

à Ad Olsthoorn, Willem Keltjens, Beatrix van Baren, Pieter Schmidt, Claude Nys, Jacques Ranger et Jean Garbaye de m'avoir encadré et conseillé en tant que membres de Comité de Thèse.

aux membres de Jury pour leur effort d'examiner ce travail et de bien vouloir passer un après-midi dans une petite salle obscure et mal ventilée : J. Berthelin, Directeur de recherches au CNRS-CPB à Nancy, Eckhard George, Directeur de recherches à Hohenheim (Allemagne), Philippe Hinsinger, Chargé de recherches à l'INRA de Montpellier, Michel Jauzein, Professeur de l'Université Nancy-I, Claude Nys, Directeur de recherches à l'INRA de Nancy, Ad Olsthoorn, Chargé de recherches à l'IBN-DLO de Wageningen (Pays-Bas), F. Weissen, Directeur de recherches à Gembloux (Belgique).

à Antje Dieffenbach et Axel Göttlein du BITÖK (Bayreuth, Allemagne) de m'avoir expliqué leur méthode de récolte d'eau dans la rhizosphère et de m'avoir fourni des bougies poreuses.

à Jean-François Picard pour avoir effectué les analyses dendrochronologiques.

à Claude Nys, Florence Leber, Quentin Ponette, Laurent Augusto et Magali Geay pour leur effort très considérable de faire une lecture des parties du manuscrit et de corriger le français (à l'exception de cet avant-propos ; je leur laisse cette honneur).

à Aldyth Nys pour son dévouement pour les nombreuses corrections de l'anglais, même si elle n'aime pas trop être remerciée pour cela (c'est fait quand même).

à l'équipe de la cantine de l'INRA de Champenoux pour m'avoir très bien nourri pendant ces 4 ans (je voudrais d'ailleurs bien la recette 'lapin en sauce').

à la reproduction (Danièle Perrin, en alternance avec Paulette Guilliem) pour des nombreuses reproductions (cette Thèse, des rapports d'avancement etc.) à l'agréable (surtout depuis que je numérote les pages des annexes).

à Sylvie Cocaud pour les milliers de références bibliographique qu'elle m'a épluchées dans les courants contents et envoyées informatisées, très régulièrement.

au laboratoire dans un sens "large" pour leur présence, aide, conseils (cela aussi dans un sens 'large'). Plus explicitement :

*l'assistance technique et scientifique* : Vincent Badeau, Nadège Barroy, Séverine Bienaimé, Maryse Bitsch, Pascal Bonnaud, Mr. Bonneau, Claude Bréchet, Marie-Lise Clause, Micheline Colin-Belgrand, Etienne Dambrine, Dominique Gelhaye, Louissette Gelhaye, Frédéric Gérard, Paulette Guilliem, Daniel Himbert, Guy Landmann, Michèle Kaennel, Yves Lefèvre, Gérard Lévy, Pierre Montpied, Jean-Louis Nageleisen, Claude Nys, Ben Pollier, Jacques Ranger, Marie-Béatrice Triboulot-Bogeat, Nathalie Schvester, Marie-Pierre Turpault.

*le support administratif* : Nicole Catania, Jeanine Gerardot, Marie Knipper et Natacha Teissier, sans qui j'aurais déjà était dépourvu d'argent, de sécu et de carte de séjour depuis longtemps.

*la plaque tournante d'énergie, ambiance, fêtes et blagues (les stagiaires)* : Vincent Albiser, Sébastien Allié, Frédéric Antoine, Isabelle Antoine, Odille d'Argouges, Etienne Aubry, Laurent Augusto, Saïd Belkacem, François-Xavier Bernard, Nathalie Boisset, Ahlame Ezzaïm, Jörg Fichter, Magali Geay, Odile Gædert, José Genon, Gérald Goeltl, Claude Guyot, Carine Hacquard, Christelle Henné, Isabelle James, Jean-Hugues Jussy, Michel Karroum, Rozenn Kerisit, Waltraud Koerner, Patrick Krebs, Valérie Lassauce, Benoît Mallard, Véronique Marchetti, Renato Marques, Emmanuel Maurin, Oner Ozipek, Annabel Porté, Anne Poszwa, Quentin Ponette, Nathalie Stark, Kris Verbist, Sylvain Villette, Stéphane Vircondelet, Joël Viry, Christelle Uterano, Pierrot Wagner, Bernd Zeller *et al.*

*l'équipe 'poster' pour ce poster super-génial offert lors de mon pôt de thèse* : Stéphanie Lebaube (idée originale), Patouch' P, Lolo A, Corinne D, Titane P, Cyril G, Sandrine M, Jipé R, Cécile C, Ben P, Laetitia F, Driess V, Cilou B, Frédéric G, Sabine G et d'autres X.

à Magali une mention très spéciale pour sa patience et son amour qu'elle m'a porté pendant la deuxième phase - décisive - de la thèse.

Et bien sûr à des nombreuses personnes dans d'autres équipes sur le centre, que je ne pourrais pas - évidemment - nommer tous individuellement.

Merci à tous,

Mark Bakker, le 25 Novembre 1998

## Resumé

Le chêne est une espèce très répandue en France et se trouve souvent sur des sols pauvres ou appauvris. Les effets d'apports calciques sur la croissance racinaire et la croissance aérienne du chêne sur ces substrats sont peu connus. Ce travail vise trois objectifs concernant les apports calciques et les chênes : i) les effets *in situ* d'un amendement sur le fonctionnement racinaire, son évolution dans le temps et l'effet station (*la généralisation*) ; ii) la compréhension de ces effets par des expériences de laboratoire (*les mécanismes*) et iii) l'appréhension relative des paramètres racinaires pour des études d'écosystèmes (*les indicateurs*).

Pour atteindre l'objectif 1, des études intensives sont menées *in situ* sur deux sites principaux avec plusieurs traitements calciques ( $\text{CaCO}_3$ ,  $\text{CaSO}_4$ , un Mélange  $\text{CaCO}_3$  et  $\text{CaSO}_4$ , et témoin) pour une période de deux ans. Huit autres sites sont échantillonnés une fois (traitement calcique Ca et témoin) pour pouvoir généraliser les résultats. Pour l'objectif 2, le sol du site principal est prélevé et utilisé en laboratoire dans des expériences en minirhizotron (traitements  $\text{CaCO}_3$ ,  $\text{CaSO}_4$  et témoin) afin de décomposer le fonctionnement de l'interface rhizosphérique. Pour l'objectif 3, les relations entre la croissance des arbres et tous les paramètres étudiés ont été analysés et interprétés.

Les mesures prises en compte sont : la biomasse, longueur et longueur spécifique des racines ; des morphotypes ectomycorhiziens différents ; la chimie du sol brut et de la solution du sol brut ; la croissance des arbres ; la composition chimique des feuilles et des racines ; et la composition du sol et de la solution rhizosphérique, aussi que la capacité d'échange racinaire.

L'amendement  $\text{CaCO}_3$  a amélioré le contexte chimique du sol et de la solution du sol en augmentant le pH et la disponibilité d'ions basiques. La biomasse et la longueur des racines fines ont augmenté avec une distribution renforcée aussi en profondeur. La longueur spécifique a tendance à diminuer. Le turnover des racines fines est diminué et le rapport vivant/mort des racines a augmenté. La présence des morphotypes ectomycorhiziens poilus est augmentée et celle des types lisses est diminuée. Ces effets persistent environ 20 à 25 ans après l'amendement. Il en résulte que la croissance aérienne des arbres a augmenté d'environ 10 à 20 %. La nutrition foliaire est stimulée significativement pour Ca, parfois aussi pour Mg. En tout, le taux de prélèvement et l'allocation vers la tige sont plus importants pour la biomasse totale, et les éléments Ca, Mg, P, K et N. Cette stimulation physiologique correspond à des concentrations de nutriments plus élevées dans la solution du sol dans la rhizosphère, probablement un rapport de prélèvement de  $\text{NO}_3^-/\text{NH}_4^+$  plus élevé (plus favorable), un pH dans la rhizosphère plus élevé et un chargement moindre d'Al sur la surface d'adsorption des racines, indiquant de meilleures conditions de prélèvement comparées au témoin et un vieillissement physiologique moins rapide des racines.

Le sulfate a un effet plus prononcé sur la solution du sol (à l'exception de  $\text{NO}_3^-$ ). La réponse des racines, et aussi la croissance de la tige, est pourtant plus ambiguë. *In situ*, il y a une stimulation (entre 1 à 5 ans après le traitement) semblable à celle du carbonate, mais point en laboratoire (3 à 13 mois après le traitement). L'effet sur les morphotypes ectomycorhiziens (*in situ*) est semblable à celui du carbonate. La nutrition foliaire est augmentée significativement seulement pour le S. Les effets du traitement Mélange sont, compris entre ceux du carbonate et du sulfate.

Les indicateurs les plus prometteurs pour des évaluations sont : le rapport Ca/Al des racines fines (peut-être aussi teneur en P et N) pour au moins un niveau de surface et un niveau en profondeur du sol, associées aux teneurs foliaires de Ca, Mg, P, et K.

**mots-clés** : amendement,  $\text{CaCO}_3$ ,  $\text{CaSO}_4$ , ectomycorhizes, longueur spécifique, *Quercus petraea*, *Quercus robur*, racines fines, rhizosphère

## Summary

Oaks are common tree species in France and are often situated on poor or impoverished soils. The effect of liming on root and tree growth of oak on these soils is not well known. This work covers three objectives related to Ca additions and oaks: i) the *in situ* effects of liming on fine roots, its evolution over time and the influence of site (a general approach); ii) a deeper understanding of these effects using greenhouse experiments (mechanistic approach) and iii) the relative appraisal of root parameters in ecological studies, i.e. the value of these parameters as indicators (parameters).

To achieve the first objective, an intensive study was carried out *in situ* on two main adjacent sites for two years with several Ca treatments ( $\text{CaCO}_3$ ,  $\text{CaSO}_4$ , a mixture of  $\text{CaCO}_3$  and  $\text{CaSO}_4$ , control). Eight other sites were sampled only once (Ca treatment and control) in order to generalize the results. For objective 2, unlimed soil of the main experimental site was collected and used in greenhouse experiments with root boxes (treatments  $\text{CaCO}_3$ ,  $\text{CaSO}_4$  and control) to reveal the processes occurring in the rhizosphere, the interface between roots and the solid and liquid phases of the soil. For the third objective, the relationships between tree growth and all the parameters studied were analyzed and interpreted.

The measurements considered are: fine root biomass, fine root length, specific root length, different main ectomycorrhizal morphotypes, bulk soil chemistry, bulk soil solution chemistry, tree growth, chemical composition of foliage and fine roots, the chemistry of the soil and soil solution of the rhizosphere, and the cation exchange capacity of the fine roots.

Liming ( $\text{CaCO}_3$ ) improved the pH and the concentrations of base cations in the soil and soil solution. The fine root biomass and fine root length increased with a distribution that was also reinforced in the deeper layers. The specific root length tended to decrease. The turnover rate of fine roots decreased and the live/dead ratio of the fine roots increased. The presence of the hairy ectomycorrhizal morphotypes increased while smooth types decreased. These effects persist until about 20 to 25 years after the treatment. As a result, tree growth increased by about 10 to 20 %. Foliar nutrition levels increased for Ca, and sometimes for Mg as well. Overall, uptake rate and allocation to the shoot of total biomass and of the elements Ca, Mg, P, K and N, increased. This stimulation of growth and foliar nutrition is due to higher concentrations of these elements in the soil solution in the rhizosphere, probably a higher  $\text{NO}_3^-$ / $\text{NH}_4^+$  uptake rate, a higher pH value in the rhizosphere and a lower charge of Al on the adsorption surface of the roots, indicating better uptake conditions compared to the control and a physiological senescence that is slower.

Gypsum ( $\text{CaSO}_4$ ) had more impact on the soil solution (except for  $\text{NO}_3^-$ ). The response of the roots and also the shoot growth to this was, however, more ambiguous. *In situ* there was a stimulation (between 1 and 5 years after the treatment) of root and shoot growth similar to that brought about by liming. This was not the case in the greenhouse (3 to 13 months since the treatment). The effect on the ectomycorrhizal morphotypes (*in situ*) was comparable to the effect of liming. Foliar nutrition was stimulated significantly only for S. The effects of the mixed treatments were, as expected, in between the effects of liming and gypsum.

The parameters that are most promising for use in evaluation are: the Ca/Al molar ratio of fine roots (and perhaps P and N content) for at least one surface and one deeper level, together with foliar levels of Ca, Mg, P and K.

**key-words** :  $\text{CaCO}_3$ ,  $\text{CaSO}_4$ , ectomycorrhizas, fine roots, liming, *Quercus petraea*, *Quercus robur*, rhizosphere, specific root length

## Samenvatting

De eik is een wijdverspreide boomsoort in Frankrijk en bevindt zich veelal op arme of verarmde groeiplaatsen. Over de effecten van kalkgiften op de groei van de wortels en de bomen op deze groeiplaatsen is weinig bekend. Dit verslag heeft drie doelstellingen aangaande de kalkgiften en de eiken: i) het vaststellen van de *in situ* effecten van een kalkgift op de wortelontwikkeling, de ontwikkeling in de tijd en de invloed van de standplaats (*de algemene aspecten*); ii) het doorgronden van deze effecten middels kasexperimenten (*de mechanismen*) en iii) de waardering van de verschillende wortelparameters voor gebruik als indicators in ecosysteem studies (*de parameters*).

Om doelstelling 1 te bereiken zijn er gedurende twee jaar een intensief bemonsteringsprogramma uitgevoerd in de twee belangrijkste *in situ* proefvelden met verschillende kalkbehandelingen ( $\text{CaCO}_3$ ,  $\text{CaSO}_4$ , een Mengsel van  $\text{CaCO}_3$  en  $\text{CaSO}_4$  en de controle behandeling). Acht andere proefvelden zijn elk één maal bemonsterd (telkens een kalkbehandeling en een controle) om deze gegevens te kunnen generaliseren. Voor de tweede doelstelling is er grond uit het belangrijkste proefveld gehaald en in kasproeven met worteldozen gebruikt ( $\text{CaCO}_3$ ,  $\text{CaSO}_4$  en controle) om de processen in de rhizosfeer te bestuderen. Voor de derde doelstelling zijn de relaties tussen boomgroei en alle bodem- en wortelparameters geanalyseerd en geïnterpreteerd.

De bestudeerde parameters zijn: gewicht en lengte van de fijne wortels, de specifieke lengte van de fijne wortels, de verschillende morfologische typen ectomycorrhizen, de chemische samenstelling van bodem en bodemoplossing in de bulk grond, de boomgroei, de chemische samenstelling van bladeren en wortels, de chemische samenstelling van de bodem en bodemoplossing in de rhizosfeer en de kationen uitwisselingscapaciteit van de wortels.

De kalkgift  $\text{CaCO}_3$  heeft de chemische context van de bodem en de bodemoplossing verbeterd door de pH en de concentraties van basische cationen te verhogen. De wortelmasse en lengte van de fijne wortels is toegenomen en ook in de diepte is dit het geval. De specifieke wortellengte neigt naar afname. De turnover van de fijne wortels is afgenomen en de ratio levend/dood van de wortels is toegenomen. Het aandeel van de harige morfotypes ectomycorrhizen is toegenomen en van de gladde types afgenomen. Deze effecten zijn waar te nemen tot ongeveer 20 à 25 jaar na de kalkgift. De boomgroei is met gemiddeld 10 à 20 % toegenomen. Het bladgehalte aan Ca is significant toegenomen, soms ook dat van Mg. In z'n totaliteit is het niveau van opname door de wortels en de allocatie naar de spruit toegenomen voor de totale biomassa en de elementen Ca, Mg, P, K en N. Deze toename gaat samen met hogere concentraties van deze nutriënten in de bodemoplossing in de rhizosfeer, waarschijnlijk een hogere  $\text{NO}_3^-/\text{NH}_4^+$  opname ratio, een hogere pH in de rhizosfeer en een lager aandeel van Al aan het adsorptiecomplex van de wortels. Dit geeft een beter opname milieu aan in verhouding tot de controle en ook dat deze wortels fysiologisch minder snel verouderen.

De  $\text{CaSO}_4$  behandeling had meer effect op de bodemoplossing (behalve op  $\text{NO}_3^-$ ). De reacties van de wortels en de groei van de spruit hierop, waren echter niet eenduidig. *In situ* was er een toename (1 à 5 jaar sinds de behandeling) van de groei vergelijkbaar met de reactie van de  $\text{CaCO}_3$ , maar niet dat was niet het geval in de kasproeven (3 à 13 maanden na de behandeling). Het effect op de morfologische typen ectomycorrhizen was vergelijkbaar met dat van de  $\text{CaCO}_3$  behandeling. In de bladeren nam alleen S significant toe. De effecten van de Mengsel behandeling hielden, zoals verwacht, het midden tussen die van  $\text{CaCO}_3$  en  $\text{CaSO}_4$ .

De meest veelbelovende parameters voor de evaluatie van ecosystemen lijken: de Ca/Al ratio van de fijne wortels (mogelijk ook het gehalte aan P en N) voor op z'n minst één niveau aan de oppervlakte en één in de ondergrond, samen met de bladgehalten voor Ca, Mg, P en K.

**sleutelwoorden:** bekalking,  $\text{CaCO}_3$ ,  $\text{CaSO}_4$ , ectomycorrhizen, fijne wortels, *Quercus petraea*, *Quercus robur*, rhizosfeer, specifieke wortellengte

## English Conclusion

This work verified the presence of significant relationships between lime and gypsum treatments and the root system of sessile oak (*Quercus petraea* (M.) Liebl.). The effects of these treatments vary according to the season and the site. However, the combination of *in situ* and greenhouse experiments enabled us to define some generalities and to describe the mechanisms involved.

### *General aspects*

To achieve the first objective "*Determine the effects of liming on fine roots of oak (Quercus petraea (M.) Liebl.) and their evolution over time as a function of stand age and site*", six working hypotheses were formulated at the beginning of this study. The answers to these hypotheses are summarized below.

- 1) This work enables us to affirm that: liming increases soil pH and the availability of exchangeable Ca, reduces exchangeable Al, and stimulates mineralisation. This is true for all of the *in situ* and greenhouse experiments.
- 2) Our results confirm that: liming stimulates fine roots in the surface horizons and also in the deeper subsoil horizons. This increase in the subsoil horizons is interpreted as a secondary (feed-back) stimulus and could be due to an increased water and nutrient uptake related to increased tree growth and photosynthesis, after the chemical and physical changes had created a more favourable environment for the activity of fauna, microflora and the roots.
- 3) The interpretation of the third hypothesis is more complex: the storage effect of the lime product and the rapid effect of the gypsum on soil chemical properties are confirmed. However, gypsum does not lead to an increase in the amount of fine roots to a greater depth than liming. This may be explained by the fact that one should take into account both primary and secondary effects. The primary effects of gypsum are diffused over a depth of 0 to 30 cm, with few secondary effects. Liming has primary effects at the surface and secondary effects at a greater depth (30–45 cm). This seems different from research work in Germany or Scandinavia (decrease of fine root biomass after a Ca treatment), but the variety of products, doses and soil types makes it impossible to draw any general conclusions.
- 4). That there is a stimulation of the biological activity by liming, especially of decomposition is likely, but the study does not give a clear answer to this hypothesis. The indirect indicators suggesting this, are the increase in the live/dead ratio of fine roots, the decrease of fine root mortality and the stimulation of nitrate concentrations at least at the surface, related to a stimulation of mineralisation. These indicators are consistent throughout the *in situ* and greenhouse experiments.
- 5) It has been verified that over time, after the lime applications, the positive effect on fine root biomass and length disappears and the fine root biomass may even become lower than in the control. The positive effect lasts for about 20 to 25 years, depending on the site. However, this work does not allow us to conclude whether there is a change in root (uptake) function. A dendrochronological study at the oldest sites should be carried out to verify whether the

present growth is still stimulated relative to the control. The gypsum application shows more diverse reactions: a stimulation of the amount of fine roots *in situ* but not in the greenhouse experiments.

6) There is a change in ectomycorrhizal morphotypes. Liming stimulates the hairy morphotypes to the detriment of the smooth types (a nutritional effect) and also causes a shift within the group of the smooth type (a pH effect). Gypsum, the mixed treatment, or a NPKCa treatment (all three treatments that are richer or more reactive) have, comparatively, even more impact on the stimulation of these hairy types.

The first objective has, therefore, been achieved.

Liming improves the chemical properties of the soil and soil solution. In the soil, pH, exchangeable Ca, CEC and base saturation increase and exchangeable Al decreases. Therefore, liming stimulates fine root biomass and length significantly and consistently throughout the profile. The vertical distribution is improved by a proportionally greater increase of fine root matter in the subsoil, related to sufficient downward mobility of the product and / or an indirect stimulation due to increased photosynthesis. The specific root length increases at first after liming, then tends to decrease with time (stimulation of biomass rather than of length). The presence of hairy morphotypes increases and that of smooth morphotypes decreases. These effects persist for 20 to 25 years after liming. As a result, tree growth increases by about 10 to 20% (for all sites). Foliar nutrition is improved for calcium, and sometimes for magnesium as well.

Gypsum has less effect on the soil. However, the concentrations of most ions in the soil solution are higher for the gypsum treatment than for liming or the control (except for  $\text{NO}_3^-$ ). The roots are stimulated 1 to 5 years after the gypsum treatment *in situ*, but not in the greenhouse, 4 to 13 months after the treatment. The stimulation of roots *in situ* is limited to a shallower depth than with liming, but the effect on the ectomycorrhizal morphotypes is similar: a stimulation of hairy morphotypes relative to a decrease of smooth types. Tree growth is only stimulated significantly *in situ*. Foliar nutrition is only improved significantly for sulphur. The Mixed treatment shows a response between those of its two components: lime and gypsum.

### *The mechanisms*

The second objective “*Determine to what extent the modifications observed in the root zone relate to changes in the rhizosphere (pH of the rhizosphere, root cation exchange capacity, soil and solution in the rhizosphere) that allow one to explain the observed differences*” has been formulated in four working hypotheses.

1) The fact that liming provokes increased mineralisation, resulting in an enrichment of the soil solution mainly by  $\text{NO}_3^-$  has been demonstrated. The nitrogen uptake by the roots is principally in the form of  $\text{NO}_3^-$  and, thus, generally, causes a more pronounced alkalisation in the rhizosphere compared to the control. Ammonium is the dominant form of nitrogen after the  $\text{CaSO}_4$  application and the zone of alkalisation is limited to the root tip.

2) The second hypothesis that the root uptake zone ( $\text{NO}_3^-$  regime) is longer after liming (as indicated by the increase of pH in the rhizosphere), and the occupation of exchange sites on the

root CEC by Ca is higher, reducing the part taken by Al and thus neutralizing the toxicity related to Al, has been almost entirely verified. As this difference between treatments appears only for the brownish (older) roots (significantly more Ca and less Al after CaCO<sub>3</sub> or CaSO<sub>4</sub>), this suggests that the increase of Al on the root adsorption sites does not occur at the same speed for all treatments. This means that the roots can be considered to be physiologically younger in the calcium treatments as compared to the control. This has been verified for roots collected *in situ* and also for those collected in the greenhouse; and is more significant for the CaCO<sub>3</sub> than for the CaSO<sub>4</sub> treatment.

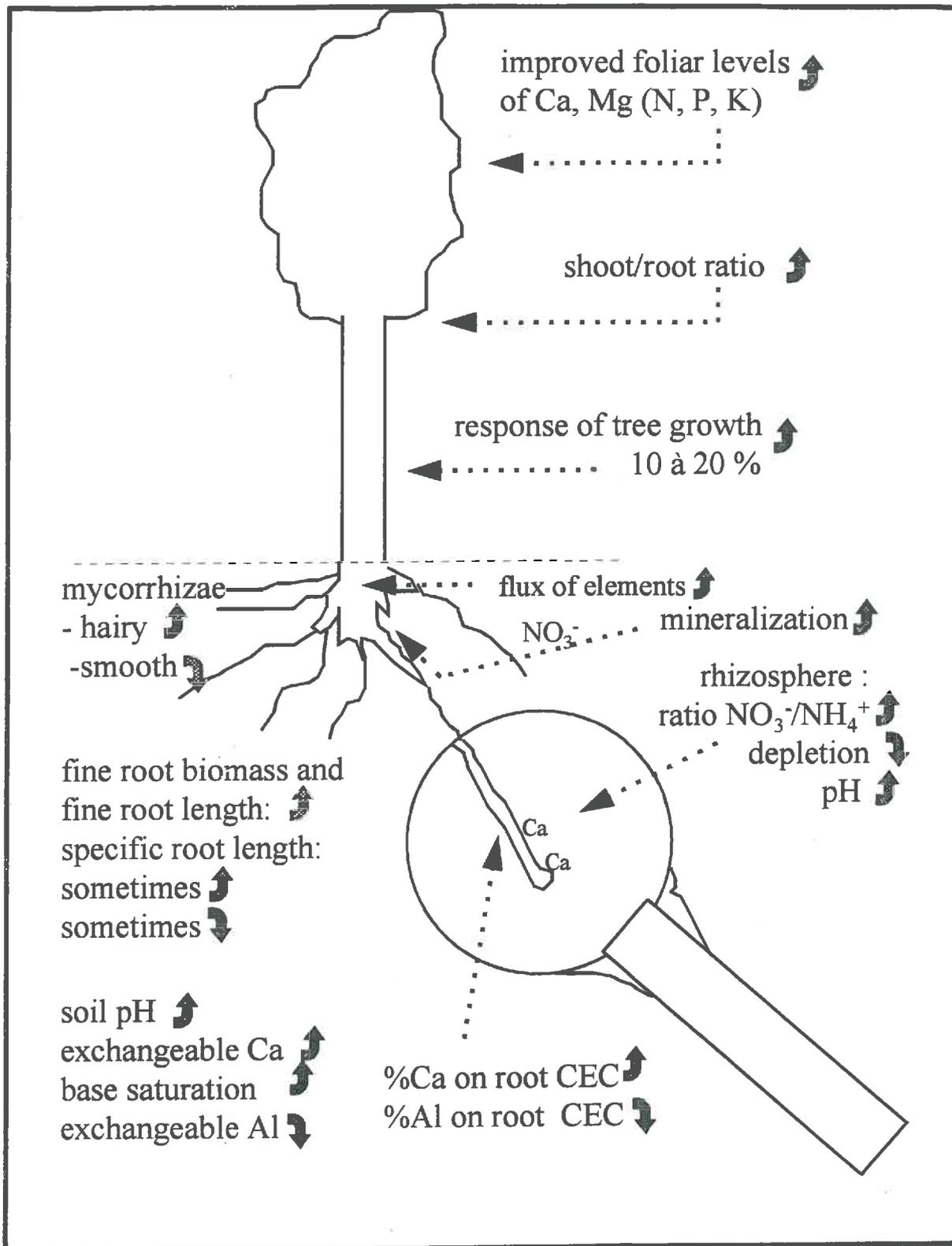
3) The increase in nutrient concentrations in the soil solution (especially NO<sub>3</sub><sup>-</sup> and Ca) by liming and the improved competition between base cations and aluminium, results in the fact that the depletion zones due to root uptake, are less pronounced or even absent as compared to the control. The uptake level increased, but the availability of nutrients increased even more. Thus the third hypothesis has been proven to be completely false. For gypsum this has not been verified. The increase in concentration in the rhizosphere could come from an increased transport to the roots, but might also be related to stimulated weathering and / or mineralisation.

4) Ca and Mg increase in the foliage (*in situ*) and also P, K and N (in the greenhouse) after liming. Conversely, gypsum has not improved foliar nutrition significantly (in the greenhouse), or the effect is only present in the short term (*in situ*), so the fourth hypothesis is correct, but incomplete.

The verification of these four working hypotheses has established a better understanding of the mechanisms explaining the increase of root and tree growth, observed *in situ* and in the greenhouse after liming and to a lesser degree in the gypsum treatments.

Liming increases the absolute availability (concentrations) of basic cations like Ca and Mg, but also the relative availability (higher ratios of basic cations : aluminium). The increase in fine root biomass and length by liming can certainly be a reaction to an enrichment of nutrients, but, it appears that it is especially the uptake function that is improved. The mortality, the turnover and the physiological senescence of the fine roots are reduced (as indicated by a slower saturation of the root CEC by Al), the pH of the rhizosphere is higher and uptake of nitrogen in form of nitrate is relatively higher. The increase in tree growth and the improvement of foliar nutrition, are thus not only due to a higher fine root biomass, but also to a higher uptake rate. The higher concentrations of nutrients in the soil solution result in weaker rhizospheric gradients, favouring uptake at less cost. The Ca/Al ratio, an indicator of potential toxicity, is generally lower close to the root, but this decrease in Ca/Al ratio is lower in the CaCO<sub>3</sub> treatment as compared to the control. The tendency towards a lower specific root length and a higher percentage of fine roots in the diameter class 0.5-2.0 mm (as compared to the <0.5 mm diameter class), suggest that the roots fulfil their storage role better as compared to the control. This corroborates the conclusion that they have a greater lifespan which is related to the optimisation of the investments, either production and maintenance of low cost roots but with a short lifespan, or of slightly thicker roots that live longer.

The figure on the next page shows in a synoptic and simplified way, the effects of the CaCO<sub>3</sub> treatments on the functioning of the oak ecosystem.



Overview of the most important conclusions regarding liming and the oak ecosystem

The gypsum treatment has less effect on the soil, but much more on the soil solution concentrations. The growth of roots and the trees increased *in situ*, but not the seedlings in the greenhouse. Consequently, the higher absolute availability (higher level of solution concentrations) does not seem to be a guarantee for a better growth. The reason may be either that the relative availability is lower (competition with Al also present in high concentrations in the solutions), or that the nitrogen nutrition takes place in form of  $\text{NH}_4^+$ , which is not favourable for uptake and, consequently, affects the growth of the oaks. *In situ*, growth is stimulated in the short term (1 to 5 years), but not in the greenhouse (4 to 13 months after the treatment). Another explication might be that *in situ* the products were broadcast on top of the litter layer, while in the greenhouse half of the dose was incorporated into the A horizon. The difference in response between the *in situ* and greenhouse experiments, would then be related to the effect of humus and litter layers (lowering the mobility of the  $\text{CaSO}_4$  and thus the leaching losses).

### *The indicators*

The objective “*Which are the soil and root parameters that have changed most consistently after liming? Is it possible to define a set of methods and indicators practically applicable for the evaluation of ecosystem function?*” can have practical implications.

All the parameters studied have been evaluated. The root parameters that seem to be most consistent and relatively easy to apply, are as follows: the ratio of fine root Ca/Al and the fine root content of P and N for at least one surface and one subsoil layer. Added to other indicators, like foliar Ca, Mg, P and K, these root parameters can provide useful additional information for the evaluation of ecosystem function.

### *Perspectives and suggestions for future work*

1) Greater exploration of the soil (by roots and mycorrhizae) is especially important for nutritional elements transported by diffusion (P, K and to some extent N). The analyses of the soil and the foliage show that the Ca deficit has been resolved for all the *in situ* experiments. There is an overall deficit for P. Therefore, it would be interesting to verify whether the increase in fine root biomass and length, and also of the presence of hairy ectomycorrhizal morphotypes after this correction of the Ca deficit, is due to a P deficiency rather than a Ca effect. The more direct relationship between uptake and the size of the uptake system for P, favours this hypothesis. A study on the effect of liming on sites where there is no P deficiency (for instance after the application of a P fertilisation plus liming) could help to elucidate this hypothesis.

2) The evaluation of the tree growth is principally based on a few measurements of height and diameter. This shows that the increase in tree growth is about 10 to 20 %. This increase is an average obtained after 10, 20 or even 27 years since the liming treatment, and does not give any information on the evolution of this growth until now. For the sites at Bercé (Gaie Mariée, but especially Rond du May; sites 5 and 6), the present total fine root biomass is even lower in the limed stands than in the control. This raises the question as to whether this reduced fine root biomass is capable of sustaining higher tree growth (higher uptake and higher allocation to

the shoot). For this, a dendrochronological study of the tree growth (evaluation per growth ring) would be a useful and powerful tool.

3) To separate the role of roots and mycorrhizae for uptake is difficult. In this study, soil exploration by roots and also by mycorrhizal hyphae has been stimulated. A study to determine the role of each of these two components for uptake of water and nutrients, could provide useful information about the mechanisms involved: which nutrient sources are used; what the role of roots and mycorrhizae is in weathering; and must we regard the reaction of the system in terms of a 'weakest link' concept (the most limiting nutritional element determining the response of roots and mycorrhizae). And of course, what the relative size of carbon allocation to roots and mycorrhizae is.

4) Liming increases the average size of the fine roots, as indicated by a decrease of the specific root length and the shift of the roots towards the 0.5 - 2.0 mm diameter class. This means that there is an optimization of lifespan. Should the investment be in roots of low tissue density and high specific root length, rather than in longer living roots? This probably depends on the balance of energy costs for producing and maintaining the roots compared to the benefits. It would be interesting to address this problem of evaluation of costs, allocation, lifespan and storage between liming and the control in subsequent studies.

5) The ratio of Ca/Al in the soil solution, which is a potential indicator of toxicity, is significantly different between the soil solutions of the bulk soil and those of the rhizosphere. The Ca and Al ions arriving by mass flow close to the roots, are not taken up in the same way. Whereas Ca is taken up preferentially, Al is often excluded from uptake. The decrease in the Ca/Al ratio in the solutions close to the roots, is thus logical. The implication of this information is that the evaluation of the toxicity by the Ca/Al ratios in the soil solution of the bulk soil, is not quite justified. For a correct evaluation, one should consider that this ratio changes in the rhizosphere in at least two ways. First, the magnitude of the rhizospheric gradient (to what extent is the Ca/Al ratio reduced in the vicinity of the roots?) should be considered. Secondly, the influence of dissolved organic carbon should be taken into account, as this can accumulate close to the roots, as well as the root exudates (having a beneficial effect on the form and toxicity of Al).

6) Moderate doses of calcium (1 to 2 t CaO equivalent  $\text{ha}^{-1}$ ) stimulated fine root development and nutrient uptake without adverse effects on vertical root distribution. This has resulted in an increase in stem diameter growth in the order of 10 to 20%. Therefore, the results of this work can have practical implications for forest managers. Once the diagnosis is established (on the basis of foliar and soil analyses), treatments of  $\text{CaCO}_3$  (and probably of  $\text{CaSO}_4$  as well) may be considered, possibly in combination with other elements (N, P, K, Mg) if these are deficient, to stimulate tree growth and to re-establish the nutritional balance. As a function of the urgency (stand health) when a result has to be obtained quickly, a more reactive form ( $\text{CaSO}_4$  or a mix of  $\text{CaCO}_3$  and  $\text{CaSO}_4$ ) could be an alternative.

7) This study established the effect of one or several Ca treatments on different compartments of the system (soil, soil solution, root, tree growth and nutrition, rhizosphere). Such a multi-compartment approach, though somewhat static, results in a more holistic view of the effects of liming on root growth and uptake. However, such an approach does not always explain the observed effects, especially concerning the supposed role of the biota in the system. It would

therefore, be useful to extend this work to one or several biotic compartments (nematodes, bacteria, earthworms etc.) to complete the holistic view.

8) In order to shift more closer to real field conditions, the methods used in the laboratory in this study, should also be applied *in situ*, especially those concerning the rhizosphere. The microcups would be a good starting point to improve the comprehension of the way that the rhizosphere functions. The use of other novel techniques, like isotopes, should also be considered. This would verify and validate in a more explicit manner the effects of the treatments on the rhizosphere (for instance whether the increase in uptake results really in more root storage in the fine roots, or not).

# Table des matières

Avant-propos	
Résumé	
Summary	
Samenvatting	
English Conclusion	
Table des matières	

	Page	
i	Introduction	1
1.1	Contexte	1
1.2	Objectifs et hypothèses	2
1.3	Synopsis	4
2	Contexte général	7
2.1	Les sols acides	7
2.1.1	L'acidification du sol et de la solution du sol	7
2.1.2	Les effets d'un amendement sur le sol et la solution du sol	8
2.2	Les racines	8
2.2.1	Le rôle des racines	8
2.2.2	L'effet d'un amendement sur les racines	11
2.3	Les mycorhizes	12
2.3.1	Le rôle des mycorhizes et l'effet de l'acidification	12
2.3.2	L'effet d'un amendement sur des mycorhizes	13
2.4	La rhizosphère	13
2.4.1	Le rôle de la rhizosphère et l'effet de l'acidification	13
2.4.2	L'effet d'un amendement sur la rhizosphère	14
2.5	La croissance des arbres	15
2.5.1	L'acidification et les arbres	15
2.5.2	L'effet d'un amendement sur la croissance des arbres	15
3	Matériel et méthodes	17
3.1	Les sites expérimentaux	17
3.1.1	La Croix-Scaille (sites 1 et 2)	17
3.1.2	Fontainebleau (site 3)	18
3.1.3	Bercé (sites 4, 5 et 6)	20
3.1.4	Bertranges (site 7)	20
3.1.5	Tronçais (site 8)	21
3.1.6	St. Anthonis (sites 9 et 10)	21
3.2	Les expériences	22
3.2.1	Expériences <i>in situ</i>	22
3.2.2	Expériences de laboratoire	23
3.3	Méthodes	24
3.3.1	Le sol	24
3.3.2	La solution du sol	25
3.3.3	Les racines	26
3.3.3.1	L'échantillonnage	26

3.3.3.2	Traitement et mesures des échantillons	27
3.3.3.3	Facteurs de corrections	28
3.3.3.4	Calcul du turnover	29
3.3.4	Les mycorhizes	30
3.3.5	Le pH de la rhizosphère	33
3.3.6	Le sol de la rhizosphère	34
3.3.7	La solution de la rhizosphère	35
3.3.8	La capacité d'échange cationique des racines	38
3.3.9	La composition du tissu végétal	38
3.3.10	La croissance des arbres	39
3.3.11	Les statistiques	39
4	Résultats des expérimentations <i>in situ</i>	41
4.1	Les expériences de la Croix-Scaille: des observations séquentielles	41
4.1.1	Le sol	41
4.1.2	La solution du sol	43
4.1.3	Les racines fines (< 2 mm en diamètre)	45
4.1.3.1	La biomasse et la longueur des racines fines	45
4.1.3.2	La fraction des racines très fines	48
4.1.3.3	Les racines mortes	50
4.1.3.4	La capacité d'échange cationique des racines	52
4.1.3.5	Le turnover des racines fines	54
4.1.3.6	Le composition minérale des racines fines	56
4.1.4	Les grosses racines	58
4.1.5	Les mycorhizes	60
4.1.6	La croissance et la nutrition des arbres	62
4.2	Généralisations sur les dix sites	65
4.2.1	Le sol	65
4.2.2	Les racines fines	69
4.2.2.1	La biomasse et la longueur des racines fines	69
4.2.2.2	La fraction des racines très fines	74
4.2.2.3	Les racines mortes	75
4.2.2.4	La teneur en éléments minéraux dans les racines fines	76
4.2.3	Les grosses racines	79
4.2.4	Les mycorhizes	80
4.2.5	La croissance et la nutrition des arbres	83
5	Résultats des expériences en laboratoire : étude des mécanismes	85
5.1	Le sol brut	85
5.2	La solution du sol brut	86
5.3	Les racines fines	87
5.4	La capacité d'échange cationique des racines	89
5.5	La teneur en éléments minéraux dans les racines fines	91
5.6	Le sol dans la rhizosphère	92
5.7	La solution du sol dans la rhizosphère	93
5.8	Le pH dans la rhizosphère	96
5.9	La croissance et la nutrition des plants	98

6	Discussion	103
6.1	Le sol	103
6.1.1	Le sol brut	103
6.1.2	Le sol dans la rhizosphère	105
6.2	La solution du sol	105
6.2.1	La solution du sol brut	105
6.2.2	La solution du sol dans la rhizosphère	107
6.3	Les racines	110
6.3.1	Les racines fines vivantes	110
6.3.2	Les racines fines mortes	113
6.3.3	Turnover des racines fines	114
6.3.4	La capacité d'échange racinaire	115
6.3.5	La teneur en éléments minéraux dans les racines fines	116
6.3.6	Les grosses racines	118
6.4	Les mycorhizes	118
6.5	La croissance et la nutrition des arbres	120
7	Conclusion	123
7.1	La généralisation	123
7.2	Les mécanismes	125
7.3	Les indicateurs	128
7.4	Les perspectives	128
	Références Bibliographiques	131
	Annexe A : les papiers	145
	Annexe B : fiches de données	257

## Liste des annexes A : les papiers

<i>Sites (1) et (2) de la Croix-Scaille</i>	Page
I. Bakker M R, Nys C & J-F Picard The effects of liming and gypsum applications on a sessile oak ( <i>Quercus petraea</i> (M.) Liebl.) stand at La Croix-Scaille (French Ardennes) I. Site characteristics, soil chemistry and aerial biomass. <i>Plant and Soil</i> <b>00</b> : 1-10, 1998 repris dans cet œuvre avec la permission de Kluwer Academic Publishers	145
II. Bakker M R The effect of lime and gypsum applications on a sessile oak ( <i>Quercus petraea</i> (M.) Liebl.) stand at La Croix-Scaille (French Ardennes) II. Fine root dynamics. <i>Plant and Soil</i> <b>00</b> : 1-13, 1998. repris dans cet œuvre avec la permission de Kluwer Academic Publishers	157
 <i>Généralisations par les expériences in-situ</i>	
III. Bakker M R Fine-root parameters as indicators of sustainability of forest ecosystems. Présentation de poster au Conférence Bioénergie, Edinburgh, Ecosse, septembre 1997. A paraître dans <i>For. Ecol. and Manage.</i> repris dans cet oeuvre avec la permission d'Elsevier Science	173
IV. Bakker M R & C Nys Fine roots and mineral nutrition of Oak in response to lime-induced differences in site fertility. Présentation de poster au 16ième Congrès Mondial du Science de Sol, Montpellier, août 1998. Première version du papier apparue sur Cédé-rom. Version finale à soumettre aux <i>Annales des Sciences Forestières.</i>	185
V. Bakker M R Fine roots of pedunculate oak ( <i>Quercus robur</i> L.) in the Netherlands seven years after liming. <i>Netherlands Journal of Agricultural Science</i> <b>46</b> : 213-226, 1998. Repris dans cet œuvre avec la permission de l'éditeur en chèn de <i>Neth. J. Agr. Sci.</i>	193
VI. Bakker M R, Garbaye J & C Nys Effect of liming on the ectomycorrhizal status of oak. soumis à <i>For. Ecol. and Manage.</i>	205
 <i>Explications par des expériences de laboratoire</i>	
VII. Bakker M R, Kerisit R, Verbist K & C Nys Effects of liming on rhizosphere chemistry and growth of fine roots and of shoots of sessile oak ( <i>Quercus petraea</i> ). Présentation orale au Conférence IUFRO 'The supporting roots - structure and function', juillet 1998 à Bordeaux. Papier soumis à <i>Plant and Soil.</i>	219
VIII. Bakker M R, Dieffenbach A & J Ranger Soil solution chemistry in the rhizosphere of roots of Sessile Oak ( <i>Quercus petraea</i> ) as influenced by lime. Soumis à <i>Plant and Soil.</i>	235
IX. Bakker M R & C Nys Effect of liming on the fine root cation exchange capacity of Oak ( <i>Quercus petraea</i> (M.) Liebl.). à soumettre	245

## Liste des annexes B : fiches de données

	Page
Annexe 3.1 Inventaire des peuplements.	253
Annexe 3.2 Pré-étude CEC racinaire.	256
Annexe 4.1 Fiches de données pour le sol du terrain.	259
Annexe 4.2 Fiches de données de la solution du sol du terrain.	263
Annexe 4.3 Fiches de résultats pour les racines.	265
Annexe 4.4 Fiches de résultats pour les mycorhizes.	275
Annexe 4.5 Fiches de données des éléments minéraux dans les racines fines.	283

## Liste des figures

- Figure 1.1 Vue synoptique des paramètres pris en compte sur le terrain, objectif principal des études et types de sites utilisés.
- Figure 1.2 Vue synoptique des paramètres pris en compte en laboratoire, l'objectif principal de ces expériences visant les mécanismes.
- Figure 3.1 La localisation des dix sites.
- Figure 3.2 Des différents morphotypes d'ectomycorhizes.
- Figure 3.3 Mesure de pH.
- Figure 3.4 Position des mesures de pH.
- Figure 3.5 Position des micro bougies.
- Figure 3.6 Un micro lysimètre.
- Figure 3.7 Boitier d'échantillons pour l'eau de la rhizosphère.
- Figure 4.1 Evolution des cations échangeables du sol dans le temps pour le témoin à 4 profondeurs ; site (1) de la Croix-Scaille.
- Figure 4.2 L'effet de l'amendement sur les caractéristiques du sol : site 1 (ancien) et site 2 (nouveau) de la Croix-Scaille (statistiques uniquement pour le site 1 ; \* = un effet traitement dans cet horizon significatif à 5% et n.s. = non significatif).
- Figure 4.3 Distribution dans le témoin de la biomasse des racines fines en  $\text{kg ha}^{-1}$  (a), de la densité racinaire des racines fines en  $\text{cm cm}^{-3}$  (b), et de la longueur spécifique en  $\text{m g}^{-1}$  (c) dans le profil pour les six périodes d'échantillonnage (de juin 1994 à mars 1996) pour le site (1) de la Croix-Scaille.
- Figure 4.4 Evolution (de juin 1994 à mars 1996) de la biomasse ( $\text{kg ha}^{-1}$ ) et de la longueur totale ( $10^6 \text{ m ha}^{-1}$ ) des racines fines pour les sites (1) et (2) de la Croix-Scaille (t-test utilisé pour valider les différences entre périodes au seuil de  $p < 0.05$ , soit sur l'ensemble de 0-45 cm, soit horizon par horizon ; les différences sont indiquées par des lignes pointillées finement plus le symbole du traitement. Pour le témoin ces résultats ne sont pas répétés sur les courbes de droite).
- Figure 4.5 Distribution de la biomasse des racines fines en  $\text{kg ha}^{-1}$  (a), de la densité racinaire des racines fines en  $\text{cm cm}^{-3}$  (b) et de la longueur spécifique en  $\text{m g}^{-1}$  (c) dans les profils du sol des sites (1) et (2) de la Croix-Scaille (les différences significatives entre traitements sont indiquées avec des étoiles et spécifiées en texte).
- Figure 4.6 Distribution dans le profil du sol du pourcentage de la biomasse des racines très fines ( $< 0.5 \text{ mm}$  diamètre) dans la classe fine ( $< 2.0 \text{ mm}$ ) basée sur deux répétitions par traitement et horizon.
- Figure 4.7 Evolution avec le temps du pourcentage de la biomasse des racines très fines ( $< 0.5 \text{ mm}$  diamètre) dans la classe des racines fines ( $< 2.0 \text{ mm}$ ) pour quatre niveaux.
- Figure 4.8 Evolution dans le temps du pourcentage des racines mortes (exprimé en masse et longueur) pour les sites (1) et (2) de la Croix-Scaille.
- Figure 4.9 Rapport vivant/mort des racines fines dans le profil (basé sur la longueur) pour le site (2) de la Croix-Scaille (stat. par horizon ; ns = non significatif et nd = non déterminé).
- Figure 4.10 Evolution avec le temps de la masse et de la longueur totale des racines fines mortes pour les sites (1) et (2) de la Croix-Scaille.

- Figure 4.11 Evolution avec le temps de la proportion de masse des grosses racines sur l'ensemble des racines pour les sites (1) et (2) de la Croix-Scaille.
- Figure 4.12 Variation saisonnière du nombre d'apex mycorhizés, du nombre d'apex par cm de longueur de racine fine et proportion relative des morphotypes ectomycorhiziens (moyenne sur 0-15 cm pour la site (2) de la Croix-Scaille).
- Figure 4.13 Croissance des arbres : évolution de l'index radial (dendrochronologique) pour les trois traitements du site (1) de la Croix-Scaille (analyses réalisées par J-F Picard).
- Figure 4.14 Effet de l'amendement (différences absolues) sur le taux de saturation en bases échangeables dans les horizons du sol en fonction du temps écoulé depuis l'application pour les 10 sites expérimentaux.
- Figure 4.15 Effet de l'amendement (différences absolues) sur la CEC dans les horizons du sol en fonction du temps écoulé depuis l'application pour les 10 sites expérimentaux.
- Figure 4.16 Densité en longueur ( $\text{cm cm}^{-3}$ ) des racines fines par site en fonction de la profondeur (ligne et symbole plein = témoin; ligne pointillée et symbole vide = Ca) ; les étoiles indiquent des différences à  $p < 0.05$  dans l'horizon considéré entre le Témoin et l'amendement et ns = non significatif.
- Figure 4.17 Longueur spécifique des racines fines par site en fonction de la profondeur (ligne et symbole plein = témoin ; ligne pointillée et symbole vide = Ca) ; les étoiles indiquent des différences à  $p < 0.05$  dans l'horizon considéré entre le Témoin et l'amendement, ns = non significatif et nt = non testé.
- Figure 4.18 Effet de l'amendement sur le pourcentage de la biomasse totale des racines fines en-dessous de 30 cm de profondeur en fonction du temps écoulé depuis l'application (différences absolues des pourcentages => Ca - Témoin) ; sites indiqués par leurs abrégés.
- Figure 4.19 Effet de l'amendement sur la biomasse et la longueur totale des racines fines en fonction du temps écoulé depuis l'application (différences absolues => Ca - Témoin ; les symboles indiquent si l'effet observé est significatif (\*) ou non significatif (ns) dans au moins un horizon à  $p < 0.05$ ) ; les sites sont indiqués par leurs abrégés.
- Figure 4.20 Effet de l'amendement sur le ratio vivant/mort des racines fines (rapport de masse) en fonction du temps écoulé depuis l'application (différences absolues en ratio => Ca - Témoin) ; sites indiqués par leurs abrégés.
- Figure 4.21 Effet de l'amendement (différences absolues => Ca - Témoin) sur le rapport d'éléments minéraux Ca/Al (mole/mole) des racines fines à quatre niveaux en fonction du temps écoulé depuis l'application (sites indiqués par leurs abrégés).
- Figure 4.22 Nombre d'apex mycorhizés par cm de racine pour le traitement Ca (trait pointillé) et le témoin (trait continu) dans le profil du sol des 10 sites. Le nombre total des apex mycorhizés en  $10^9 \text{ ha}^{-1}$  est indiqué en bas à droite (les symboles indiquent un effet traitement significatif à  $p < 0.05$  (\*), un effet non significatif (ns) ou non testé (nt) dans au moins un horizon).
- Figure 4.23 Effet de l'amendement sur la proportion relative des mycorhizes de type A2 ou de type Ctot en fonction du temps écoulé depuis l'application (gains ou pertes par rapport au témoin en différences absolues des pourcentages => Ca - Témoin) ; sites indiqués par leurs abrégés.
- Figure 4.24 Illustrations des relations entre les morphotypes ectomycorhiziens C1 et C2, et le pH : a) site de Fontainebleau inclu et b) site de Fontainebleau exclu.

- Figure 5.1 Effet du carbonate et du sulfate sur les caractéristiques du sol brut dans les horizons A et B (les lettres indiquent une différence significative au seuil de  $p < 0.05$  ; Na et K ne sont pas présentés).
- Figure 5.2 Rapport racines vivantes / racines mortes des masses de racines fines ( $< 2$  mm) ; expérience de laboratoire (les lettres différentes indiquent des différences au seuil  $p < 0.05$ ).
- Figure 5.3 (a) Effets des traitements sur la proportion relative de Mg, Al et Ca sur la CEC-racinaire des racines jeunes, blanches, non-subérisées ; (b) idem pour des racines plus âgées, brunâtres, subérisées ; et (c) effets sur le rapport Ca/Al pour les deux types de racines (lettres différentes = sign. au seuil de  $p < 0.05$ ).
- Figure 5.4 Comparaisons des solutions du sol dans le sol brut (en blanc) et rhizosphérique (en noir) pour le traitement carbonate et le témoin (différences significatives \* =  $p < 0.05$ , \*\* =  $p < 0.01$  et \*\*\* =  $p < 0.001$ ).
- Figure 5.5 Comparaisons de l'amendement (en noir) avec le témoin pour la solution du sol du sol brut et rhizosphérique (différences significatives \* =  $p < 0.05$ , \*\* =  $p < 0.01$  et \*\*\* =  $p < 0.001$ ).
- Figure 5.6 Modification de la différence des valeurs du rapport Ca/Al des solutions brutes et rhizosphériques ( $\Rightarrow$  valeur rhizosphère - valeur brute) par l'amendement.
- Figure 5.7 Seuils approximatifs des concentrations en solution au-dessus desquels il n'y a pas d'appauvrissement (exemple Ca,  $\text{NO}_3^-$ ) ; présentées sont les valeurs des différentes expériences pour le témoin (T) et l'amendement  $\text{CaCO}_3$  (Ca) pour la solution du sol brut et rhizosphérique (nd = pas déterminé) ; les symboles indiquent la signification des effets par expérience.
- Figure 5.8 Changement de pH dans la rhizosphère pour le témoin, le carbonate et le sulfate (les valeurs exprimées par rapport à la moyenne de la matrice ; indiquée entre parenthèses).
- Figure 5.9 Rapport biomasse aérienne moyenne / biomasse racinaire moyenne : A) valeurs non standardisées et B) valeurs pondérées sur la moyenne de chaque expérience ( $a > b$  au seuil de  $p < 0.054$ ).
- Figure 7.1 Organigramme des conclusions

## Liste des tableaux

- Tableau 3.1 Caractéristiques générales des 10 stations.
- Tableau 3.2 Caractéristiques des expériences *in situ*.
- Tableau 3.3 Les expériences de laboratoire (avec T = témoin, C=amendement Ca et S= sulfate).
- Tableau 4.1 Caractéristiques moyennes de la solution du sol en mars 1995, cinq ans après les traitements pour le site (1) et 1 an après pour le site (2) de la Croix-Scaille ; échantillons prélevés au milieu des couches à 3 cm (A11), 10 cm (A1(B)), 20 cm (B) et 35 cm (B).
- Tableau 4.2 CEC racinaire des racines en fonction du traitement et des horizons de la Croix-Scaille (sites (1) et (2)).
- Tableau 4.3 Valeurs sommées de la CEC-racinaire totale (Mg+Al+Ca+K), pourcentage d'occupation de la CEC-racinaire par Al et Ca, et rapport molaire Ca/Al (données regroupées de juin et septembre des sites (1) et (2) de la Croix-Scaille) pour les racines fines de la couche 0-15 cm.
- Tableau 4.4 Dynamique des racines fines pour les sites (1) et (2) de la Croix-Scaille : estimations de la production (P), de la mortalité (M), de la décomposition (D) et le taux de turnover (Tr) (le rapport entre la moyenne de P et M divisée par la biomasse moyenne des racines fines vivantes).
- Tableau 4.5 Composition minérale ( $\text{g kg}^{-1}$ ) des racines fines (statistiques pour 0-45 cm ; horizon par horizon).
- Tableau 4.6 Composition minérale moyenne des racines fines vivantes (en  $\text{g kg}^{-1}$ ) pour les couches 0-45 cm et les 3 périodes de 1995 pour les sites (1) et (2) de la Croix-Scaille.
- Tableau 4.7 Quantité moyenne d'éléments minéraux immobilisée dans les racines fines vivantes (en  $\text{kg ha}^{-1}$ ) en 1995 pour les sites (1) et (2) de la Croix-Scaille.
- Tableau 4.8 Effet de l'amendement sur les mycorhizes. Nombre total des apex avec mycorhizes (M en  $10^9 \text{ ha}^{-1}$ ), nombre d'apices par cm de longueur des racines fines (N/l), pourcentage de mycorhizes par morphotype ectomycorhizien (A1-C2(X)) pour quatre périodes d'échantillonnage dans les sites (1) et (2) de de la Croix-Scaille.
- Tableau 4.9 Variations saisonnières des morphotypes ectomycorhiziens pour les sites (1) et (2) de la Croix-Scaille (période a = 3.1995 ; b = 6.1995 ; c = 9.1995 et d = 3.1996).
- Tableau 4.10 Composition foliaire moyenne en 1992, 1993 et 1996, 2 à 6 ans après les traitements pour les sites (1) et (2) de la Croix-Scaille.
- Tableau 4.11 Effets de l'amendement par rapport au témoin sur les caractéristiques du sol des dix sites : Effets globaux (toutes les couches) et effets par couche.
- Tableau 4.12 Résumé des effets de l'amendement sur les racines fines des dix sites.
- Tableau 4.13 Pourcentage des racines très fines ( $< 0.5 \text{ mm}$  diamètre) dans la classe des racines fines ( $< 2.0 \text{ mm}$ ) pour la longueur (moyenne du profil) ou la biomasse (soit moyenne du profil, soit par couche) en fonction du site et du traitement.
- Tableau 4.14 Nécromasse des racines fines (FRN), longueur des racines fines mortes (FRNL), nécromasse de l'ensemble des racines (RN), et longueur de l'ensemble des racines mortes (RNL) pour les dix sites et en fonction du traitement.

- Tableau 4.15 Composition minérale moyenne (de toutes les couches) des racines fines ( $\text{g kg}^{-1}$ ) pour les dix sites.
- Tableau 4.16 Biomasse et longueur des grosses racines ( $> 2$  mm en diamètre) par site et en fonction du traitement.
- Tableau 4.17 Effets de l'amendement sur la croissance des arbres.
- Tableau 4.18 Composition foliaire ( $\text{g kg}^{-1}$ ) dans le témoin et le traitement Ca.
- 
- Tableau 5.1 Effets des traitements sur la composition de la solution du sol.
- Tableau 5.2 Effets des traitements carbonate et sulfate sur la biomasse et longueur des racines fines (en g et cm minirhizotron<sup>-1</sup>, respectivement) pour l'ensemble du profil et la longueur spécifique ( $\text{m g}^{-1}$ ) pour chaque horizon séparé.
- Tableau 5.3 La répartition sur la CEC-racinaire des racines fines de 4 éléments (en valeurs absolues et en valeurs relatives) en fonction des horizons du sol (A ou B) et du type de racines (jeunes et blanchâtre ou plus anciennes et brunâtres); expériences en laboratoire.
- Tableau 5.4 Effets des traitements carbonate et sulfate sur les concentrations moyennes d'éléments minéraux dans les racines fines en  $\text{g kg}^{-1}$  (expérience en laboratoire avec  $n = 6$  minirhizotrons par traitement).
- Tableau 5.5 Les effets des traitements carbonate et sulfate (expériences en laboratoire) sur le gradient rhizosphérique du sol.
- Tableau 5.6 Effet du traitement carbonate sur le rapport Ca/Al dans la solution du sol brut et rhizosphérique.
- Tableau 5.7 Effets des traitements carbonate, sulfate et témoin sur la valeur moyenne du pH dans l'horizon B en fonction des positions relatives de l'électrode par rapport à la racine pour les trois séries de mesures (voir Figure 3.4 et 5.8 pour les positions).
- Tableau 5.8 Effets des traitements carbonate et sulfate sur la croissance des semis;  $n$  = nombre de semis,  $H$  = hauteur des semis,  $D$  = diamètre du semis,  $N_f$  = nombre des feuilles,  $W_f$  = poids sec des feuilles,  $W_{tb}$  = poids sec de la tige et des rameaux, et  $W_{tot}$  = poids sec total des semis.
- Tableau 5.9 Effets des traitements carbonate et sulfate sur la composition foliaire pour les expériences de laboratoire.
- Tableau 5.10 Concentrations moyennes en éléments minéraux en  $\text{g kg}^{-1}$  dans des différentes parties des semis de chêne après 5 mois de croissance (expérience de laboratoire de l'été 1996), pour  $n$  = nombre de semis ou nombre de minirhizotrons (en cas de racines).
- Tableau 5.11 Quantité totale d'éléments immobilisés par semis en mg, après 5 mois (expérience de laboratoire; valeurs pondérées sur le nombre des semis par minirhizotron).
- Tableau 5.12 Effet du traitement sur la valeur des rapports molaires Ca/Al et Mg/Al dans les tissus des compartiments des semis après 5 mois d'expérimentation de laboratoire (expérience 4).
- Tableau 5.13 Pourcentage moyenne de la répartition des éléments minéraux entre les compartiments dans la biomasse des semis (expérience de laboratoire de l'été 1996 avec nombre de répétitions de 4 minirhizotrons).

1

# INTRODUCTION

# 1 Introduction

## 1.1 Contexte

Des dépérissements de peuplements forestiers sont rapportés pour plusieurs essences. Ils sont observés dans la plupart des pays européens dès les années 1980 sur des sols pauvres et acides (Ulrich *et al.* 1979, Ulrich 1990, Hüttl et Zöttl 1993). Ce phénomène est attribué à une combinaison de sources naturelles et de dépôts atmosphériques acides ou potentiellement acidifiants, d'origine naturelle ou anthropique, qui provoquent des effets négatifs sur la capacité tampon du système, le fonctionnement racinaire et les prélèvements d'éléments minéraux par les arbres (Van Breemen *et al.* 1983, Rost-Siebert 1985, Murach et Schünemann 1985). Cette acidification peut entraîner une perte d'éléments nutritifs pour ce système et des dommages aux racines en présence de concentrations élevées ou d'équilibre de Mn ou Al dans leurs formes phyto-toxiques (Rost-Siebert 1985, Eldhuset *et al.* 1987, Paganelli *et al.* 1987, Noble *et al.* 1988, Ebben 1989, Boudot *et al.* 1994).

Cette acidification induit souvent une déficience d'éléments basiques tels que le calcium (Ca) et le magnésium (Mg) et un système racinaire moins développé. Les arbres sont alors plus sensibles à la sécheresse (Olsthoorn 1998). Un autre paramètre important est la pollution azotée, dont la forme ammoniacale est également acidifiante. Les ions basiques  $\text{Ca}^{2+}$  et  $\text{Mg}^{2+}$  peuvent atténuer la toxicité de l'aluminium et de l'ammonium et les rapports cation/ $\text{Al}^{3+}$  ou cation/ $\text{NH}_4^+$  dans la solution du sol ou dans les tissus racinaires sont souvent utilisés pour évaluer la toxicité et / ou le stress dans le système (Rost-Siebert 1985, Roelofs *et al.* 1985, Cronan et Grigal 1995).

Dans la rhizosphère, c'est-à-dire la zone sous influence directe des racines, le pH et les concentrations en éléments sont souvent différents de ceux du sol brut (Nye et Tinker 1977, Schaller et Fischer 1985, Keltjens et Van Ulden 1987, Gijsman 1990, Hinsinger *et al.* 1991). A la suite des processus d'excrétion, d'exsudation et de prélèvement, il s'établit des gradients (de concentration ou de déplétion) de nutriments minéraux, de pH, d'exsudats, d'activité microbienne et mycorhizienne entre la surface racinaire et le sol brut (Smiley 1979, Foster et Bowen 1982, Garbaye *et al.* 1986, Marschner 1995). C'est donc un point important pour l'absorption et le prélèvement racinaire.

L'apport d'amendements calcaro-magnésiens s'avère être une technique efficace pour améliorer la vitalité et la productivité des peuplements installés dans les stations désaturées et acides (Bonneau *et al.* 1990, Nys 1989, Weissen *et al.* 1988, Schüler et Zwick 1992). Le calcium et le magnésium déplacent l'aluminium des sites d'échanges (Reiter *et al.* 1986, Meyer et Ulrich 1990), rétablissant un équilibre favorable pour le développement du cortège rhizosphérique (Devèvre 1990). Néanmoins, Persson et Ahlström (1990/1991) ont remarqué qu'un amendement peut avoir des effets négatifs sur la croissance racinaire, surtout en combinaison avec des dépôts azotés élevés, entraînant une diminution de la productivité de la forêt et de la minéralisation de la matière organique ; les mycorhizes semblent également être affectées (Lehto 1994ab). Hormis une tendance à une augmentation de la longueur racinaire spécifique (en  $\text{m g}^{-1}$ ), les amendements ne semblent pas influencer significativement le développement des racines fines à long terme (Clemensson-Lindell et Persson 1993), car l'impact positif initial diminue ou disparaît 8 à 10 ans après apport initial de l'amendement.

L'amendement peut avoir ainsi à la fois des effets positifs ou négatifs sur le développement des racines, en fonction du site, de l'espèce (Eriksson et Rosen 1994) et de la solubilité du produit (Hüttel et Zöttl 1993). Théoriquement, un mélange de  $\text{CaCO}_3$  et de  $\text{CaSO}_4$  devrait fournir de meilleurs résultats qu'un apport séparé (Nys 1991, Belkacem 1993).

## 1.2 Objectifs et hypothèses

Le chêne est une espèce très répandue en France et se trouve souvent sur des sols pauvres ou appauvris. Par ailleurs, les effets de la fertilisation et des apports calciques sur cette espèce sont inconnus, justifiant la mise en place d'une étude sur l'effet des amendements sur le chêne. Trois objectifs ont été formulés au début de cette étude :

- i) mesures des effets *in situ* d'un amendement sur les racines,
- ii) compréhension de mécanismes par des expériences de laboratoire et,
- iii) importance des paramètres racinaires pour des études d'écosystèmes.

Le but central de ce projet est "l'interface sol - solution du sol - racine", afin d'expliquer les effets généraux de l'amendement sur les racines *in situ*. Le troisième objectif a une importance moindre et peut servir d'évaluation.

**Objectif 1 : Déterminer les effets d'un amendement sur la zone d'enracinement du chêne (*Quercus petraea* (M.) Liebl.), leurs évolutions dans le temps en fonction de l'âge du peuplement et des stations forestières.**

Pour atteindre l'objectif 1, des études intensives sont menées sur le terrain (chapitre 4) sur deux sites principaux dans les Ardennes (la Croix-Scaille) où l'on a appliqué plusieurs traitements calciques (sous forme de carbonate, de sulfate ou d'un mélange des deux) pour comprendre les mécanismes. Le suivi de ces deux sites a duré deux ans, afin de mesurer les effets saisonniers et inter-annuels. Ceci est complété par des échantillonnages ponctuels dans huit autres sites comparant traitements calciques et témoins, afin de pouvoir généraliser les résultats à d'autres types de station et d'autres âges de peuplement. L'hypothèse générale de travail pour cet objectif se formule ainsi : L'amendement améliore les conditions du sol (augmentant le pH et la disponibilité en Ca et réduisant l'Al toxique). Il augmente la minéralisation et stimule la croissance racinaire. Cette hypothèse est divisée en six points :

1. Dans les sols acides, les amendements calciques vont augmenter le pH et les concentrations en Ca échangeable, au moins en surface. Cela entraînera une hausse de la minéralisation et de la disponibilité en Ca, tandis que l'occupation des sites du complexe d'échange par l'Al diminuera.

2. Suite à cette amélioration des conditions de croissance et de disponibilité de nutriments, la biomasse racinaire augmentera en surface. En profondeur il peut y avoir également une stimulation du développement racinaire liée à l'exploration du sol pour l'approvisionnement en eau ou en réponse à des zones localement enrichies en certains éléments nutritifs.

3. Le carbonate ( $\text{CaCO}_3$ ) agit comme un 'apport de réserve' avec une réaction lente et d'abord limitée aux horizons de surface, mais qui est durable à moyen ou long terme. Le sulfate ( $\text{CaSO}_4$ ) a une action rapide et agit jusque dans les horizons minéraux, mais il peut engendrer des concentrations temporairement élevées d'Al dans la solution (Nys 1991, Belkacem 1993).

Cette solubilité du sulfate, provoque une migration importante de  $\text{Al}^{3+}$ ,  $\text{Ca}^{2+}$  et  $\text{SO}_4^{2-}$  vers les couches plus profondes, en sorte que les effets sur le pH et la minéralisation dans les couches superficielles sont plus limités. En revanche, en raison de l'augmentation du  $\text{Ca}^{2+}$  et la diminution de l' $\text{Al}^{3+}$ , une stimulation de la croissance racinaire est attendue dans les couches plus profondes.

4. Comparativement au témoin, l'activité biologique est supposée être plus élevée dans le traitement amendé ; celle-ci devrait y accélérer la décomposition et la minéralisation des racines mortes.

5. Avec le temps on peut s'attendre à ce que les effets de l'amendement sur la quantité des racines fines ne soient plus significatifs (Clemensson-Lindell et Persson 1993). Les effets peuvent alors être nuls, négatifs ou bien positifs avec, dans ce dernier cas, une meilleure efficacité du système c'est-à-dire une adaptation du système racinaire avec une allocation plus importante dans la partie aérienne, donc un rapport biomasse aérienne/racinaire plus élevé.

6. L'abondance et la composition des ectomycorhizes sur les racines peuvent être modifiées par l'augmentation du pH après apport d'amendement et ces changements seront une fonction de l'espèce mycorhizienne.

Pour expliquer ces hypothèses testées sur les études *in situ*, des expérimentations de laboratoire (serre) sont mises en place (objectif 2) :

**Objectif 2 :** *Déterminer dans quelle mesure ces modifications observées dans la zone racinaire correspondent à des changements dans la rhizosphère (pH rhizosphérique, capacité d'échange racinaire, sol et solution du sol rhizosphérique), et permettent d'expliquer ces différences observées.*

Pour cela, le sol de l'expérience *in situ* dans les parcelles non-traitées des dispositifs de la Croix-Scaille est prélevé afin de conduire des expériences contrôlées dans des minirhizotrons en laboratoire (chapitre 5). Les mêmes amendements et doses que sur le site de la Croix-Scaille sont appliqués. On suppose que les amendements exercent des effets similaires à ceux du terrain et on individualise les processus de fonctionnement de l'interface rhizosphérique. Les hypothèses suivantes sont formulées :

7. Après la stimulation de la minéralisation par l'amendement, le  $\text{NO}_3^-$  sera la forme prédominante de la nutrition azotée et ainsi le pH dans la rhizosphère sera plus élevé que celui du sol brut et sur une longueur d'apex plus étendue (Gijssman 1990).

8. La longueur d'apex avec un prélèvement actif du Ca et du Mg, sera plus étendue après amendement et en même temps, la compétition vis-à-vis de l'Al étant plus favorable, le Ca et le Mg occuperont proportionnellement plus de sites d'échanges sur les parois cellulaires.

9. Suite à ces changements d'équilibres chimiques (sol et solution) après amendement, le niveau des prélèvements sera plus élevé après amendement, menant à un gradient rhizosphérique plus élevé au niveau de la phase échangeable du sol et des solutions du sol (en particulier pour Al, Ca, Mg,  $\text{NO}_3^-$ ).

10. Suite à tous ces changements dans le sol et la rhizosphère, les conditions de prélèvement et de fonctionnement des racines sont améliorées, menant à une meilleure nutrition en Ca et Mg des chênes amendés.

Initialement beaucoup de paramètres potentiels avaient été retenus, il est proposé d'évaluer l'utilité de ces paramètres pour les études d'écosystèmes (objectif 3).

**Objectif 3 : Quels sont les paramètres du sol et de la racine qui ont changé de façon la plus systématique après apport de l'amendement? Est-il envisageable de définir un ensemble de méthodes et d'indicateurs utilisables en pratique pour évaluer l'état de fonctionnement de l'écosystème forestier?**

11. Il a été supposé que la disponibilité en éléments majeurs (N, Ca, Mg, K, P), les indicateurs de déséquilibre potentiel dans divers compartiments (Al, Ca/Al), les paramètres du prélèvement (biomasse, densité et longueur spécifique des racines, mycorhizes), ainsi que le fonctionnement rhizosphérique étaient tous des paramètres importants.

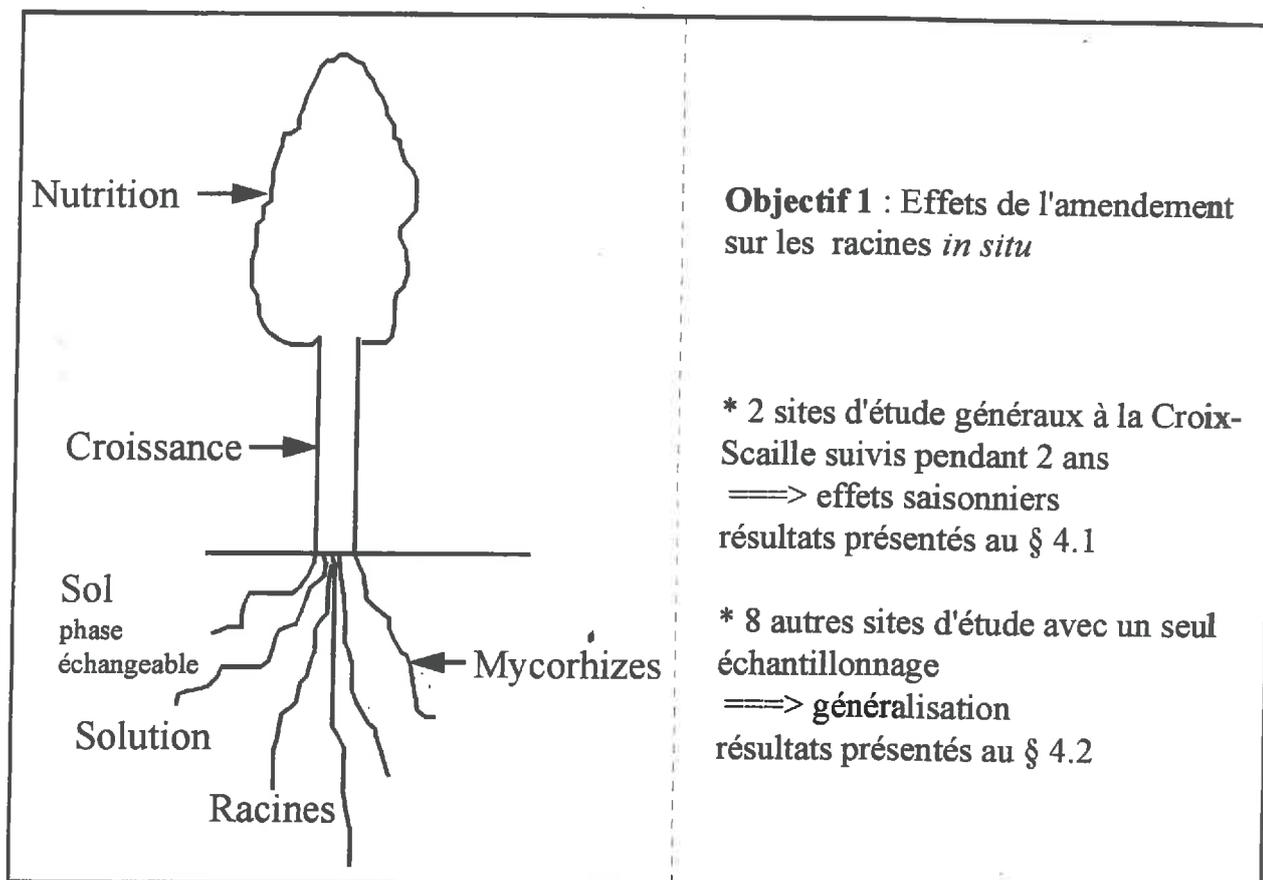
### 1.3 Synopsis

Pour atteindre les divers objectifs et vérifier les hypothèses associées à ceux-ci, des expériences *in situ* et en laboratoire sont réalisées. Le contexte de ce travail est décrit plus en détail dans le chapitre 2.

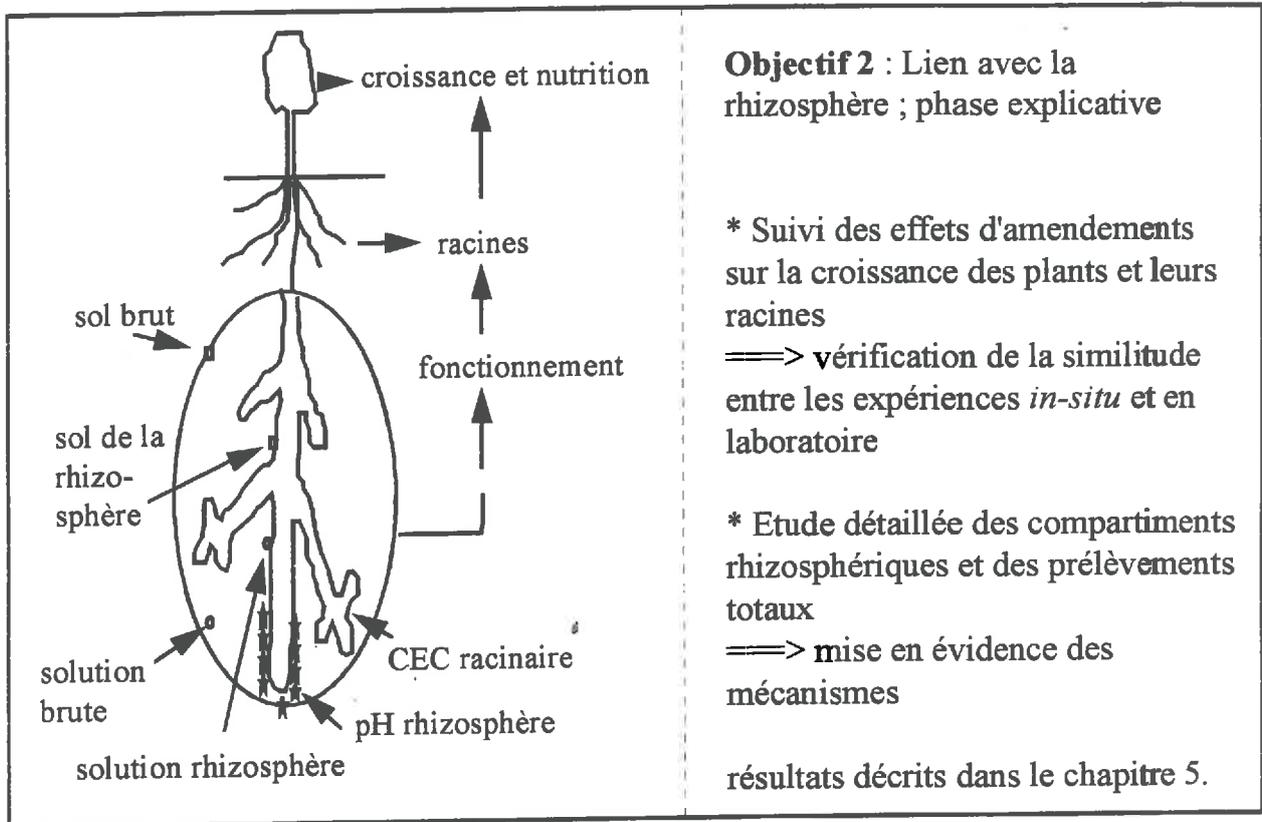
Les travaux *in situ* (voir aussi Figure 1.1) ont pour objet de décrire l'état des lieux, de déterminer l'effet de l'amendement et de voir si les observations sont communes à l'ensemble des sites (*objectif 1*). Sur les deux sites généraux de la Croix-Scaille (voir § 3.1 et 4.1), 3 traitements calciques ( $\text{CaCO}_3$ ,  $\text{CaSO}_4$ , 80%  $\text{CaCO}_3$  + 20 %  $\text{CaSO}_4$ ) ont été comparés au témoin dans un dispositif ancien (site 1) et nouveau (site 2). Les observations ont été poursuivies pendant 2 ans, pour saisir les variations saisonnières et le renouvellement (turnover) racinaire (papiers I et II en annexe A). L'ancien dispositif a ainsi été échantillonné 4 et 5 ans après l'apport des amendements et le nouveau dispositif 1 ans après.

Dans 8 autres sites, l'échantillonnage est effectué une seule fois (§ 3.1, 3.2 et 4.2) pour généraliser les résultats (papiers III et IV en annexe A). L'étude sur les deux sites situés aux Pays-Bas (Sint-Anthonis, *Quercus robur*) et l'effet sur les mycorhizes sur l'ensemble des dix sites ont fait chacun l'objet d'un papier (papiers V et VI en annexe A).

Pour déterminer les processus racinaires (mécanismes ; objectif 2), plusieurs expériences de laboratoire sont menées (voir Figure 1.2, § 3.2.2 et chapitre 5 ; papier VII en annexe A). Des nouvelles techniques ont été appliquées pour échantillonner la solution rhizosphérique (papier VIII en annexe A) ou adaptées pour déterminer la capacité d'échange racinaire (papier IX en annexe A). Dans la partie synthétique (chapitre 6) les résultats sont discutés et comparés avec la bibliographie. Les différentes études sont partiellement utilisées pour atteindre l'objectif 3 (voir aussi papiers III, IV et VII). Finalement les conclusions sont décrites dans le chapitre 7.



**Figure 1.1** Vue synoptique des paramètres pris en compte sur le terrain, objectif principal des études et types de sites utilisés.



**Figure 1.2** Vue synoptique des paramètres pris en compte en laboratoire, l'objectif principal de ces expériences visant les mécanismes.

2

CONTEXTE GENERAL

## 2 Contexte général

### 2.1 Les sols acides

#### 2.1.1 L'acidification du sol et de la solution du sol

L'acidification naturelle due à une production interne de protons dans le système ou au prélèvement et à la rétention nette de cations basiques par la végétation, peut être tamponnée sous conditions naturelles, entre autre par des processus d'altération des minéraux. Cependant, des dépôts anthropogènes additionnels, peuvent sérieusement affecter la capacité tampon du système sur des sites pauvres (Andersson et Persson 1988). Celle-ci peut être définie comme la capacité de neutraliser l'acidité (Van Breemen *et al.* 1983). Quand la charge acide excède la capacité de neutralisation (de l'acidité), il y a une diminution progressive du pH du sol. Les concentrations de l'Al et du Mn dans la solution du sol augmentent, le pH diminue et la décomposition de l'humus se ralentit. Il en résulte que l'Al et le Mn, ainsi que des métaux lourds et des cations basiques accompagnés d'anions tel le sulfate peuvent migrer de la zone enracinée vers les couches plus profondes ou vers les eaux de surface des bassins versants (Ulrich *et al.* 1979, Ulrich 1983, Matzner *et al.* 1983 et 1985, Tyler 1987). En plus de l'effet négatif de l'Al, des concentrations élevées d'ammonium sont également défavorables pour la croissance racinaire. Elles sont souvent liées aux dépôts atmosphériques (Roelofs *et al.* 1985, Hüttil et Zöttl 1993, Boxman *et al.* 1994, Persson *et al.* 1995).

La toxicité aluminique dépend de sa forme ionique (Rost-Siebert 1985). Des concentrations potentiellement toxiques en Al, protons ou ammonium peuvent en fait être beaucoup moins toxiques en présence de suffisamment de Ca ou Mg, de sorte qu'en général les rapports dans la solution sol de Ca/Al, Mg/Al, ou même  $\text{NH}_4/\text{K}$ ,  $\text{NH}_4/\text{Mg}$  ou  $\text{NH}_4/\text{Ca}$  (Van den Burg 1984, Rost-Siebert 1985, Nihlgård 1985, Roelofs *et al.* 1985, Kruger et Sucoff 1989, Boudot *et al.* 1994, Cronan et Grigal 1995) sont considérés comme des indicateurs plus fiables d'un stress acide que les concentrations d'aluminium, de protons ou d'ammonium seules.

Les seuils limites de toxicité, déterminés au moyen de solutions nutritives dans des expériences en laboratoire, sont rarement atteintes en conditions naturelles. D'une part l'aluminium peut - surtout en surface dans les horizons riches en matière organique (Adams et Moore 1983, Mulder *et al.* 1989, Marschner 1995, Olsthoorn 1998) - être lié à des substances organiques en solution (DOC; 'dissolved organic carbon'). De la même manière, le mucilage, les acides organiques et phénoliques présents dans les exsudats racinaires forment des chélates relativement stables avec le fer et l'aluminium (Marschner 1995). Il en résulte que dans la rhizosphère l'Al est souvent en partie lié aux substances organiques et donc sous une forme moins toxique (Marschner 1995). D'autres décrivent que la toxicité aluminique est réduite si les concentrations en Ca (Göransson et Eldhuset 1987), phosphate ou Si (Barcelo *et al.* 1993, Marschner 1995) sont suffisamment élevées. Il est donc difficile d'expliquer les résultats acquis *in situ* avec les seuils de toxicité obtenus dans des expérimentations en solutions nutritives (Eldhuset *et al.* 1987, Keltjens et Van Loenen 1989, Göransson et Eldhuset 1991, Falkengren-Grerup *et al.* 1995).

### 2.1.2 Les effets d'un amendement sur le sol et la solution du sol

Pour augmenter les stocks d'éléments minéraux dans des écosystèmes forestiers sur des substrats originellement pauvres, appauvris ou acidifiés par l'homme, des amendements et /ou fertilisants sont utilisés. Ils sont appliqués sur les principales essences productives dans un bon nombre de pays afin d'augmenter la production et la vitalité des peuplements. On peut s'attendre à une phase initiale, où un flux d'ions s'effectue vers la base du profil. Excepté une acidification initiale potentielle dans des couches plus profondes (Hütthl et Zöttl 1993), les amendements calciques se sont révélés adéquats pour augmenter le pH, les concentrations en Ca échangeable et en solution (idem pour Ca et Mg si l'apport est sous forme dolomitique), la capacité d'échange cationique et le taux de saturation. A terme, les concentrations en Al et en protons seront plus faibles dans les solutions, soit à cause des équilibres chimiques de dissociation et de solubilisation qui dépendent du pH, soit à cause de la compétition directe avec les cations basiques apportés.

Les déséquilibres nutritifs liés à ceux du prélèvement sont atténués (Heilman et Ekman 1973, Hütthl 1989, Joslin et Wolfe 1989, Derome 1990/91, Marschner *et al.* 1992, Fehlen et Picard 1994, Belkacem 1993, Ranger *et al.* 1994).

Un amendement provoque des changements au niveau de la faune et de la flore du sol ; une augmentation de certains groupes et une diminution d'autres (Persson *et al.* 1996). Généralement, le nombre de vers de terre augmente après amendement (Schierl et Kreutzer 1989, Robinson *et al.* 1996, Persson *et al.* 1996), la décomposition aussi, diminuant le rapport C/N (Czerney 1968, Smolander *et al.* 1996). Ce changement du taux de décomposition dépend du rapport C/N initial (Persson *et al.* 1989). Non seulement, l'amendement augmente la mobilisation de la matière organique (Schierl *et al.* 1986), mais il renforce également le transport vers les couches plus profondes de l'Al et des protons, et peut aussi provoquer le transfert de Ca, Mg, K ou  $\text{NO}_3^-$ . Pourtant, les études de Ranger *et al.* (1994) n'ont pas indiqué de pertes supplémentaires de nitrate après amendement, et Hütthl et Zöttl (1993) ont montré que l'effet de l'amendement sur la minéralisation et les pertes dépendent de la station forestière, de l'espèce, de la dose et du temps écoulé depuis cette application. Si le peuplement peut augmenter son taux de croissance, une stimulation des processus biologiques par l'amendement favorise la disponibilité en nutriments (N, Ca, Mg, K). Ils seront ainsi davantage prélevés que perdus par drainage (Ranger *et al.* 1994, Klemmedson *et al.* 1989). Quand le traitement provoque une augmentation de pH plus considérable (vers pH 6 à 6.5), une partie de l'azote peut être immobilisée dans la biomasse bactérienne (Neale *et al.* 1997).

## 2.2 Les racines

### 2.2.1 Le rôle des racines

La production de biomasse des peuplements forestiers et leur vitalité sont une fonction de l'environnement et reflètent à la fois l'influence de l'atmosphère sur les organes de photosynthèse et celle de la fertilité chimique et physique sur les organes de prélèvement. La disponibilité en eau et en nutriments varie en fonction de l'interaction entre l'altération, la minéralisation, la formation du sol, l'activité biologique, la croissance des arbres et les fluctuations saisonnières de l'humidité du sol. Elle oblige le système racinaire à s'adapter. Une telle adaptation concerne généralement les racines fines, liée à la différence fonctionnelle entre

les catégories de racines. Les grosses racines ont une fonction d'ancrer l'arbre et de stocker des réserves. Ses fluctuations en masse et leur mortalité sont limitées ; leur biomasse est le plus souvent exprimée comme une fonction du diamètre du tronc ou de la surface terrière (Canadell et Roda 1991, Kuiper et Coutts 1992). Les racines fines ont la fonction de prélèvement d'eau et de nutriments. Elles présentent des fluctuations importantes de leur biomasse en fonction de la saison et / ou de l'année (Persson 1983, Olsthoorn 1991, Oosterbaan et Nabuurs 1991). Bien que le prélèvement pour un élément (Mg par exemple) ne soit pas entièrement limité aux zones 'non-subérisées' des racines fines, le prélèvement d'eau et des nutriments est plus élevé dans la zone immédiatement derrière l'apex racinaire (Dieffenbach *et al.* 1997). Cela implique la nécessité d'un renouvellement continu des racines, car la subérisation et la déplétion des nutriments autour des racines se produisent assez rapidement (Persson 1983). La partie subérisée des racines est beaucoup plus importante que celle non-subérisée, de sorte que le prélèvement total par ces racines subérisées peut être plus élevé que son activité seule ne le laisse supposer (Bowen 1984). Les racines fines sont un nœud important dans l'évaluation des conditions du site (Squire *et al.* 1978, Clemensson-Lindell et Persson 1993) et la connaissance des racines fines, des mycorhizes associées et de leur dynamique est indispensable pour comprendre les cycles d'éléments dans des écosystèmes forestiers.

Certains événements produisant des changements de la quantité des racines fines sont d'une nature graduelle, aléatoire et plutôt diffuse, créant des sources de nutriments locales stimulant la croissance racinaire vers ces endroits (Persson 1983, Pregitzer *et al.* 1993, Van Vuuren *et al.* 1996). D'autres comme une nappe d'eau élevée en fin d'hiver ou une sécheresse estivale, sont des événements plus réguliers, provoquant des pics de mortalité des racines fines dans le sous-sol en hiver et en surface en été (Olsthoorn 1991), surtout quand la sécheresse coïncide avec des faibles réserves en amidon et en sucres dans les racines (Marshall 1986). La biomasse des racines fines est généralement la plus élevée dans l'humus et dans les 15 premiers cm du sol minéral (horizons organo-minéraux), ce qui traduit une disponibilité élevée en nutriments (Deans 1979, Vogt *et al.* 1981). Des retours importants de nutriments au sol de façon régulière (pluvioléssivats, chute de feuilles) ou irrégulière (après une éclaircie ou la récolte du peuplement, laissant branches et feuillage au sol), augmentent les stocks de nutriments présents dans les couches organiques. Par ailleurs, cette quantité de matière en décomposition dans les couches organiques et donc leur importance pour l'alimentation des racines, augmente avec l'âge du peuplement (Grier *et al.* 1981, Vogt *et al.* 1981). La quantité de racines fines est élevée jusqu'à 50 à 75 cm dans le sol (Meyer 1967, Götsche 1972). Cette profondeur d'enracinement dépend de l'espèce d'arbre (Götsche 1972) et de la profondeur de la roche mère. Des racines très profondes peuvent être essentielles pour le prélèvement d'éléments nutritifs ayant une distribution verticale très hétérogène ou pour le pompage d'eau, surtout en période de sécheresse. Mais elles sont négligeables en termes de biomasse totale ou densité racinaire.

Dans les forêts tempérées ou méditerranéennes, la croissance des racines fines est la plus élevée au printemps et en début d'été, de sorte que le pic de la biomasse est atteint en été ou en automne (Lyr et Hofmann 1967, Deans 1979, Van Praag *et al.* 1988 ; Kummerow *et al.* 1990). C'est un pic de croissance de distribution uni modale. Plus rarement, en raison de conditions climatiques particulières, aucun, 2, ou plusieurs pics peuvent apparaître (Persson 1983, Vogt *et al.* 1986). La biomasse des racines fines fluctue d'une année sur l'autre (Götsche 1972, Olsthoorn 1991).

Les conditions de croissance défavorables sur des sites appauvris ou acidifiés peuvent limiter la croissance des racines fines. Ceci peut être dû à des concentrations toxiques d'Al, de Mn ou d'ammonium, associées avec des concentrations faibles en cations basiques tels le Ca ou le Mg (Rost-Siebert 1985, Meiwes *et al.* 1986, Matzner *et al.* 1986, Eldhuset *et al.* 1987, Göransson et Eldhuset 1987, Hecht-Buchholz *et al.* 1987, Paganelli *et al.* 1987, Fiskesjö 1989, Kruger et Sucoff 1989, Ebben 1989, Grauer et Horst 1990, Marschner 1991, Olsthoorn *et al.* 1991, Raspe 1992, Cronan et Grigal 1995).

Rost-Siebert (1983 et 1985) fut l'un des premiers à définir des seuils de toxicité et de dommages par l'Al sur les racines de l'Épicéa commun en dessous d'un pH de 3.8. En deçà de cette limite, d'autres paramètres entrent également en ligne de compte. Ainsi, le hêtre est plus sensible à des concentrations élevées de  $H^+$  et faibles de  $Ca^{2+}$  qu'à des concentrations élevées en Al (Rost-Siebert 1985). Noble *et al.* (1988) ont montré que la croissance des racines fines était plus faible à pH 4.8 qu'à pH 4.2. Ils ont attribué ceci à la différence de phytotoxicité des différents monomères d'Al présents à pH 4.8 comparés à ceux présents à pH 4.2. Par conséquent, la croissance des racines fines est la mieux prédite par une fonction prenant en compte le Ca et les différentes formes d'Al (Noble *et al.* 1988). Kruger et Sucoff (1989) ont démontré dans une expérience avec *Quercus alba* en solution nutritive, que la biomasse aérienne et racinaire est la mieux corrélée avec le rapport Ca/Al dans la solution. Ebben (1989) a défini un rapport Ca/Al optimal, en dessous duquel les racines subissent des dommages, et au-dessus duquel il n'y a plus de stimulation de croissance. Cronan et Grigal (1995) préconisent des seuils du rapport Ca/Al (mole/mole), dans une analyse critique de la littérature, et définissent des seuils critiques pour la solution du sol ( $\leq 1.0$ ), pour les racines fines ( $\leq 0.2$ ) et pour les feuilles ( $\leq 12.5$ ).

En plus de leurs effets directs sur les racines, des concentrations élevées d'Al peuvent inhiber le prélèvement des autres cations, créant ainsi des déficiences d'éléments tels Ca, Mg, P, K, Zn non seulement dans les racines, mais surtout dans le feuillage (Clarkson et Sanderson 1971, Abrahamsen 1983, Rost-Siebert 1985, Matzner *et al.* 1985, Van Praag *et al.* 1985, Hecht-Buchholz *et al.* 1987, Göransson et Eldhuset 1987, Godbold *et al.* 1987, Asp *et al.* 1988, Bengtsson *et al.* 1988, Hüttl 1989, Ebben 1989, Ulrich 1991, Rengel 1992, Egerton-Warburton *et al.* 1993, Hüttl et Zöttl 1993, Ericsson *et al.* 1995, Ljungström et Nihlgård 1995). Un rapport faible voire décroissant de Ca/Al dans la solution du sol augmente la probabilité de saturation d'Al sur des sites d'adsorption des racines (Cronan 1991). Cela peut provoquer :

- (i) un prélèvement déséquilibré de Ca et Mg et des déséquilibres liés à l'antagonisme de l'Al,
- (ii) des réductions de croissance, une mortalité et un turnover augmenté en réaction à la toxicité de l'Al (Rost-Siebert 1983, Rengel 1992, Cronan et Grigal 1995).

Il est observé que dans les sols les plus pauvres, les racines fines sont plus nombreuses (Meyer 1967). Ceci est interprété comme une réaction de l'arbre aux déficiences en éléments minéraux renforcées par la saturation en Al, pour subvenir à ses besoins en nutriments (Olsthoorn et Tiktak 1991). Si l'acidification atteint surtout les horizons plus profonds, les racines sont plus restreintes aux couches de surface.

Les résultats des tests en laboratoire sur les solutions nutritives doivent être évalués avec précaution avant de les appliquer aux expériences *in situ*. Car les seuils de concentrations toxiques obtenus au cours de ces observations ne sont pas toujours observés *in situ* (Eldhuset *et al.* 1987).

L'acidification du sol peut provoquer des changements dans la ramification des racines, l'élongation racinaire, la longueur spécifique racinaire, les mycorhizes associées (Rost-Siebert 1983 et 1985, Murach 1984, Godbold *et al.* 1987, Joslin et Wolfe 1989, Ebben 1989, Persson et Ahlström 1990/1991, Olsthoorn *et al.* 1991, Clemensson-Lindell et Persson 1993, Clemensson-Lindell et Asp 1995). Elle induit des stratégies d'esquive des racines (Marschner 1991). Dans les cas extrêmes ou à plus long terme, des systèmes racinaires peu profonds et une biomasse racinaire faible peuvent en résulter (Persson et Ahlström 1990/1991, Marschner 1991). Les racines peuvent se concentrer dans les couches où un excès d'Al est masqué, c'est-à-dire où l'Al est immobilisé par les composés organiques dans l'humus et les couches organo-minérales, créant des systèmes racinaires superficiels (Rost-Siebert 1985).

Un dépôt élevé d'azote engendre aussi une diminution de la biomasse des racines fines (Manderscheid et Matzner 1996). Olsthoorn *et al.* (1991) ont montré que l'ammonium acidifie la rhizosphère, renforçant ainsi la phytotoxicité de l'Al (dépendante du pH), ce qui provoque, pour des doses élevées d'ammonium, une diminution de la longueur totale et de la longueur spécifique des racines fines.

### 2.2.2 L'effet d'un amendement sur les racines

Les expériences d'amendement et de fertilisation en forêt ont commencé dans les années 1960 et 1970, pour améliorer la croissance des arbres sur des sols pauvres. Elles se sont révélées autrement intéressantes dans les années 1980, quand l'acidification du sol s'est avérée être une menace pour la vitalité de la forêt (Ulrich 1983, Weissen *et al.* 1990). Un bilan des observations anciennes et récentes, a été réalisé dès les années 1980 afin de mesurer l'effet de l'amendement sur la croissance racinaire, connaissant l'effet bénéfique du Ca ou du Mg contre la toxicité de l'Al sur les racines (Rost-Siebert 1985, Noble *et al.* 1988, Kruger et Sucoff 1989, Keltjens et Dijkstra 1991, Cronan et Grigal 1995).

Les amendements stimulent souvent le développement racinaire (Safford 1974, Rost-Siebert 1985, Murach et Schünemann 1985, Matzner *et al.* 1986, Glatzel *et al.* 1986, Persson et Ahlström 1990/91, Schüler et Zwick 1992, Raspe 1992, Hagen 1992, Gobran *et al.* 1993). Cela n'est pas le cas général, notamment en Scandinavie (Black and Cameron 1984, Persson et Ahlström 1990/91, Clemensson-Lindell et Persson 1993, Hüttl et Zöttl 1993, Persson *et al.* 1995). En Finlande, Helmisaari et Hallbäcken (1998) ont montré une stimulation par l'amendement des racines fines quelques années après l'épandage. Les résultats des amendements en Suède varient selon les cas (Persson *et al.* 1995, Staaf *et al.* 1996). La forme (liquide, solide), la dose de l'amendement et la durée écoulée depuis le traitement, la présence d'un excès d'azote ont tous une influence considérable sur le résultat net (Persson *et al.* 1995, Staaf *et al.* 1996).

En règle générale, l'amendement atténue la toxicité de l'Al et stimule à la fois la croissance des racines et celle des tiges de jeunes plants de Saules et d'Épicéa (Gobran *et al.* 1993) par trois effets combinés du Ca :

- i) une réduction de l'absorption du Mn et de l'Al,
- ii) un changement d'absorption de  $\text{NH}_4^+$  et P,
- iii) une stimulation de la croissance de l'arbre.

Schüler et Zwick (1992) ont décrit une stimulation très significative de la croissance des racines fines du pin sylvestre suite à des amendements dolomitiques de 3 à 15 t ha<sup>-1</sup>, qui ont atteint rapidement les couches profondes.

Persson et Ahlström (1990/91) rapportent une stimulation par l'amendement, à moyen terme, de la biomasse des racines fines de Pin sylvestre et d'Epicéa commun, mais également des diminutions dues à des dépôts élevés de N. Glatzel *et al.* (1986) observent des effets positifs du carbonate et de carbonate+chaux dolomitique sur la croissance des racines et du tronc de hêtre dans une expérience en pot, mais argumentent que des déficiences d'autres éléments, tels que K, Zn, P, Mg (Glatzel *et al.* 1986, Aldinger 1987) ou même B (Derome 1990/91) peuvent apparaître et doivent être prise en compte; ceci est dû aux prélèvements antagonistes ou aux effets de dilution. Murach et Schünemann (1985) observent que la mortalité racinaire diminue après amendement, mais que le système racinaire est moins profond. Par contre, quand l'amendement appliqué migre suffisamment en profondeur, dans le cas par exemple d'un produit pulvérisé ou contenant plus de fractions Mg solubles à l'eau, la croissance racinaire peut aussi être stimulée dans les couches les plus profondes (Rapp 1991, Schüler et Zwick 1992, Hüttl et Zöttl 1993). Raspe (1992) constate une augmentation de la biomasse des racines fines dans les couches minérales après application d'un sel très soluble de Mg sur un sol déficient en cet élément, tandis que sur un deuxième site - pauvre en N - l'amendement n'a pas stimulé la croissance des racines fines. Cela semble lié aux déficiences en N et K et à un stress hydrique sur ce site. Hagen (1992) trouve, pour une jeune plantation de Pin sylvestre déficitaire en Ca, une augmentation de la biomasse et de la longueur racinaire avec le temps pour des amendements calciques. Une fertilisation en P résulte en une diminution de la biomasse et de la longueur des racines fines. Pour cette étude-là, la dose optimale d'amendement calcique se situe entre 2,25 et 4,5 t ha<sup>-1</sup>, car la dose de 9 t ha<sup>-1</sup> montre une réduction de la biomasse des racines fines (Hagen 1992).

La fertilité initiale du site, le pH du sol, en conjonction avec la forme, la dose et la solubilité du produit appliqué, déterminent l'impact sur les propriétés chimiques, la croissance racinaire et la durée de ces effets.

## **2.3 Les mycorhizes**

### **2.3.1 Le rôle des mycorhizes et l'effet de l'acidification**

La surface absorbante d'un système racinaire est déterminée par la quantité des racines fines et les mycorhizes associées. L'étendu de ce potentiel de prélèvement est essentiel pour des évaluations des cycles d'éléments dans les écosystèmes. Les mycorhizes peuvent significativement augmenter la capacité de prélèvement ou la tolérance à la sécheresse du système racinaire (George et Marschner 1996, Garbaye et Churin 1997, Garbaye et Guehl 1997, Jongmans *et al.* 1997). La mycorhization permet d'augmenter la mobilisation de N et P (entre autres) comparativement aux arbres non-mycorhizés (Bolan 1991, Read 1993). Le prélèvement peut être stimulé de 10 à 80 % selon les éléments minéraux suite à la présence de mycorhizes (Marschner et Dell 1991).

Les Fagacées, dont les chênes, ont principalement des symbiotes ectomycorhiziens (Harley et Harley 1987, Agerer 1993, Read 1993). Les chênes forment des symbioses avec des champignons tels que les Basidiomycètes et Ascomycètes (Garbaye *et al.* 1986). Une

distinction en morphotypes de ces mycorhizes (Voiry 1981, Agerer 1993) est nécessaire, car l'importance du prélèvement peut varier selon leur structure (Marschner 1991). Par exemple, les structures rhizomorphes peuvent être très adaptées pour le transport à longue distance de nutriments et d'eau (Agerer 1993). Des mouvements péristaltiques des éléments tubulaires extensibles dans les hyphes ectomycorhiziens peuvent aussi assurer un transport des nutriments (Shepherd *et al.* 1993). D'autre part, les hyphes peuvent accéder à d'autres sources de nutriments. Les hyphes ont un diamètre beaucoup plus faible que celui des racines, mais une surface spécifique plus grande, et peuvent coloniser un volume de sol plus important et pénétrer dans des pores plus petits. Par leur action à l'intérieur des minéraux il peuvent stimuler l'altération (Jongmans *et al.* 1997).

L'acidification et les dépôts élevés d'azote sont tenus pour responsables de la baisse sensible du nombre de carpophores et du nombre d'espèces dans certains pays (Arnolds 1988). Cette baisse basée sur des critères 'hors-sol' n'entraîne pas forcément une mycorhization plus faible ; il faut considérer les effets sur les carpophores et sur les mycorhizes séparément (Arnebrant et Söderström 1992).

### 2.3.2 L'effet d'un amendement sur des mycorhizes

Erland et Söderström (1990) décrivent la dépendance des mycorhizes vis-à-vis du pH pour le pin sylvestre (*Pinus sylvestris*). L'optimum se situerait vers la valeur de pH 5 avec des taux de mycorhization beaucoup plus faibles en dessous de pH 4. Ils baissent graduellement jusqu'à 0 % d'infection entre pH 5 et pH 7. Ceci montre, que l'amendement pourrait augmenter le taux de mycorhization jusqu'à un pH d'environ 5, tandis qu'au-delà l'effet serait négatif. Il reste à déterminer si on peut définir un pH 'optimal' pour toutes les espèces d'arbres. Toutefois, le concept expliquerait pourquoi les effets de l'amendement sur les mycorhizes sont parfois négatifs *in situ*, comme l'ont montré des expériences en Scandinavie (Lehto 1994ab, Staaf *et al.* 1996), bien que l'atténuation de l'acidification devrait plutôt stimuler la mycorhization. Evidemment, la durée d'influence des amendements sur les mycorhizes devrait aussi être prise en compte. Par ailleurs, les amendements ont des effets différents selon les morphotypes de mycorhizes (Antibus et Linkins 1992) et modifient la représentation de ces populations. Ces chercheurs montrent que les changements fonctionnels au niveau de l'activité de la phosphatase sont associés avec des changements dans les morphotypes ectomycorhiziens.

## 2.4 La rhizosphère

### 2.4.1 Le rôle de la rhizosphère et l'effet de l'acidification

L'interface du sol, de la solution du sol et des racines est le point où les prélèvements ont lieu et il est donc crucial pour la croissance des arbres et leur vitalité. Dans ce contexte la zone d'enracinement [ le volume total de sol dans lequel poussent les racines ] et la rhizosphère [ la zone à proximité des racines (Bowen 1993) ], sont des termes importants. La rhizosphère a été sub-divisée par certains auteurs en 'rhizosphère extérieure', 'rhizosphère intérieure' et 'rhizoplan', c'est-à-dire la surface de la racine même. L'étendue de la rhizosphère est assez mal définie et variable, en fonction notamment des conditions dans le sol affectant la diffusion des éléments solubles et volatiles de la racine (et leur activité biologique). Il peut s'étendre de 1 à

10 mm de la racine. La rhizosphère intérieure, zone d'échange la plus intense, s'étend pour la plupart des chercheurs sur 15 à 20  $\mu\text{m}$  autour de la racine (Bowen 1993).

La rhizosphère diffère, en beaucoup d'aspects, du sol brut par son activité bactérienne et fongique plus élevée. Proche des racines la concentration de la matière organique est plus élevée à cause de la rhizodéposition (exsudats, mucilage, cellules et tissus morts). En fonction des taux de prélèvement et d'excrétion, la mobilité des ions dans le sol, la complexation, la minéralisation, l'altération et la conversion entre des formes disponibles et non-disponibles (Darrah 1993), les concentrations des éléments nutritifs dans la rhizosphère sont souvent différentes de celles de la solution du sol brut (enrichissement ou appauvrissement proche des racines). Suite aux processus de prélèvements et excrétions, il s'établit également des gradients de pH autour de la racine. Le pH rhizosphérique est dépendant du bilan de prélèvement de cations et d'anions. Cela dépendra surtout de la forme d'azote prélevée, ammonium ou nitrate (Schaller et Fischer 1985, Keltjens et Van Ulden 1987, Gijsman 1990, Olsthoorn *et al.* 1991), quand ces ions sont dominants au niveau de la charge ionique dans la solution. Cette forme d'azote prélevée dépend elle-même des concentrations respectives dans la solution du sol et de l'espèce (Keltjens et Van Loenen 1989). Il y a des prélèvements sélectifs d'éléments et un flux de protons variable le long des racines entre zones apicales d'élongation et zones basales (Häußling *et al.* 1988, Bashan et Levanony 1989, Marschner 1995). Des modifications de pH et leurs impacts sur les échanges avec d'autres ions, provoquent des effets sélectifs bien marqués sur la microflore rhizosphérique (Smiley 1979, Foster et Bowen 1982) et la distribution des symbiotes (Garbaye *et al.* 1986).

Un aspect particulier de la rhizosphère est la capacité d'échange cationique des racines (CEC racinaire). C'est la capacité d'adsorber les cations sur les charges négatives (surtout groupes carboxyliques) dans la zone de Donnan ['Donnan free space'] des parois cellulaires des racines (Marschner 1991, Rengel 1992). Une saturation des sites de cette CEC racinaire ( $\text{CEC}_{\text{rac}}$ ) par le Ca ou le Mg (Rengel 1992, Keltjens 1995) correspond à un prélèvement racinaire plus élevé en ces éléments. Une acidification entraîne un remplacement progressif des bases adsorbées sur la  $\text{CEC}_{\text{rac}}$  par l'Al et affecte donc négativement le prélèvement des racines (Rengel 1992). Avec l'âge des racines, la  $\text{CEC}_{\text{rac}}$  est souvent saturée par l'Al en sol acide (Murach et Schünemann 1985), si bien que l'efficacité de prélèvement diminue.

#### 2.4.2 L'effet d'un amendement sur la rhizosphère

L'amendement a des effets généraux sur le sol brut (augmentation du pH, concentration en Ca échangeable, taux de saturation) qui se retrouvent aussi dans la rhizosphère. Si l'amendement provoque une augmentation de la minéralisation (Klemmedson *et al.* 1989, Lehnhardt 1998), il peut y avoir une augmentation du nitrate dans les solutions du sol (Olsthoorn *et al.* 1991, Staaf *et al.* 1996), celui-ci dominant alors l'ammonium de part sa mobilité plus élevée. Le rapport  $\text{NO}_3^-/\text{NH}_4^+$  de l'absorption azotée a une influence sur le pH dans la rhizosphère (Schaller et Fischer 1985, Gijsman 1990, Olsthoorn *et al.* 1991) ; le nitrate a un effet alcalinisant sur la rhizosphère et l'ammonium un effet acidifiant. Pour des racines de Douglas en sols acides, Gijsman (1990) a pu mettre en évidence qu'au-delà d'un pourcentage d'absorption de 65% sous forme de nitrate, les racines n'avaient pas de problèmes de vitalité et la rhizosphère était alcalinisée ; qu'entre 20 et 65 %, il y avait quelques signes d'inhibition de croissance et l'alcalinisation de la rhizosphère se limitait aux zones d'apex et d'élongation proches ; et qu'en dessous de 20 %, le fonctionnement était perturbé.

Une concentration élevée d'un cation sur la  $CEC_{rac}$  peut entraîner un prélèvement de cet élément (Keltjens et Dijkstra 1991, Ericsson *et al.* 1995). Une addition de Ca ou Mg consécutive à un amendement peut atténuer la toxicité aluminique par la compétition avec Al pour les sites externes de liaison (Keltjens 1990), augmentant la proportion relative du Ca ou du Mg sur la  $CEC_{rac}$  par rapport à l'Al (Dufey *et al.* 1991).

## 2.5 La croissance des arbres

### 2.5.1 L'acidification et les arbres

L'acidification des milieux forestiers a été mise en relation directe avec les problèmes de dépérissement et vitalité depuis la fin des années 1970 (Ulrich *et al.* 1979). Dans les écosystèmes forestiers déficients en éléments nutritifs, la production peut être faible. Si ces déficits s'avèrent plus importants, cela engendre une diminution de la vitalité du peuplement avec une perte de feuillage, une mortalité des cimes, des nécroses, pouvant aller jusqu'à la mort de l'arbre (Ulrich *et al.* 1979, Ulrich 1983, Weissen *et al.* 1988, Nys 1989, Hüttl 1989). Ce dépérissement a atteint la plupart des espèces (résineux et feuillues), mais les problèmes de santé du chêne sont économiquement parmi les plus critiques (Hämmerli et Stadtler 1989, Oosterbaan et Nabuurs 1991).

### 2.5.2 L'effet d'un amendement sur la croissance des arbres

L'amendement par son effet stimulant sur la disponibilité en cations basiques ou bien par son impact sur la toxicité de l'Al, peut stimuler la croissance des arbres, bien que cet effet positif ne soit pas systématique (Black et Cameron 1984, Persson et Ahlström 1990/91, Derome 1990/91, Hüttl et Zöttl 1993, Clemensson-Lindell et Persson 1993). Linder et Axelsson (1982) ont mené des expérimentations de fertilisation et irrigation. Ces auteurs ont trouvé une stimulation de la croissance aérienne des arbres par ces traitements, mais aussi une diminution de l'allocation des produits de photosynthèse vers les racines fines. Ceci signifie que l'allocation des produits de photosynthèse vers le tronc a augmenté, la production de bois était stimulée plus que par le seul effet de la fertilisation. Wilmot *et al.* (1996) ont trouvé un effet assez rapide sur le sol, la croissance des arbres et la nutrition, 2 à 3 ans après amendement.

\*\*\*\*\*

\*\*\*

\*

Les études sur le fonctionnement racinaire sont plus nombreuses pour les espèces résineuses que pour les espèces feuillues (Rehfuess *et al.* 1983, Van Praag *et al.* 1988, Yin *et al.* 1991, Olsthoorn 1991, Schüler et Zwick 1992, Vogt *et al.* 1996). Les études sur le chêne sont rares (Safford 1974, Yin *et al.* 1991, Vogt *et al.* 1996). Pourtant, des sérieux problèmes de dépérissement sont apparus pour les chênes pendant les deux dernières décennies (Hämmerli et Stadtler 1989, Oosterbaan et Nabuurs 1991, Landmann *et al.* 1993). L'importance économique des chênes (*Quercus petraea* et *Quercus robur*) comme essences de boisement en Europe est telle que ces espèces mériteraient un peu plus d'attention.

3

MATERIEL ET METHODES

## 3 Matériel et méthodes

### 3.1 Les sites expérimentaux

Le tableau 3.1 résume les caractéristiques générales des 10 sites de l'étude. Ces sites se trouvent en France et aux Pays-Bas (Figure 3.1). Le choix des sites est déterminé suivant les critères suivants :

- i) la présence de l'espèce Chêne,
- ii) la présence d'un traitement amendement comparable.

Il a été jugé que les traitements  $\text{CaCO}_3$ ,  $\text{CaO}$  ou  $\text{NCa}$  étaient tous convenables pour notre objectif (doses comparables), car l'azote appliqué à faible dose il y a plus de 20 ans, n'a plus d'effet actuellement. En effet, l'azote est rapidement lessivé ou réorganisé par les micro-organismes du sol (Bonneau 1995). Ainsi les sites de La Croix-Scaille, de Fontainebleau, de Bertranges et de Bercé (Gaie Mariée, Les Trembles et Rond du May) sont inclus. Pour augmenter la variabilité des stations, d'autres sites légèrement différents sont inclus : les sites de St. Anthonis concernent le chêne pédonculé (*Quercus robur*) et celui de Tronçais, où l'amendement était sous forme  $\text{NPKCa}$ . En d'autres termes, la quasi-totalité des sites connus (en France et aux Pays-Bas) sur chêne est incluse malgré une certaine hétérogénéité, jugée acceptable dans le cadre des objectifs de ce travail.

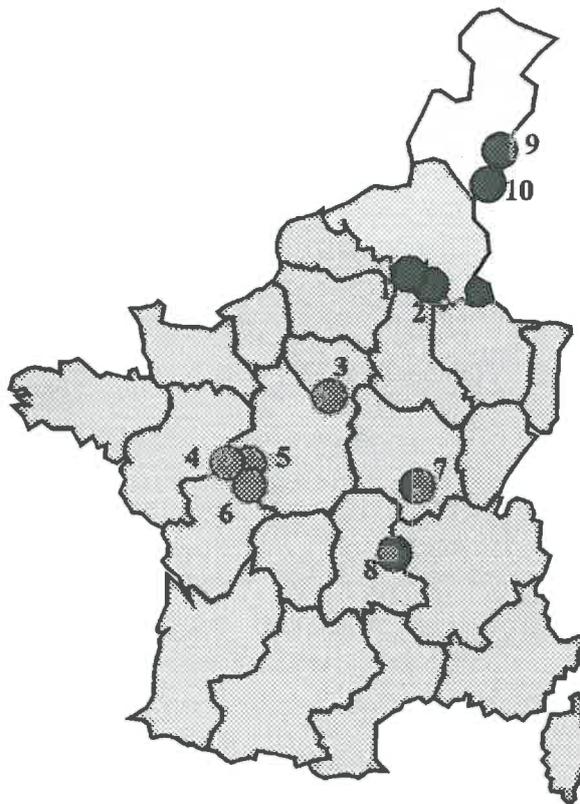


Figure 3.1 La localisation des dix sites

**Tableau 3.1** Caractéristiques générales des 10 stations

Station	N°	Texture	Profil étudié (cm)	S/T (%)	pH-H <sub>2</sub> O	S/T (%)	pH-H <sub>2</sub> O
				0-5 cm	0-5 cm	30-45 cm	30-45 cm
Croix-Scaille-ancien	1	argilo limoneux	0-55	14	3.99	13	4.48
Croix-Scaille-nouv.	2	argilo limoneux	0-55	14	3.77	9	4.39
Fontainebleau	3	sable	0-75	100	6.36	100	7.08
Trembles	4	limon	0-75	43	3.73	15	4.40
Gaie Mariée	5	limon	0-75	56	3.92	20	4.47
Rond du May	6	limon sableux	0-75	25	3.97	11	4.44
Bertranges	7	limon	0-45	81	4.97	-	-
Tronçais	8	sable limoneux	0-60	34	4.84	41	4.72
St. Anthonis 35c	9	sable	0-75	38	4.07	12	4.14
St. Anthonis 46a	10	sable	0-75	28	3.74	4	4.05

S/T = taux de saturation de bases

### 3.1.1 La Croix-Scaille (sites 1 et 2)

Le site de la Croix-Scaille est localisé dans la forêt domaniale de Château-Regnault, sur un plateau. Il se situe dans la chaîne primaire des Ardennes Françaises près de la frontière Belge. L'altitude moyenne est de 480 m. La moyenne des précipitations annuelles est comprise entre 1100 (Ranger *et al.* 1981 ; basée sur une moyenne sur 30 ans de la station météorologique de Charleville-Mézières) et 1300 mm (basée sur une décennie de mesures de la station météorologique des Vieux Moulins de Thilay, proche du site). Ces précipitations sont distribuées régulièrement sur toute l'année. La température moyenne est de 8 °C, avec des moyennes mensuelles variant de -1.1 °C en janvier à 14.5 °C en août (Nys 1987). Selon Nys (1987) l'évapotranspiration potentielle est inférieure aux précipitations, même en été, de sorte que le drainage moyen annuel est d'environ 600 mm, la moitié des précipitations. Durant la période expérimentale de 1994-1996 une nappe perchée a été observée localement en mars 1995, probablement due à la fonte des neiges.

Le sol s'est développé dans une couche de limon, probablement d'origine locale, reposant sur des schistes du Révinien supérieur. Localement, on trouve des caractères podzoliques et de stagnogley. Le sol développé sur ce substrat est un sol brun acide (FAO : Dystric Cambisol ; USDA Dystrichrept), avec un type d'humus moder acide (Bouchon *et al.* 1985, Nys 1987, Bonneau 1995, Belkacem et Nys 1995 et 1997). Les caractéristiques morphologiques du profil (Perox 1992) sont : couches Of et Oh de l'humus de 2.5 à 3.5 cm, un horizon A11 (0 à 5 cm), un horizon de transition A1(B) (5 à 15 cm), un horizon B (15 à 45 cm), un horizon de transition (B)C (45 à 60 cm), un horizon C de (60 à 75 cm) reposant sur la roche mère. La texture est limoneuse jusqu'à 45 cm de profondeur et le taux de cailloux est inférieur à 15 %, mais augmente à 25 % pour la profondeur de 45 à 60 cm (Nys 1987). Avant l'amendement, la valeur du pH-H<sub>2</sub>O était de 3.6 dans la couche A11 et entre 4.4 et 4.7 dans la couche B. Le sol était très désaturé (taux de saturation < 10 %, Nys 1987), exceptées les valeurs un peu plus élevées en surface. La richesse relative en P assimilable contraste avec des teneurs faibles en K et une pauvreté extrême en Ca et Mg (Bouchon *et al.* 1985).

Le peuplement des deux sites (1 & 2) est dans un taillis-sous-futaie. Le taillis a été recépé pour la dernière fois environ 45 ans (en 1990) avant la période d'observation. Les traitements calciques ont été appliqués en 1990 (expérience ancienne, dite 'site 1') et 1994 (nouvelle

expérience, dite 'site 2'). Le peuplement est composé de chêne sessile (*Quercus petraea*, 37 % des arbres), bouleau (*Betula pubescens*, 44 %), sorbier (*Sorbus aucuparia*, 15.5 %), hêtre (*Fagus sylvatica*, 3 %) et espèces diverses (0.5 %). Les réserves sont des chênes (90 %) et des hêtres (10 %) (Annexe 3.1). Bien que le chêne ne soit pas l'espèce majoritaire en nombre, elle l'est en volume, car les bouleaux et les sorbiers sont présents principalement dans les petites catégories de diamètre.

Au moment de l'échantillonnage, la fermeture des cimes est complète. La végétation est dominée par des tâches de canches (*Deschampsia flexuosa*) et myrtilles (*Vaccinium myrtillus*), tandis que le chèvrefeuille (*Lonicera periclymenum*), les fougères et les autres plantes sont moins abondantes (Perox 1992).

La biomasse totale moyenne du peuplement est estimée à 161 t ha<sup>-1</sup>, calculée par les équations de Kestemont (1975), ce qui est un peu plus élevée que les estimations faites pour les parcelles feuillues voisines. Celles-là étaient comprises entre 96 t ha<sup>-1</sup> (Bouchon *et al.* 1985) et 131 t ha<sup>-1</sup> (39 t ha<sup>-1</sup> pour le taillis et 92 t ha<sup>-1</sup> pour les réserves ; Nys 1987). La production moyenne annuelle est faible. L'estimation se situe pour des sites voisins comparables, entre 2.3 t ha<sup>-1</sup> yr<sup>-1</sup> (Bouchon *et al.* 1985) et 3.2 t ha<sup>-1</sup> yr<sup>-1</sup> (Ranger *et al.* 1981), soit en volume entre 5.1 m<sup>3</sup> ha<sup>-1</sup> yr<sup>-1</sup> et 7.1 m<sup>3</sup> ha<sup>-1</sup> yr<sup>-1</sup>. Ceci est proche de l'index de production moyenne de Patterson estimé à 6 m<sup>3</sup> ha<sup>-1</sup> yr<sup>-1</sup> (Ranger *et al.* 1981).

Deux blocs (taille des parcelles 15 m x 15 m) sont établis au printemps 1990 (site 1), deux autres blocs (taille des parcelles 10 x 15 m) le sont en début septembre 1994 (site 2). Les traitements sont pour :

l'ancien essai, site 1, 1990

le nouvel essai, site 2, 1994

Témoin (T)

CaCO<sub>3</sub> (CaCO<sub>3</sub> ancien)

CaSO<sub>4</sub> (CaSO<sub>4</sub> ancien)

Témoin (T)

CaCO<sub>3</sub> (CaCO<sub>3</sub> nouveau)

CaSO<sub>4</sub> (CaSO<sub>4</sub> nouveau)

80 % CaCO<sub>3</sub> et 20 % de CaSO<sub>4</sub> (Mélange).

les doses sont équivalentes à 1.4 t ha<sup>-1</sup> de CaO sous forme carbonate de calcium (CaCO<sub>3</sub>) ou de (CaSO<sub>4</sub>). L'ancien essai comprenait plus de traitements et de doses (Perox 1992) mais les formes et doses retenues pour cette étude du fonctionnement racinaire, correspondent à celles qui sont les plus intéressantes au niveau des coûts et de l'efficacité (Belkacem 1993).

Une analyse du sol et des racines fines en 1994 a révélé que la biomasse, la densité des racines fines ainsi que les caractéristiques chimiques du sol de ce nouvel essai ne sont pas significativement différentes comparées aux valeurs de l'essai ancien. Seules les concentrations en Al sont un peu plus élevées dans ce nouvel essai (voir aussi l'annexe 4.1 : juin 1994). Il a donc été jugé raisonnable d'établir ce deuxième site sans nouveau témoin (partage du témoin du site 1). Tous les traitements ont été appliqués manuellement en surface.

### 3.1.2 Fontainebleau (site 3)

La station se trouve en forêt domaniale de Fontainebleau dans le centre de la France. Le substrat est hétérogène d'une texture sablo-limoneuse (0-60 cm) sur des horizons sable-argileux et argile-sableux (Robin 1993). Le pH-KCl du sol est relativement élevé : entre 5 et 6

en surface, et entre 6 et 7 en profondeur. Une certaine pauvreté en surface contraste avec des couches plus riches (calcaires) en profondeur, mais la présence du calcaire n'est pas régulière. Les engrais ont été apportés au moment de la plantation du chêne sessile (*Quercus petraea*) en 1970. Dans ce dispositif factoriel N-P-K-Ca, les produits P (200 kg de P<sub>2</sub>O<sub>5</sub> ha<sup>-1</sup>), K (150 kg K<sub>2</sub>O ha<sup>-1</sup>) et Ca (1,25 t CaO ha<sup>-1</sup>) ont été épandus avant le labour du sol, juste avant la plantation. L'azote est ajouté localement près des arbres, sous forme de NITROFORM. Les quantités apportées par semis sont 5 g pour la première année et 10 g pour la deuxième année (Garbaye et Bonneau 1975). En octobre 1994, pour cette étude, 2 placettes Témoin sont comparées avec 2 placettes Ca, équivalent à 1.25 t ha<sup>-1</sup> CaO, et avec 2 placettes NPKCa.

### 3.1.3 Bercé (sites 4, 5 et 6)

Ces trois dispositifs se trouvent en forêt domaniale de Bercé dans le département de la Sarthe. Ils ont été installés en 1967 (site 6, Rond du May), 1968 (site 5, Gaie Mariée) et 1969 (site 4, Les Trembles). Le sol du site du Rond du May est un sol lessivé podzolique. Le peuplement issu d'une régénération de chênes est âgé d'environ 20 à 25 ans au début de l'expérience. Au Gaie Mariée, le sol est un sol lessivé faiblement podzolique. Le peuplement issu d'une régénération de chênes est âgé de 25 à 30 ans au début de l'expérience. Le site des Trembles se trouve sur un sol lessivé à pseudogley et l'âge du peuplement est alors de 40 à 60 ans (Garbaye *et al.* 1974). Les hauteurs de 15 arbres dominants par placette sont à la fin de l'année 1970 de 10.5 m, 14.8 m et 16.4 m, respectivement (sites 6, 5 et 4). Moyennant toutes les informations, la station du Gaie Mariée semble la plus fertile, et celle du Rond du May la moins fertile (Garbaye *et al.* 1974).

Les traitements sont : témoins, N, NCa et NPKCaMg. Les produits sont appliquées à la volée. Pour cette étude les traitements témoins sont comparés avec les traitements NCa. N a été apporté sous forme d'ammonitrate, 120 kg ha<sup>-1</sup> au printemps de la première année et 100 kg ha<sup>-1</sup> dans la deuxième année. Ca a été apporté sous forme de chaux éteinte à une dose équivalente à 1.5 t ha<sup>-1</sup> de CaO, hors la saison de végétation et avant la première année de mesure. Les placettes sont d'environ 33 ares, séparées entre-elles par des bandes de 8 m. Le nombre de répétitions étudiées pour ce travail est de 2 placettes pour le Rond du May et 3 placettes pour les deux autres sites.

### 3.1.4 Bertranges (site 7)

Le site se trouve dans la parcelle 88 de la forêt domaniale de Bertranges (région de Nevers) dans le centre de la France. Le sol de type brun acide à moder est développé sur un matériau limoneux contenant des silex (argiles à chailles). Il est assez pauvre en Ca et K, mais relativement bien pourvu en P (Garbaye et Bonneau 1975). Le C/N est assez élevé à 10 cm de profondeur (18) et le taux de saturation faible (14 à 18 %). Les produits, même traitements qu'à Fontainebleau, sont apportés au moment de la plantation de chêne sessile (*Quercus petraea*). C'est un dispositif factoriel N-P-K-Ca ; P, K et Ca sont épandus avant le labour du sol (en mars 1971), juste avant la plantation. L'azote est apporté la première et la deuxième année après plantation, localisé près des arbres. En 1995, pour cette étude, 3 placettes témoin sont comparés avec 3 placettes Ca équivalent à 1.25 t ha<sup>-1</sup> de CaO. Les plants d'une hauteur moyenne de 50 cm, sont plantés en mars 1971 à une distance régulière (80 x 80 cm). Chaque

placette est un carré de 10.4 m de côté comportant 144 plants (100 mesurables et 1 rang d'isolement) en 1971 (Garbaye et Bonneau 1975).

### 3.1.5 Tronçais (site 8)

La forêt de Tronçais dans le département de l'Allier constitue l'une des plus prestigieuses futaies de chênes (*Quercus petraea* et *robur*) de France. La pluviométrie annuelle est de 790 mm (Delmas 1984) avec un déficit estival d'environ 100 mm et un excédent hivernal d'environ 200 mm. La roche-mère se compose de grès et d'argiles du Trias, recouverts par du sable et de l'argile du Bourbonnais. Pour cette étude, uniquement l'essai de la parcelle 136 est inclus (âge 44 ans au moment de l'échantillonnage).

Le sol est un sol brun acide avec une texture sableuse où dominent largement les sables grossiers (Delmas 1984). Le profil est peu différencié, il n'y a pas d'hydromorphie. L'humus est un mull acide avec un rapport C/N de 17. Les teneurs en bases échangeables sont moyennes pour le Ca, le Mg et le K, voire faibles dans la couche (B)1 (7 à 35 cm), liées à des teneurs très élevées en sables grossiers dans cette couche. Le taux de saturation est faible (< 20 %) en dessous de 35 cm et l'Al occupe une part importante dans la capacité d'échange du sol. Les valeurs de P sont faibles. L'importance des sables grossiers limite la capacité de rétention en eau et peut poser des problèmes pendant les sécheresses estivales (Delmas 1984).

La parcelle est divisée en 4 placettes d'un hectare chacune. Deux d'entre elles servent de témoin, les deux autres ayant été fertilisées. La fertilisation est effectuée en surface : 1500 kg de calcaire magnésien (en 1981) ; 180 kg de P<sub>2</sub>O<sub>5</sub> sous forme de 400 kg de superphosphate triple à 45 % de P<sub>2</sub>O<sub>5</sub> (novembre 1981) ; 80 kg de K<sub>2</sub>O sous forme de 133 kg de chlorure de K à 60 % de K<sub>2</sub>O (en avril 1982) ; et 155 kg de N sous forme de 450 kg de ammonitrate à 34.5 % (en avril 1982). Il s'agit donc d'un traitement NPKCaMg complet (Delmas 1984).

### 3.1.6 St. Anthonis (sites 9 et 10)

Des expériences avec fertilisation et amendement ont été initiées en 1988 (Van den Burg 1994) en forêt de St. Anthonis, située dans le Sud-Est des Pays-Bas dans la région de Peel. Deux de ces expériences concernent le chêne pédonculé (*Quercus robur*) et 3 traitements amendement sont appliqués ; la dose équivalente à 1.6 t CaO ha<sup>-1</sup> est retenue pour cette étude. Les deux peuplements ont été plantés en 1980 (parcelle 46a) et en 1953 (parcelle 35c). La hauteur moyenne des arbres avant l'amendement est de 3.4 et 14.7 m. Les deux sites se situent sur un substrat acide (pH-KCl 3.3 et 3.6 respectivement pour les premiers 0 à 25 cm), à texture sableuse, où le dépôt d'azote est parmi le plus élevé du pays (67 kg N ha<sup>-1</sup> yr<sup>-1</sup>). La région de Peel est connue pour son agriculture très intensive (porcs, poulets, veaux) produisant des émissions d'azote importantes. La matière organique varie de 4.5 (46a) à 2.8 % (35c). Dans le jeune peuplement (46a), trois répétitions sont installées (placettes de 20 x 20 m). Pour le vieux peuplement (35c), il y a deux répétitions (placettes 30 x 30 ou 25 x 36 m).

En 1988, trois doses de 'dolokal' (valeur 'acide-neutralisante' de 53 et 3 % Mg) ont été épandues manuellement en surface. Les effets de cet amendement sont suivis et évalués jusqu'en 1991 (Van den Burg 1994). L'amendement a augmenté significativement la valeur du pH-KCl dans la couche Oh seulement. Dans le sol minéral, les effets sont limités à une

augmentation du Ca échangeable et une diminution de l'Al échangeable sur le complexe d'échange du sol, surtout dans le vieux peuplement (site 9). Les analyses foliaires du témoin ont révélé que les niveaux de nutrition sont bas, voire insuffisants, pour N, P, Mg, Zn et Fe dans le jeune peuplement (site 10), tandis que les niveaux sont bas seulement pour Mg et Zn dans le vieux peuplement. Dans le jeune peuplement, l'amendement a augmenté les concentrations en Ca, Mg et Zn dans le feuillage, tandis que le Mn a diminué. La tendance est la même pour le vieux peuplement. Les effets sur les autres éléments sont différents entre les sites ou moins prononcés. La croissance des arbres (diamètre et hauteur) n'est pas significativement différente trois ans après l'application. Dans le jeune peuplement, cela semble dû à des dommages par le gel de la tige principale dans une partie du peuplement (Van den Burg 1994).

### 3.2 Les expériences

Le tableau 3.2 résume les caractéristiques générales concernant les 10 expériences *in situ*.

**Tableau 3.2** Caractéristiques des expériences *in situ*

Station	N°	Espèce	Age du peuplement	Dose en eq. CaO (t ha <sup>-1</sup> )	Temps écoulé (en années) depuis l'amendement	dates des échantillonnages racines
Croix-Scaille-ancien	1	Q. petraea	48	1.4	4	6.94/9.94/3.95/9.95
Croix-Scaille-nouveau	2	Q. petraea	48	1.4	1	3.95/6.95/9.95/3.96
Fontainebleau	3	Q. petraea	25	1.25	25	10.94
Trembles	4	Q. petraea	76	1.5	26	3.95
Gaie Mariée	5	Q. petraea	95	1.5	27	3.95
Rond du May	6	Q. petraea	50	1.5	27	9.95
Bertranges	7	Q. petraea	24	1.25	24	6.95
Tronçais	8	Q. petraea	44	0.8	14	9.95
St. Anthonis 35c	9	Q. robur	42	1.6	7	10.95
St. Anthonis 46a	10	Q. robur	15	1.6	7	10.95

#### 3.2.1 Expériences *in situ*

Les sites de la Croix-Scaille sont suivis régulièrement pendant 2 ans, tandis que les huit autres sites ne sont échantillonnés qu'une seule fois (Tableau 3.2). Les périodes de prélèvement sont mars, juin et septembre et doivent correspondre aux trois stades les plus importants de la croissance racinaire. Suite à la mortalité hivernale plus élevée et à une croissance moindre, le mois de mars représente la biomasse minimale. A la croissance soutenue du printemps correspond la biomasse maximale du début d'été (Olsthoorn 1991) et l'automne reflète l'effet d'une croissance maintenue ou bien d'une sécheresse estivale. Les effets saisonniers ainsi décrits sur le site de la Croix-Scaille permettent d'évaluer et de comparer les autres sites.

L'effet amendement est le plus souvent observé dans les couches de surface (Murach et Schünemann 1985 ; Hützl et Zöttl 1993), mais en fonction de la solubilité et de la durée écoulée depuis l'apport, il semble pouvoir atteindre des couches plus profondes (Raspe 1992, Majdi et Nylund 1996). C'est pourquoi toute la zone racinaire est échantillonnée jusqu'à 60 à

75 cm de profondeur, lorsque cela est matériellement possible (voir aussi Tableau 3.1 pour les profondeurs échantillonnables). Aux Bertranges et à la Croix-Scaille, à cause des difficultés d'échantillonnage dus aux cailloux, la couche la plus profonde est prise en compte d'une façon plus descriptive (seulement 2 à 3 échantillons par traitement). La méthodologie concernant les racines est traitée dans le § 3.3.3).

Pour les autres paramètres les échantillons sont pris pour les mêmes profondeurs du sol, tant que cela était possible (souvent à l'exclusion de l'horizon le plus profond). La méthodologie pour ce qui est la partie sol est décrite dans le § 3.3.1. Les échantillons de la solution du sol ne sont récoltés de façon fiable et représentative que pour le site de la Croix-Scaille (voir aussi le § 3.3.2). Les aspects méthodologiques concernant les mycorhizes sont traités dans le § 3.3.4.

Pour des raisons de comparabilité entre sites, les feuilles (sur 5 à 8 arbres par traitement) sont récoltées lors d'une campagne en août (Leroy 1968, Bonneau 1995), quand la composition des feuilles est stable. Pour les deux sites de St. Anthonis, les valeurs sont empruntées aux travaux bibliographiques de Van den Burg (1994). Les aspects méthodologiques concernant la composition du tissu végétal et la croissance des arbres est décrites dans les § 3.3.9 et 3.3.10.

### 3.2.2 Expériences de laboratoire

Une pré-étude est menée en 1994 dans des conteneurs contenant du sol d'une expérience antérieure (Belkacem 1993), mais cette expérience s'est avérée trop hétérogène pour pouvoir interpréter et utiliser correctement ses résultats. Dans le cadre de l'étude de la rhizosphère, cinq autres expériences sont conduites avec le substrat de la Croix-Scaille (voir § 3.1.1) au cours de la période 1994 - 1997. Le tableau 3.3 présente l'ensemble de ces expériences avec leurs caractéristiques principales. Ces expériences sont menées dans des minirhizotrons, des conteneurs transparents de 55 cm (longueur) x 40 cm (hauteur) x 3.5 cm (largeur) contenus dans des boîtes opaques. Les façades d'observations sont couvertes à l'intérieur d'une feuille de plastique souple pour faciliter les observations (voir § 3.3.5).

Une couche A (mélange du sol de terrain tamisé grossièrement à 1 cm) de 15 cm est mise sur une couche B de 20 cm, les deux horizons reconstitués ont une densité apparente égale à celle du terrain. Les traitements témoins sont comparés aux traitements  $\text{CaCO}_3$  et  $\text{CaSO}_4$  équivalents à  $1.4 \text{ t ha}^{-1} \text{ CaO}$ . Pour obtenir des effets de ces traitements dans un délai raisonnable (c'est-à-dire comparé à la croissance racinaire), la moitié de la dose de  $\text{CaCO}_3$  ou  $\text{CaSO}_4$ , est mélangée avec la couche A avant le remplissage des minirhizotrons. L'autre moitié est répandue à la surface d'une couche de litière de feuilles de chêne. Cette situation - la moitié du produit incorporé dans le sol - correspond à l'évolution des caractéristiques du sol après une période d'environ 20 mois si l'application s'est faite uniquement en surface, comme l'a montré Belkacem (1993) sur le même substrat.

La plupart des expériences ont une durée de 2 à 5 mois, exceptée une série qui est suivie plus d'un an (Tableau 3.3). Les semis proviennent d'une pépinière du centre de Nancy (substrat vermiculite). Avant la plantation dans les minirhizotrons, les racines sont lavées et rabattues. Les glands (poids moyen 1.5 g) sont décortiqués puis trempés dans de l'eau avec bullage (pour oxygéner l'eau) pendant 48 h, permettant, en théorie, de faire germer tous les glands en même temps. Les semis et glands sont originaire de la même région (nord-est) de la France.

**Tableau 3.3** Les expériences de laboratoire (avec T=témoïn, C=amendement Ca et S=sulfate)

N°	Année expérience	Durée (mois)	Mode de plantation	Dispositif utilisé	Traitements	Paramètres étudiés
pré-étude	1994	4	plants	seaux	3T, 9C, 9S	A(B)(D)
1	1994	4	plants	minirhizotron	2T, 2C, 2S	ACDG
2	1995	3-4	plants	minirhizotron	8T, 8C, 8S	ABCDEH
3	1995/96	13	plants	minirhizotron	2T, 2C, 2S	ABCDEF
4	1996	5	glands	minirhizotron	4T, 4C, 4S	ABCDEFG
5	1997	2-3	glands	minirhizotron	3T, 3C	F

Paramètres: A) la croissance racinaire, B) la croissance des parties aériennes, C) la chimie du sol, D) la solution du sol, E) la chimie du sol rhizosphérique, F) la chimie de la solution rhizosphérique, G) le pH de la rhizosphère, H) la capacité d'échange cationique des racines

Dans chaque minirhizotron, 3 à 4 semis ou glands sont plantés. Pendant l'expérience, les minirhizotrons sont placés sous un angle d'environ 30°, afin de provoquer la croissance racinaire le long de la paroi d'observation. Une fois la croissance racinaire établie dans le profil, des mesures du pH rhizosphérique (§ 3.3.5) et des échantillonnages des solutions (brutes et rhizosphériques - § 3.3.7) sont effectués. Les autres observations (croissance § 3.3.10, racines § 3.3.3, sol - § 3.3.6, CEC racinaire - § 3.3.8) sont faites à la fin de l'expérience (voir Tableau 3.3 pour la répartition des mesures sur les expériences).

### 3.3 Méthodes

#### 3.3.1 Le sol

Le sol a été échantillonné en juin 1994 à l'aide de cylindres de densité ( $\varnothing$  6.4 cm, longueur 5 ou 8 cm), puis avec une tarière ( $\varnothing$  de 8.0 cm, longueur 15 cm). Les couches sont échantillonnées séparément, ou séparées immédiatement sur le terrain. Elles correspondent aux horizons pédogénétiques (sites 1 et 2) ou au moins permettent de comparer les horizons organiques (0 à 5 cm, horizon A) avec les horizons minéraux (15 à 30 ou 30 à 45 cm). Le sol est donc analysé pour les horizons 0 à 5, 5 à 15, 15 à 30 (site 3 : 15 à 25), 30 à 45 (site 3 : 25 à 45) et 45 à 60 cm. La limite du dernier horizon est adaptée si nécessaire en fonction du nombre de cailloux.

Les échantillons sont transportés vers le laboratoire dans un sachet en plastique puis séchés à l'air pendant 48 h. Ensuite ils sont tamisés à 2 mm. Une extraction est faite sur 4 g de sol sec avec 80 ml de 0.5 M  $\text{NH}_4\text{Cl}$  (Trüby 1989). Sur ces extraits sont déterminés les quantités de Al, Ca, Mg, K, Mn et Na échangeables au moyen d'un analyseur ICP (spectrométrie optique d'émission atomique à plasma induit). L'acidité échangeable est titrée par titrage automatique ( $\text{H}^+$  et  $\text{Al}^{3+}$ ), et le pH-KCl et pH- $\text{H}_2\text{O}$  sont mesurés avec des électrodes standards. Les concentrations sont exprimées par rapport à la matière sèche à 105 °C. La CEC (capacité d'échange cationique) est définie comme égale à la somme de Mn, Mg, Ca, Na et K échangeables plus  $\text{Al}^{3+}$  et  $\text{H}^+$  titrables (Espiau et Pedro 1980). Le taux de saturation (S/T) est le rapport de la somme Mn, Mg, Ca, Na et K échangeables sur la CEC.

Les échantillons des expériences en minirhizotrons sont obtenus en prélevant du sol des minirhizotrons à la fin de l'expérience, et sont analysés avec les mêmes méthodes.

### 3.3.2 La solution du sol

La solution du sol est échantillonnée sur le terrain par deux techniques : à l'aide de rhizons (Eijkelkamp BV) ou par extraction sur du sol humide directement après le retour du terrain (Ranger *et al.* 1993). Les rhizons sont des petites bougies poreuses (porosité de  $0.45 \mu\text{m}$ ) d'une taille voisine à celle des racines ( $\varnothing$  extérieure 2.3 mm, longueur 5 ou 10 cm), développées pour enregistrer la variabilité des solutions du sol, et permettent d'échantillonner la solution du sol pour de courtes périodes (quelques heures, une nuit). Sur les sites de la Croix-Scaille ces rhizons sont utilisés. En mars 1995, des fosses sont creusées et des rhizons sont installés dans une des faces et introduits selon un axe horizontal. Les rhizons sont installés vers le milieu de chaque horizon concerné (à 3, 10, 20 et 35 cm de profondeur, répétés 4 fois). Après quelques heures d'attente, des seringues sont branchées et insérées dans des tubes à vide. Après une nuit d'aspiration à vide, les tubes ont récolté entre 2 et 7 ml de solution du sol. Après chaque échantillonnage, les trous sont rebouchés avec un sac plastique contenant du sol, posé avec précaution dans les fosses, et réouverts la fois suivante. A la Croix-Scaille, les échantillonnages sont effectués en mars, juin, septembre 1995 et mars 1996. Pour quelques autres sites, les rhizons sont mis en place lors d'une unique visite de terrain (Rond du May, Tronçais), mais cette expérience a échoué du fait de la sécheresse. Puisque les échantillons sont prélevés avec une faible dépression (vacuiner sous vide), on assimile la qualité de ces solutions à celle d'une eau de gravité.

La deuxième méthode appliquée est basée sur des extractions de la solution du sol par centrifugation. Elle n'est utilisée que pour quelques sites (7, 8, 9 et 10) et avec peu de répétitions, car la mise en œuvre est lourde. Le sol encore humide est tamisé à  $< 2 \text{ mm}$  sur le terrain ou directement après le retour du terrain. Des cylindres, développés dans ce but, sont remplis avec le sol humide (environ 350 g) et insérés dans une centrifugeuse. L'extraction par centrifugation est conduite selon une première extraction de 20 minutes à 1000 tours / minute suivie d'une deuxième de 20 minutes à 3000 tours / minute. Le filtrat est récolté et filtré (filtre à une porosité de  $0.45 \mu\text{m}$ ).

Dans les expériences en minirhizotrons, la solution du sol est récoltée soit par les rhizons soit par des micro-lysimètres (§ 3.3.7). Dans les deux cas, des orifices sont aménagés dans le plexiglass avant d'y insérer les bougies. Les solutions du sol obtenues par rhizons (filtrées déjà à la base à  $0.45 \mu\text{m}$ ) et par extraction (filtrées après) sont dosées par ICP pour S, Mn, Mg, Al, Ca, Na, K et par colorimétrie (Technicon Autoanalyzer) pour  $\text{N-NO}_3$  et  $\text{N-NH}_4$ . Le  $\text{pH-H}_2\text{O}$  est déterminé avec des électrodes standards.

### 3.3.3 Les racines

#### 3.3.3.1 L'échantillonnage

Les échantillons destinés à déterminer la quantité de racines sont obtenus en prélevant un volume défini de sol, avec des cylindres de densité ( $\varnothing$  6.4 cm, longueur 5 à 8 cm) martelé dans le sol pour le site 1 en 1994. Pour les prélèvements ultérieurs, une tarière ( $\varnothing$  8.0 cm, longueur

15 cm), enfoncée dans le sol est utilisée. Cette tarière a été successivement enfoncée dans le sol (descendant de 15 cm à la fois). La localisation des prélèvements est toujours déterminée par la même personne et d'une façon 'aléatoire' dans chaque parcelle afin d'éviter le biais 'échantillonneur'. En fait ceci consiste de deux étapes : la première d'un ordre systématique et la deuxième d'un ordre aléatoire. Les points situés à une distance inférieure à 2 mètres du tronc, ceux trop près d'une autre espèce ou au centre d'une tâche de végétation herbacée dense sont évités (première étape). Cette adaptation permet de réduire les problèmes de détermination et de séparation pendant le traitement des échantillons. Pour le reste, les points sont distribués aléatoirement sur la surface de la placette.

Le nombre d'échantillons représentatif d'un traitement est fonction de la variabilité du sol, de l'histoire de la gestion et est donc spécifique pour chaque site (Vogt et Persson 1991). Olsthoorn (1991) a utilisé 55 échantillons dans une étude sur le Douglas pour calibrer sa méthode et a trouvé qu'en dessous de 10 échantillons, l'erreur-standard augmente considérablement. 12 est le nombre d'échantillons proposé. Vogt *et al.* (1986) avancent un nombre de 13 répétitions pour leurs études avec un seuil de confiance de 95 % pour une réponse à l'intérieur de 20 % de la valeur réelle. Similairement, Burke et Raynal (1994) ont calculé un nombre de 13 échantillons pour obtenir une précision de 20 % de l'erreur standard à la moyenne. Dans notre étude, 30 échantillons par traitement et horizon (juin 1994, site 1) sont utilisés pour ce calibrage basée sur le critère de la longueur racinaire. Selon Millier *et al.* (1986), un  $\sigma$  basé sur 30 échantillons est une bonne estimation pour la population totale. Une probabilité de 95 % pour atteindre une valeur avec une marge de 10 % autour de la moyenne est suffisante pour atteindre les objectifs de cette étude. Un nombre de 8 à 12 échantillons est calculé pour presque tous les horizons et les traitements ; c'est pour cette raison que le nombre de 12 répétitions est retenu pour les échantillonnages à partir de septembre 1994 pour les sites 1 et 2. Pour les autres sites, n'ayant pas le moyen de calculer ce nombre minimal, car une seule tournée est programmée, il a été jugé que 16 répétitions sont suffisantes (un minimum de 12 échantillons et une marge de sécurité de 4 échantillons).

A chaque point, des échantillons sont prélevés jusqu'à environ 75 cm. Cette limite correspond à la majeure partie (> 90%) des racines du profil. Pour certains sites, cette limite est modifiée : 55 cm (site 1 et 2, cailloux), 45 cm (site 7, cailloux) et 60 cm (site 8, sécheresse estivale, problèmes matériels). Cette différence entre sites correspond à une variation normale de profondeur du profil et l'hypothèse que la plupart des racines (> 90 %) sont prises en compte, est vérifiée pour les sites 1 et 2 (Belkacem 1993) où la profondeur d'enracinement est décrite.

Les couches stratifiées (0 à 5, 5 à 15, 15 à 30, 30 à 45, 45 à 60, 60 à 75 cm) sont basées sur le site de la Croix-Scaille et correspondent aux horizons pédogénétiques (Peroux 1992, Belkacem 1993). La distribution des racines dans le profil de sol montre un maximum dans les horizons organiques (l'ensemble des horizons holorganiques et hémioorganiques) de surface. Il est donc important de prendre en compte cette distribution et de séparer les couches dans l'analyse des racines. Un tel plan d'échantillonnage permet de mesurer des modifications potentielles qui se manifestent en fonction de la profondeur. Comme la première couche (0 à 5 cm) est toujours très organique (pour tous les sites) et que la troisième et / ou la quatrième couche (15 à 30 ; 30 à 45 cm) est toujours entièrement dans une horizon minéral B, une stratification générale est choisie. Ainsi pour l'ensemble de sites, on peut donc au minimum comparer un horizon A avec un horizon B.

La litière et l'humus qui semblent à l'œil peu importants en ce qui concerne la quantité de racines (sites 1 et 2), sont échantillonnés une seule fois pour quantifier cette importance en septembre 1995. Les couches de litière et de l'humus sont échantillonnées séparément au moyen de cadres métalliques de 0.10 m<sup>2</sup> (4 répétitions par traitement). Ces mesures ont confirmé que ces horizons contiennent - pour le chêne - des quantités négligeables de racines (11 à 56 kg ha<sup>-1</sup>).

Pour les expériences de laboratoire, les racines sont récoltées à la fin de la manipulation. Pour chacun des horizons du sol (A et B), les racines sont séparées du sol comme pour les échantillons du terrain.

### 3.3.3.2 Traitement et mesures des échantillons

Les échantillons contenant le sol et les racines sont regroupés en fonction de l'urgence avec laquelle ils doivent être traités. En première urgence, les échantillons sont destinés d'une part à la détermination de leurs teneurs en éléments nutritifs, et d'autre part à la quantification des racines mortes. Ces échantillons sont traités entre 1 et 3 jours après le retour du terrain. La détermination des teneurs en éléments doit être faite rapidement, car des pertes importantes d'éléments peuvent se produire (Van Noordwijk et Floris 1979, Vogt et Persson 1991). La quantification des racines mortes doit se faire le plus rapidement possible, car il y a des pertes de biomasse plus fortes pour les racines mortes que 'vivantes' (Böhm 1979). Le stockage des racines à basses températures (< 5°C), emballées en sachets de plastiques et encore recouvertes du sol, s'est révélé correct pour les racines vivantes et leurs mycorhizes (Vogt et Persson 1991). C'est pourquoi les échantillons - en attendant d'être traités - sont stockés à 1°C pendant 2 à 3 mois maximum.

Tous les échantillons sont rincés au-dessus de deux tamis (maille 2 mm et 4 mm) sous un flux d'eau du robinet. Au fur et à mesure que les particules du sol passent au travers du tamis, les racines sont récupérées et transférées dans un bac contenant de l'eau. A la fin du rinçage, le reste des racines est lavé, trié à l'aide d'une pince et transféré dans un bac de comptage.

Les racines sont séparées en classes de diamètre : < 2 mm (racines fines), 2 à 5 mm, 5 à 10 mm, 20 à 50 mm et > 50 mm. A partir du diamètre supérieur à 2 mm, on parle de grosses racines. Pour tous les échantillons, racines mortes incluses, la longueur des racines fines est déterminée en comptant les intersections de racines avec les lignes d'une grille dans un bac construit pour cet effet (Tennant 1975). Une pré-étude, pour développer un système d'analyse automatique, est abandonnée car elle s'est révélée peu fiable à l'époque et n'a pas permis de gagner du temps. La longueur des grosses racines est déterminée soit par la méthode des intersections (2 à 5 mm) si la longueur est suffisante (plus de 50 intersections ; Tennant 1975), ou bien mesurée à l'aide d'une règle au mm près.

Les racines mortes sont distinguées des racines vivantes grâce à des critères visuels (Vogt et Persson 1991) : l'élasticité, la fragilité, la couleur, la présence de dommages sur le cortex, et le comportement dans le bac de lavage (flottante ou non). Cette distinction s'est avérée plutôt fiable, comme l'a montré une série de tests pour établir les facteurs de corrections (§ 3.3.3.3). A part leur détermination dans quelques échantillons, les racines mortes sont exclues.

Un sous-échantillonnage est effectué sur un nombre limité d'échantillons avec pour objectif de déterminer l'importance de la classe des racines très fines (< 0.5 mm) et décrire la

mycorhization. La fraction < 0.5 mm est séparée de la fraction 0.5 à 2.0 mm et un sous-échantillon est utilisé pour les comptages des mycorhizes (§ 3.3.4).

Le poids sec des racines est défini comme étant le poids après séchage à 105°C. Le séchage s'effectue jusqu'à ce que le poids devienne constant. Cela est réalisé pour tous les échantillons, à l'exception de ceux destinés à l'analyse totale. Ces derniers sont séchés à 65°C pendant 48 h pour éviter des pertes d'éléments tels le P ou le N. Les résultats en teneurs minéraux sont exprimés sur une base de 65°C.

### 3.3.3.3 Facteurs de corrections

La perte de poids lors d'un traitement ou d'un stockage prolongé peut induire une sous-estimation considérable de la biomasse racinaire (Van Noordwijk 1993). Ce type de perte est chiffré par Van Noordwijk et Floris (1979) à 20 - 48 % du poids réel. Vogt et Persson (1991) ont proposé un test pour déterminer la pollution éventuelle des échantillons par des particules de sol, basé sur la différence entre le poids sans cendre et le poids par procédure standard. Pour ces raisons, un ensemble de tests est développé pour évaluer ces erreurs liées à la méthode appliquée. En tout, cinq sources potentielles sont évaluées :

- 1) sous-estimations dues à la perte de racines fines à travers le tamis suite au rinçage sous flux d'eau ;
- 2) sous-estimations dues à une perte de poids lorsque les racines restent en contact avec l'eau dans le bac de lavage ;
- 3) sous-estimations dues à la perte de poids des racines fines durant un stockage prolongé ;
- 4) surestimations dues à un nettoyage incomplet et à l'inclusion de petites particules de sol dans le calcul des poids ;
- 5) surestimations dues à l'inclusion de racines mortes.

1) - Les pertes par tamisage sont estimées en récoltant des morceaux de racines dans un tamis très fin (maille ~0.2 mm) sous les deux tamis standards. L'effluent de boue et les morceaux de racines perdues sont ainsi récupérés du tamis fin et suite à des lavages dans plusieurs bacs consécutifs, des morceaux de racines sont récupérés et comptés. A cela sont rajoutées les fractions qui étaient restées collées sur les tamis, qui normalement ne sont pas comptées par la méthode standard. La longueur et le poids de cette fraction sont comparés aux valeurs trouvées par la procédure standard. La plupart de ces fractions perdues ont une taille comprise entre 5 et 25 mm. Les estimations sont basées sur des échantillons provenant d'horizons différents et ayant des quantités de racines différentes. Il s'est avéré que les pertes représentent un pourcentage constant de la quantité totale. Pour 16 échantillons (site 1) de 1994, les résultats correspondent en moyenne à une perte d'un peu plus de 10 % pour le poids et environ de 26.5 % pour la longueur des racines fines. Ceci est répété sur 12 autres échantillons (site 3 et 5) et les valeurs sont presque identiques, suggérant la généralité de ce type de perte. Cette perte dépend donc plutôt de la méthode que du site comme proposé par Vogt et Persson (1991).

2 et 3) - La perte du poids des racines pendant un temps moyen de résidence dans les bacs de lavage et pendant un stockage moyen dans une chambre froide à 1° C est évalué à l'aide de racines propres provenant d'une des expériences de laboratoire. Ces racines sont prélevées et le poids frais (avant séchage) est déterminé sur 15 échantillons d'une taille comparable à la

moyenne des échantillons *in situ*. Trois séries de cinq échantillons chacune, ont reçu les traitements suivants :

- séchage immédiat à 105 °C ;
- lavage moyen (rinçage sur tamis 2 minutes, flottage dans bac 10 minutes) puis séchage à 105 °C ;
- stockage avec le sol pendant une durée moyenne de 1.5 mois, puis lavage moyen et séchage à 105 °C.

Grâce au premier traitement 'séchage direct à 105 °C', il est possible de déterminer un facteur de conversion correspondant à la différence entre le poids frais et le poids sec des racines (suite au séchage à 105 °C). Ce facteur de conversion est le même pour le traitement 'lavage moyen puis séchage', mais ceci est différent pour le 'stockage prolongé'. Des pertes de poids secs d'environ 10 % sont alors constatées (3).

4) - La correction pour des particules de sol collées sur les racines est estimée en comparant le poids sans cendre de racines propres et des racines de la procédure normale en chauffant progressivement jusqu'à 650°C (Vogt et Persson 1991). La différence en poids peut être attribuée à la pollution par des particules du sol. Cette surestimation (calculée à partir de 18 échantillons pour les racines fines et 6 échantillons pour les grosses racines) est d'environ 1 % pour les racines fines et 1.5 % pour les grosses racines.

5) - Les comptages de mycorhizes sur les apex racinaires a révélé une quantité non-négligeable d'apex morts. Pour cette raison, il est considéré comme important d'évaluer la proportion des racines mortes incluses par erreur dans les échantillons de racines vivantes. Cinq échantillons d'horizons différents, sur lesquels les racines mortes et vivantes sont séparées sur des caractéristiques générales, sont utilisés pour cette estimation. Les échantillons (5 pour les racines vivantes et 5 pour les racines mortes) sont observés sous microscope binoculaire et les racines mortes sont séparées des échantillons 'vivants' et vice versa. L'inclusion nette par erreur des racines mortes, est finalement de 0.4 % pour le poids et de 1.5 % sur la longueur des racines fines. Cela montre que la présence d'apex morts n'est pas limitée aux racines mortes, mais existe également sur des racines vivantes.

Les corrections finales sont évaluées à + 20 % pour le poids des racines fines et vivantes, + 10 % pour le poids des racines fines mortes (non corrigées des pertes pendant le stockage, puisque ces échantillons sont analysés directement sans période de stockage) et + 25 % pour la longueur des racines fines vivantes ou mortes. Pour les grosses racines, il est considéré que les corrections ne sont pas nécessaires, puisque les pertes observées sont proches de zéro. Ces corrections sont appliquées immédiatement sur les données de base.

### 3.3.3.4 Calcul du turnover

L'estimation de la production des racines fines en forêt est généralement basée sur des changements des caractéristiques des racines vivantes ou bien des racines vivantes et mortes, échantillonnées périodiquement pendant au moins un an (Santantonio *et al.* 1977, Grier *et al.* 1981, Keyes et Grier 1981, McClaugherty et Aber 1982; Fogel 1983, Persson 1983, Nadelhoffer *et al.* 1985). La distribution des fréquences selon le type pic unimodal pour la biomasse racinaire permet de limiter cet échantillonnage à quelques périodes correspondant au maximum et au minimum de biomasse racinaire (Vogt *et al.* 1986, McClaugherty et Aber 1982, Burke et Raynal 1994) comme cela est observé pour les Ardennes Belges (Van Praag *et*

al. 1988). En cas d'absence d'unimodalité (plusieurs pics, pas de pics clairs), l'échantillonnage doit être plus fréquent, comme l'a montré Persson (1979, 1980, 1983) en Suède. Les conditions à la Croix-Scaille correspondent au type pic unimodal en 1994. Il est moins net en 1995 suite à la sécheresse estivale. Le calcul du turnover, effectué uniquement pour les deux expériences de la Croix-Scaille, concerne 6 périodes (juin et septembre 1994, mars, juin et septembre 1995 et mars 1996), correspondant à deux années de croissance.

Les effets de consommation, de respiration et d'exsudation des racines (Vogt et Persson 1991) ne sont pas pris en compte dans cette étude. Les critères retenus sont : la production, la mortalité, la décomposition, le turnover et le taux de turnover des racines fines (McClaugherty et Aber 1982, Santantonio et Hermann 1985, Burke et Raynal 1994). Selon Joslin et Henderson (1987), la moyenne de la production, de la mortalité et de la décomposition serait la meilleure expression du turnover. Pour des raisons pratiques (compartiments mieux identifiés) et pour des situations où ces trois processus sont en équilibre dynamique, il semble raisonnable de se limiter à un seul. Souvent le turnover est estimé comme l'équivalent de la mortalité, mais il n'y a pas un consensus net sur ce point. Le taux de turnover serait la relation entre 'production' ou 'turnover' et la moyenne de la masse racinaire. La valeur retenue pour notre étude est la moyenne de la biomasse vivante, compte tenu du nombre de répétitions plus élevé.

Pour cette étude, la production (P) des racines fines est définie comme la biomasse racinaire formée pendant la période étudiée ; la mortalité (M) est la biomasse morte produite pendant cette même période ; la décomposition (D) est le flux de masse racinaire vers le stock de matière organique ; et le taux de turnover (Tr) est égal au rapport : moyenne de P + M divisée par la moyenne de la biomasse vivante.

Deux méthodes sont utilisées pour estimer ces expressions : i) basée sur les changements significatifs entre deux périodes (Persson 1979, Santantonio et Hermann 1985) et ii) basée sur 'tous' les changements (McClaugherty et Aber 1982, Fogel 1983).

Il s'est avéré que la deuxième méthode est plus satisfaisante, car la plupart des changements (nombre de répétitions limité pour la fraction morte) ne sont pas significatifs (seuil de 5%, t-test), bien que ces changements aient un sens logique (nappe élevée en hiver, sécheresse en été). Par ailleurs, les tests statistiques sont nécessaires en cas d'échantillonnage fréquent (McClaugherty et Aber 1982, Vogt *et al.* 1986) pour éviter des estimations élevées dues à des fluctuations aléatoires.

Finalement, pour obtenir des valeurs annuelles pour les deux années de croissance (1994 et 1995), les estimations partielles sur la moitié de la saison de croissance (p.e. CaCO<sub>3</sub>-ancien et CaSO<sub>4</sub>-ancien en 1995) sont exprimées sur une base annuelle (kg ha<sup>-1</sup> an<sup>-1</sup>). Cela a bien évidemment l'inconvénient que les valeurs pour la production en 1994 sont sous-estimées et que la mortalité des racines fines est surestimée. Ceci est considéré d'importance mineure, vu l'objectif de comparaison des effets de traitements sur le turnover, la production et le taux de turnover.

### 3.3.4 Les mycorhizes

Les échantillons de sol avec les racines (§ 3.3.3.1) sont stockés à 1°C dans des sachets plastiques fermés pendant un maximum de trois mois avant traitement. Le comptage d'apex n'est pas affecté par ce type de stockage. Les racines sont traitées selon la procédure standard. Après le lavage, l'ensemble d'un échantillon est mis dans un petit pot rempli d'eau pour éviter

le dessèchement des mycorhizes. 4 répétitions sont analysées pour chaque traitement et profondeur, sauf pour les horizons profonds où le nombre d'échantillons existants est plus faible. Un sous-échantillon représentatif du nombre d'apex est analysé grâce à un microscope binoculaire (au moins 200 apex). A la fin de ce comptage du sous-échantillon, le restant de l'échantillon est prospecté rapidement sous binoculaire pour vérifier si des sous-groupes morphologiques présents dans l'échantillon, ne sont pas absents dans le sous-échantillon pris en compte. Tous les comptages sont réalisés par la même personne pour éviter le biais observateur. Après les comptages, les deux fractions de l'échantillon sont traitées séparément pour déterminer le poids de chacune des fractions.

La méthode décrite par Voiry (1981) est suivie pour classer les ectomycorhizes. A part sa clarté et sa reproductibilité, cette méthode a l'avantage d'avoir été développée dans la même région géographique (nord de la France) et avoir été utilisée *in situ* pour le chêne et le hêtre (Blaise et Garbaye 1983, Garbaye *et al.* 1986). La différence d'espèces (chêne pédonculé sur deux sites) n'est pas prise en compte puisqu'une étude par Garbaye *et al.* (1986) n'a pas montré de différences importantes entre le chêne sessile et le chêne pédonculé concernant leur statut ectomycorhizien. Plus récemment, Garbaye et Churin (1997) ont mis en évidence une différence de réaction à l'inoculation, ce qui semble lié à une différence de résistance aux sécheresses estivales.

Voiry (1981) distingue 3 groupes principaux (A, B et C) avec en tout 13 types morphologiques différents. Pour cette étude, suite à une observation sous microscope binoculaire (grossissement 4 fois), il est réaliste de ne distinguer que 6 types. A partir de l'observation de l'apparence et de l'abondance du mycélium, les définitions suivantes sont retenues (Voiry 1981; Blaise et Garbaye 1983) :

- excroissance : cellules arrondies, soies ou hyphes individualisés ;
- mycélium proprement dit : ensemble d'hyphes non orientés ;
- cordon : agrégation d'hyphes tous de même diamètre ;
- rhizomorphe : cordon à section circulaire, partant de la base de la mycorhize et présentant des hyphes centraux de plus gros diamètres que les hyphes périphériques.

Les six types utilisés pour cette étude se caractérisent par leur mycélium et sont présentés dans la figure 3.2. Il s'agit des trois groupes et six types dérivés :

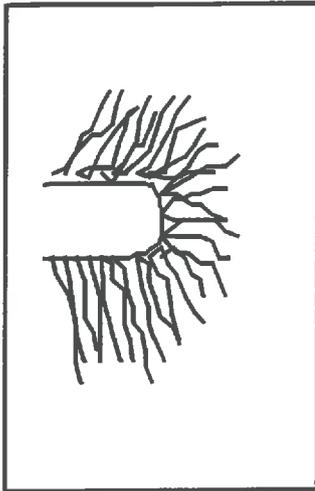
**groupe A** : Mycélium frangeant abondant, plus ou moins agrégé en cordons.

type A1 : Cordons rares, mycélium externe abondant non organisé, diffus comme une toile, coton ou feutré.

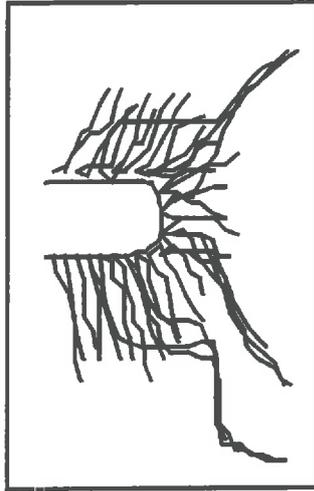
type A2 : Mycélium externe agrégé en mèches ou cordons de taille plus ou moins régulière.

**groupe B** : Mycorhizes à rhizomorphes.

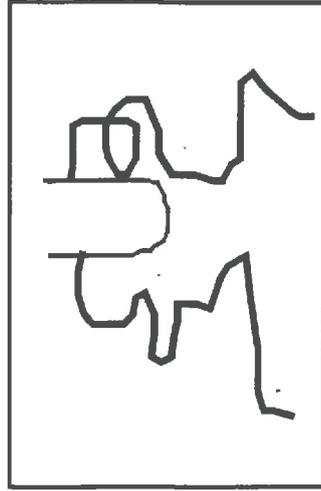
type B : Mycorhizes à rhizomorphes.



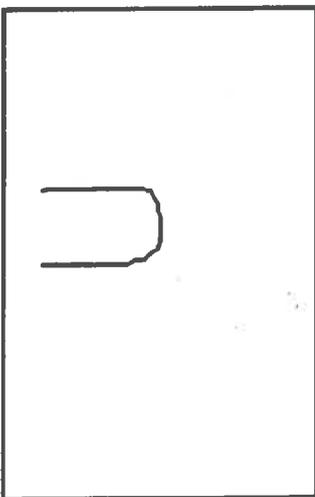
**type A1:**  
mycelium abondant  
et diffus



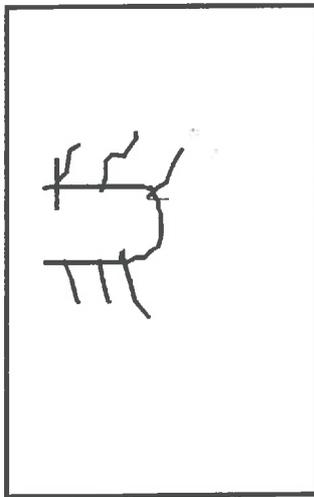
**type A2:**  
mycelium agrégé en  
mèches ou cordons



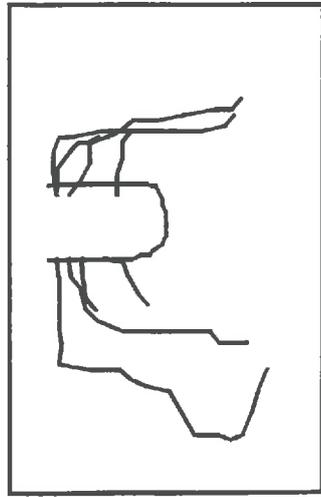
**type B:**  
rhizomorphes



**type C1:**  
manteau lisse sans  
excroissances



**type C2:**  
quelques excrois-  
sances autre que C2X



**type C2X:**  
hyphes individuels  
généralement noirs

**Figure 3.2** Des différents morphotypes d'ectomycorhizes

**groupe C** : Manteau à surface lisse ou portant des excroissances.

type C1 : Manteau lisse sans excroissances.

type C2X (Cenococcum) : Manteau lisse avec excroissances sous formes d'hyphes individualisés assez longs et généralement noirs.

type C2 (autres) : Manteau lisse avec excroissances autres que C2X.

La distinction entre les types C2X et C2 n'est faite qu'à partir du début 1995. Pour cette raison la somme de C2 (C2total) et même la somme de C (Ctotal) est prise en compte dans les analyses statistiques. L'occupation des apex par des mycorhizes est proche des 100 % dans tous les cas de figures, comme cela a déjà été observé dans d'autres études (Garbaye *et al.* 1986). La quantité des mycorhizes, par horizon ou ha, est donc égale à celle des apex. Les statistiques sont effectuées à la fois sur le nombre absolu de chaque morphotype d'ectomycorhize et sur sa fraction relative (après transformation arcsinus).

Dans les minirhizotrons, peu de dénombrements de mycorhizes sont effectués. Alors que le sol prélevé *in situ* aurait dû garantir la présence d'inoculum et donc des mycorhizes, les tout premiers comptages ont révélé une gamme de groupes morphologiques bien moins diversifiée. Cela implique que la présence de chaque groupe morphologique (qui en lui-même est composé d'un ensemble d'espèces de champignons) n'était pas assurée dans chaque minirhizotron. A défaut de ne pas pouvoir assurer la présence de l'ensemble des espèces dans chaque unité expérimental, il a été conclu qu'un dénombrement serait biaisé. D'une façon générale des comptages des mycorhizes n'ont donc pas été effectués pour les expérimentations en laboratoire.

### 3.3.5 Le pH de la rhizosphère

Les valeurs du pH de la rhizosphère sont mesurées selon la méthode développée par Gijsman (1990) mais légèrement adaptée. Il s'agit d'une mesure par deux micro-électrodes : une électrode de référence et une autre de mesure (diamètre extérieur entre 0.5 et 1.0 mm). Pour établir un bon contact entre ces micro-électrodes et le sol, la surface doit être plane et conductrice des H<sup>+</sup>. Pour cela des pièces d'agar, d'une épaisseur de 1 à 2 mm et de pH voisin de celui de la mesure, ont servi d'interface entre électrodes et sol.

Pour chaque traitement plusieurs minirhizotrons ont fait l'objet des mesures du pH rhizosphérique. Une fois la face d'observation découverte, la feuille de plastique est enlevée soigneusement et sélectivement autour de la zone de la racine à mesurer, ceci pour éviter le dessèchement du reste de la façade d'observation. Les pièces d'agar sont déposées sur les points sélectionnés (voir Figures 3.3 et 3.4).

La figure 3.3 montre le dispositif de mesure pour le pH, avec le support de l'électrode, l'électrode et l'appareil de mesure. La figure 3.4 montre l'emplacement des morceaux d'agar où les mesures sont effectués.

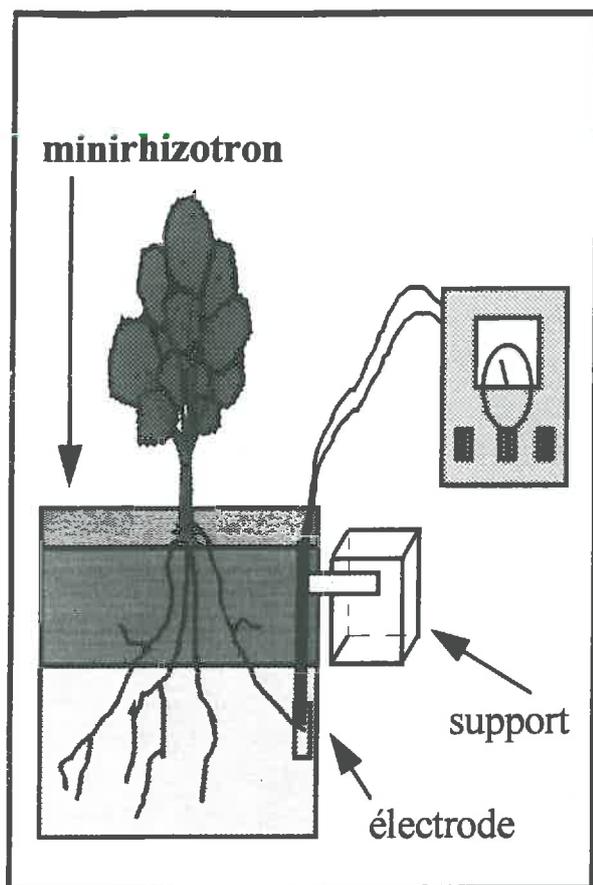


Figure 3.3 Mesure de pH

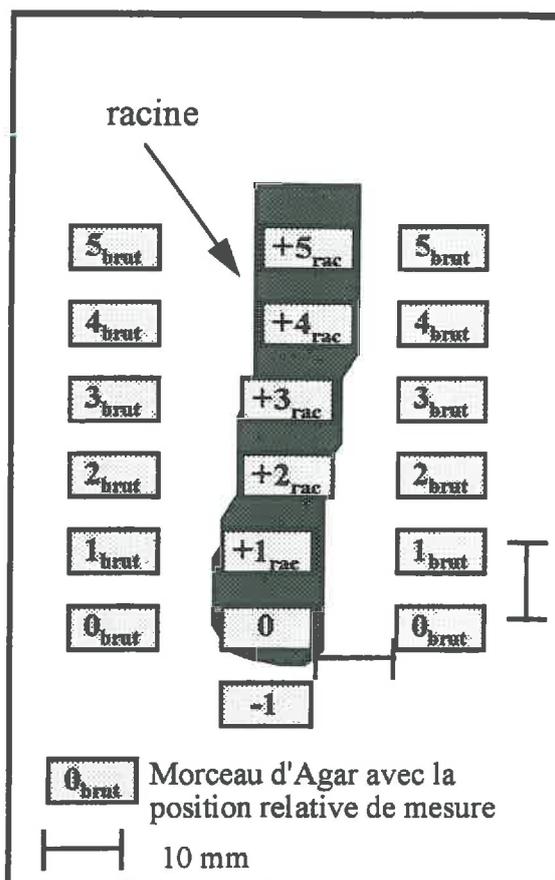


Figure 3.4 Position des mesures de pH

Pour chaque mesure du pH, l'électrode de mesure est positionnée manuellement sur la pièce d'agar, tandis que l'électrode de référence est placée en contact avec le sol. L'étalonnage des électrodes est effectué très régulièrement (toutes les 1 à 2 racines) et les premiers points mesurés sont vérifiés à la fin de la série. La distance entre points de mesure est de 10 mm, c'est-à-dire qu'on effectue des mesures sur la racine versus mesures à 10 mm de la racine (rhizosphère versus sol brut) et d'autre part des points le long de la racine espacés de 10 mm (cf. Figure 3.4). Les racines sélectionnées ne doivent pas être ramifiées et doivent présenter une longueur mesurable de 5 à 7 cm depuis l'apex. Entre 2 et 5 racines sont mesurées par minirhizotron.

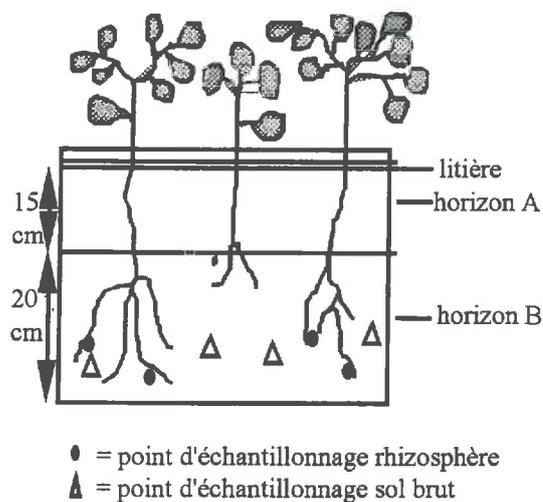
### 3.3.6 Le sol de la rhizosphère

Une partie des racines prélevées est traitée avec précaution afin de récupérer le sol rhizosphérique (sol proche de ces racines). Pour cela les racines visibles, soit sur le tamis, soit en ouvrant la façade du minirhizotron, sont prélevées. Les agrégats les plus importants sont enlevés avec une pince ou en secouant légèrement (Hendriks et Jungk 1981, Olsthoorn *et al.* 1991) ces racines. Le reste du sol encore collé le long des racines est considéré comme sol rhizosphérique. Cet ensemble de racines et sol adhérent est séché à l'air pendant quelques heures, puis nettoyé à l'aide d'un petit pinceau au-dessus d'un bac. Le sol rhizosphérique, ensemble de l'échantillon tombé lors du séchage et du sol enlevé des racines par brossage, est séché à l'air pendant 48 h. Les mêmes méthodes d'extractions et d'analyses que celles du

protocole pour le sol brut sont appliquées. Cette méthode ne permet pas toujours d'obtenir suffisamment de sol rhizosphérique pour pouvoir effectuer toutes les analyses. Pour améliorer les résultats, le sol proche des racines blanches, non-lignifiées, est séparé du sol proche des racines brunes, lignifiées. Généralement les racines lavées et brossées sont récupérées pour y mesurer la capacité d'échange cationique (§ 3.3.8).

### 3.3.7 La solution de la rhizosphère

Dès que la croissance racinaire dans l'horizon B des minirhizotrons est suffisante, des orifices sont percés dans la face présentant les racines afin d'introduire les micro bougies. La moitié de ces trous est choisie près de racines et l'autre moitié dans le sol brut (figures 3.5 et 3.6). La figure 3.5 montre la position des points d'échantillonnage. La figure 3.6 présente en détail les micro bougies (micro-lysismètres) utilisés.



**Figure 3.5** Position des micro bougies

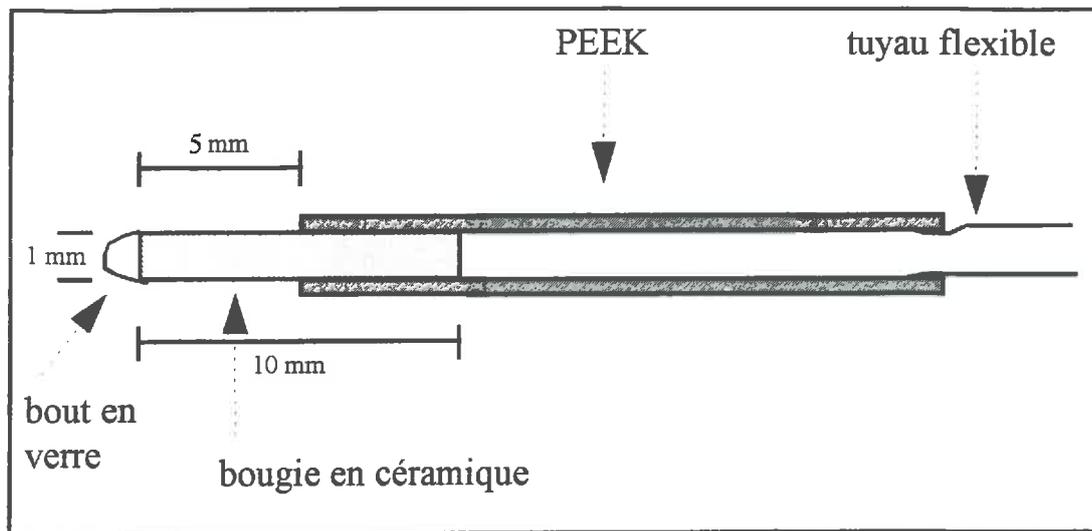
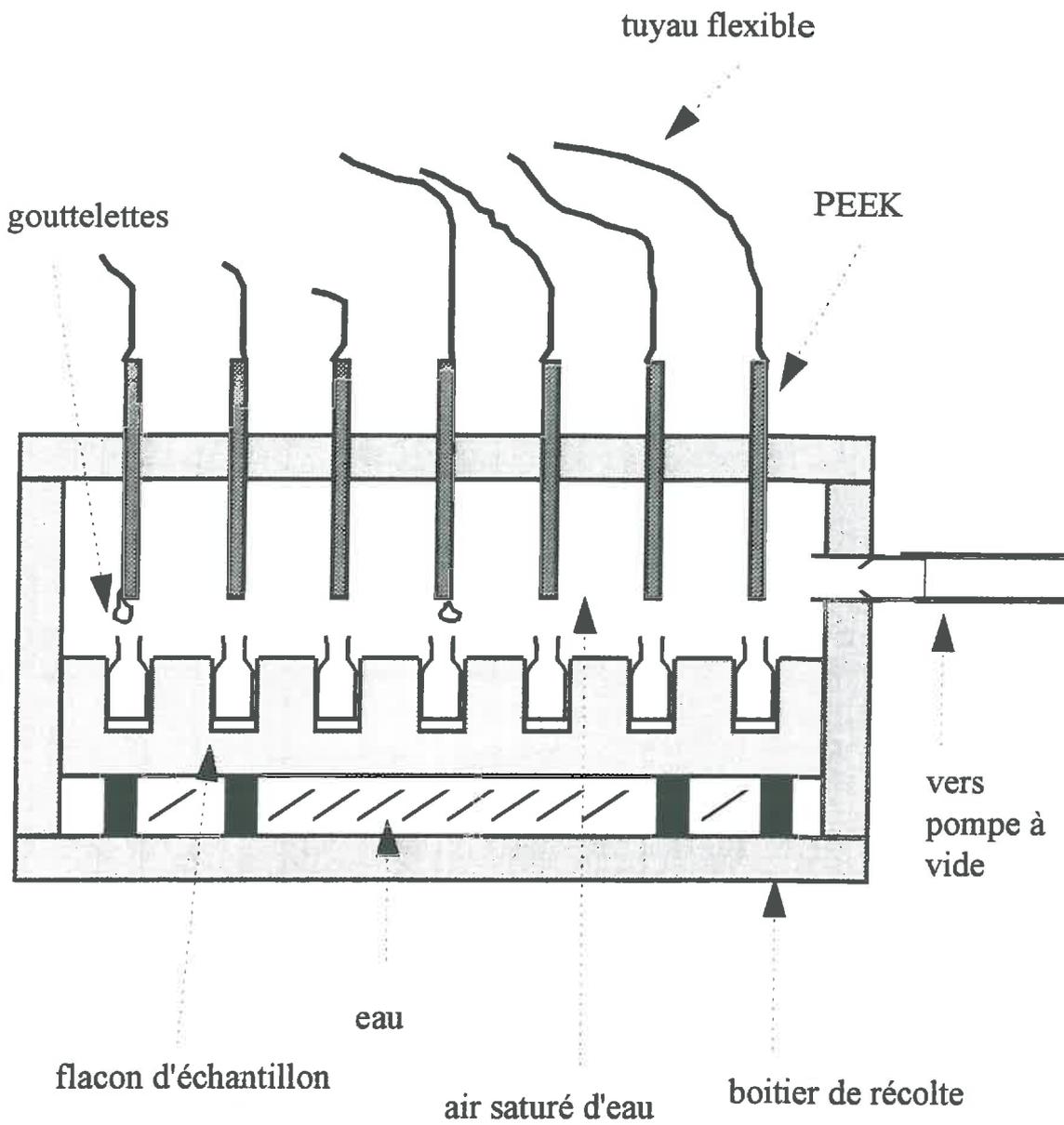


Figure 3.6 Un micro lysimètre

Ces micro-lysimètres (Göttlein *et al.* 1996) sont des bougies poreuses (cellule céramique collée dans un tube en polyetheretherketone - PEEK). La bougie poreuse, 5 mm de longueur utile, est insérée au travers du plexiglass et fixée sur le plexiglass (point de colle obturant en même temps l'orifice afin d'éviter les fuites). Ce lysimètre est branché au moyen d'un tuyau souple, nettoyé avec de l'HCl et de l'eau déminéralisée, avant l'utilisation sur un boîtier d'échantillonnage (figure 3.7), comparable à celui décrit par Göttlein *et al.* (1996). La figure 3.7 montre le dessin du boîtier. Une pompe crée un vide d'environ 400 hPa et aspire la solution de sol. Pour minimiser l'évaporation des gouttelettes qui se forment à l'extrémité du tube dans le boîtier, celui-ci a une couche d'eau ultra-pure qui produit une atmosphère saturée (Göttlein *et al.* 1996).

Le protocole de pompage consiste à respecter un temps de latence pour qu'un bon contact s'établisse entre le sol et le lysimètre (plusieurs jours). Ensuite il y a des sessions de dépression dont le rythme est : aspiration 5 à 6 heures, pause de 18 heures, aspiration de 5 à 6 heures etc. Cela doit être fait pour une période d'une semaine par série. Entre chaque deux séries, les micro-lysimètres et les tuyaux sont nettoyés et mis en place pour la série suivante. Les solutions déjà filtrées à une maille à 0.45  $\mu\text{m}$  (caractéristique de la bougie) sont dosées directement par ICP (Mg, Ca, Al, K), par chromatographie d'ions ( $\text{F}^-$ ,  $\text{Cl}^-$ ,  $\text{NO}_2^-$ ,  $\text{NO}_3^-$ ,  $\text{SO}_4^{2-}$ ,  $\text{HPO}_4^{2-}$ ) et par colorimétrie (TRAACS, pour  $\text{NO}_3^-$ ,  $\text{NH}_4^+$ ). Les analyses du volume mort et des échantillons de faible volume ( $< 200 \mu\text{l}$ ) sont écartées de l'analyse statistique.



**Figure 3.7** Boitier d'échantillons pour l'eau de la rhizosphère

### 3.3.8 La capacité d'échange cationique des racines

Des racines fines provenant du terrain ou des minirhizotrons sont séchées à l'air, puis nettoyées par brosse (§ 3.3.6). Ces racines propres sont stockées à -7 °C (cf. Dufey et Braun 1986) jusqu'à la détermination de la capacité d'échange cationique de ces racines ( $CEC_{rac}$ ). Au moment de l'analyse, les échantillons sont séchés à 30 °C. Les racines sont ensuite découpées en petits fragments d'une longueur d'environ 5 mm et pesées. Le poids d'échantillon est standardisé à 0.15 - 0.25 g.

La méthode de percolation par  $CuSO_4$  - HCl de Dufey et Braun (1986) est appliquée pour déterminer la  $CEC_{rac}$ . Le principe de cette méthode est de déplacer d'abord les cations adsorbés sur la  $CEC_{rac}$  par une solution de  $CuSO_4$   $10^{-2}$  N (étape 1 : le Cu remplace les cations des sites d'échanges) ; le pH de cet effluent est mesuré avec des électrodes standards et les cations extraits Ca, Mg, Al et K (ainsi que Cu dans les pré-études) par ICP. L'échantillon de racine est ensuite rincé abondamment avec une solution de  $CuSO_4$   $10^{-4}$  N afin de réduire la quantité de Cu, présent dans le volume interstitiel des racines, à des proportions négligeables par rapport à la quantité de Cu réellement adsorbé (étape 2). Enfin il faut désorber le Cu adsorbé au moyen d'une solution de HCl  $10^{-1}$  N (étape 3 : les  $H^+$  remplacent le Cu). L'étape 1 donne les valeurs individuelles de tous les cations et l'étape 3 la somme de tous les cations adsorbés (la  $CEC_{rac}$ ). Trois pré-études ont permis d'optimiser ce protocole (Annexe 3.2).

Pour l'objectif de cette étude la détermination individuelle des cations est plus intéressante que la valeur même de la  $CEC_{rac}$ . Par conséquent, seule l'étape 1 a été appliquée (200 ml de  $10^{-2}$  N  $CuSO_4$ ). La  $CEC_{rac}$  est déterminée pour deux séries d'échantillons *in situ* (site 1 et 2, et pour deux périodes) ainsi que pour une série provenant des minirhizotrons. Pour la série des minirhizotrons, les racines sont séparées en racines blanches non-lignifiées et racines brunes, lignifiées.

### 3.3.9 La composition du tissu végétal

Les échantillons foliaires sont obtenus en prélevant des rameaux dans la cime des arbres sur 5 à 8 arbres par traitement (tir au fusil - méthode standard ; Le Tacon 1969) en période de stabilité de la composition des éléments (deuxième quinzaine d'août) ; pour les expériences en minirhizotrons, les feuilles sont prélevées à la main.

La litière et l'humus sont échantillonnés *in situ* au moyen de cadres métalliques (surface 0.10 m<sup>2</sup>).

Les racines fines (*in situ* et minirhizotrons) sont échantillonnées d'une façon standard (§ 3.3.3). Les tiges (minirhizotrons uniquement) sont prélevées en fin d'expérience.

Tous ces tissus végétaux (racines, tiges, feuilles, et litière) sont séchés à 65° C, et fragmentés à l'aide de ciseaux ou couteaux. Une quantité connue de cette matière est prétraitée avec de l'eau oxygénée ( $H_2O_2$ ), minéralisée avec de l'acide perchlorique ( $HClO_4$ ) (méthode en usage dans le laboratoire) et les solutions sont dosées par ICP.

Les glands sont réduits à l'état de fragments (concassés dans un mortier) et séchés à 65 °C jusqu'à poids constant. Ensuite les échantillons sont chauffés au four moufle jusqu'à 500 °C et

les cendres sont reprises par une solution de HCl à 1 N (2 \* 10 ml), puis dans une solution de 6 N de HCl (5 ml). Cette solution est filtrée et analysée par ICP comme pour les autres compartiments.

### 3.3.10 La croissance des arbres

La croissance est suivie tout au long des expériences de laboratoire en mesurant la hauteur et en comptant le nombre de feuilles. A la fin de l'expérimentation, le diamètre et la hauteur des tiges sont mesurés, ainsi que le nombre total de feuilles. Les biomasses des feuilles et de la tige sont déterminées après séchage à 65 °C jusqu'à l'obtention d'un poids constant.

Sur le terrain, les mesures de la circonférence ( $C_{130}$ ) et de la hauteur sont effectuées d'une façon plus ponctuelle et sont résumées dans des dossiers d'archives. Ces sites font de nouveau l'objet d'une série de mesures pour la période 1995-1996 dans le cadre de cette étude. Une analyse dendrochronologique (Badeau *et al.* 1996) est effectuée sur des cernes extraits en mars 1997 pour le site de la Croix-Scaille (analyses faites par Picard). Seuls les arbres avec des diamètres supérieurs à 400 mm sont pris en compte pour cette analyse dendrochronologique.

### 3.3.11 Les statistiques

Les paramètres racinaires (biomasse, longueur) sont rapportés sur une même échelle comparable (horizon virtuel de 15 cm), afin de pouvoir comparer les effets du facteur profondeur. Les statistiques sont effectuées à l'aide du logiciel Unistat 4.0 (Unistat Ltd 1995). Les moyennes sont établies et la distribution est testée pour sa normalité. Les valeurs sont transformées en logarithmes pour améliorer leur distribution lorsque cela est nécessaire.

Des analyses 'individuelles' sont réalisées dans une première étape. Les paramètres variant avec la profondeur du sol (chimie du sol, chimie de la solution, racines, mycorhizes etc.) sont testés pour les effets du traitement et de la profondeur par une analyse de variance. Les valeurs des observations de mycorhizes sont transformées en valeurs arcsinus avant l'analyse de variance, car il s'agit des groupes morphologiques exprimés en pourcentage. Les paramètres de croissance et composition foliaire sont testés uniquement pour les effets des traitements. Le test de Student-Newman-Keuls est utilisé pour déterminer les traitements significativement différents les uns des autres. Si cela est possible, l'effet bloc est pris en compte.

Dans une deuxième étude, des analyses de régressions sont effectuées sur des ensembles de plusieurs paramètres rassemblés (pour tous les sites), afin de définir les relations entre les paramètres et évaluer l'importance de chacune des variables. Les ensembles concernés sont : 1) le sol vis-à-vis des racines, 2) la solution du sol vis-à-vis des racines, 3) la composition chimique des racines et les racines, 4) la composition chimique des feuilles et des racines et 5) des combinaisons prenant en compte la plupart de ces variables. Ces régressions sont toujours effectuées comme variable dépendante de la biomasse ou de la longueur racinaire (papier III). Des traitements statistiques complémentaires sont faits pour démontrer la dépendance de certains groupes morphologiques de mycorhizes vis-à-vis du pH (entre autre). Une analyse de covariance avec le traitement et le site comme variables et le pH comme covariable, est réalisée.

Dans ce travail les résultats des analyses statistiques sont toujours indiqués (dans les tableaux ou figures) lorsque les statistiques étaient réalisables (nombre de répétitions  $\geq 3$ ). Ceci est notamment le cas pour les racines vivantes et mycorhizes *in situ* (pour les horizons échantillonnés 12 à 16 fois) et l'ensemble des données de laboratoire. Le seuil de signification appliqué est de 5%. Les paramètres qui ont été échantillonnés avec un nombre de répétitions faible (souvent 2 répétitions par horizon et traitement) ne font donc pas l'objet d'une analyse statistique systématique. Ceci est par exemple le cas pour les racines mortes, les teneurs en éléments minéraux dans les racines, mais aussi pour les racines vivantes dans les couches les plus profondes ainsi que les données sol du terrain. Pour ce type de données, des analyses sur des ensembles supérieures ont été effectuées : soit pour plusieurs périodes (La Croix-Scaille), soit pour plusieurs horizons ou même l'ensemble des sites.

Pour des raisons de présentation, les erreurs standards ne sont pas indiqués sur les figures. Au lieu de cela, les résultats des analyses statistiques (s'il y a eu une analyse statistique) sont indiqués par des étoiles (en cas de différence significative). Les données de bases (incl. erreur-standard pour les racines vivantes et différences significatives pour racines vivantes et mycorhizes) sont présentés dans les annexes B. L'évolution de la quantité des racines fines (Fig. 4.4) est un cas à part. Les statistiques effectuées horizon pour horizon (jusqu'à 45 cm) permettent de dire que les effets traitement sont significatifs. Mais, la somme du profil inclut aussi la couche 45 à 55 cm, ayant un nombre de répétitions faible (entre 2 et 4). C'est pourquoi l'analyse sur l'ensemble du profil (0 à 55 cm) n'est pas possible. Les étoiles qui marquent les différences significatives dans cette figure, sont donc basées sur des analyses horizon pour horizon.

4

RESULTATS DES  
EXPERIMENTATIONS *IN SITU*

## 4 Résultats des expérimentations *in situ*

### 4.1 Les expériences de la Croix-Scaille : des observations séquentielles

Pour l'expérience ancienne (site 1), la présentation des résultats se base pour partie sur l'ensemble des périodes, c'est-à-dire sur les observations faites 4 ou 5 ans après les amendements (en 1994 et 1995). Pour certains paramètres, les mesures sont plus complètes ou répétées dans une des deux années, de sorte que dans certains cas, ce sont surtout les données d'une année qui sont discutées. Il y a ainsi plus de répétitions pour le sol et pour la masse racinaire en 1994 qu'en 1995. Par contre, les données les plus complètes et les plus fiables pour la solution du sol ou pour la  $CEC_{\text{rac}}$  sont celles de l'année 1995. Pour cette raison, on peut trouver dans le texte à la fois '4 ans' et '5 ans' après l'amendement carbonate ou sulfate pour l'expérience ancienne.

#### 4.1.1 Le sol

Les teneurs en éléments échangeables majeurs (K, Ca, Mg, Mn), pour le traitement témoin, sont représentées dans la figure 4.1.

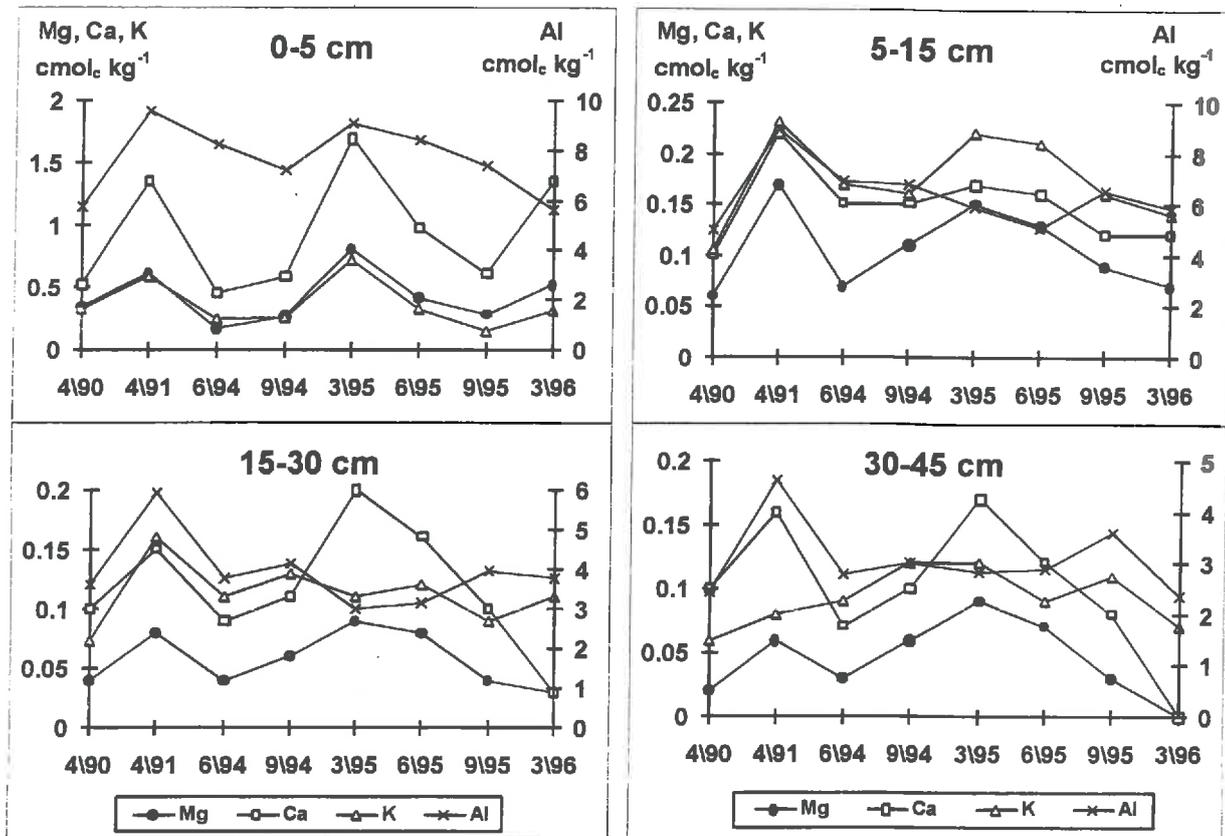


Figure 4.1 Evolution des cations échangeables du sol dans le temps pour le témoin à 4 profondeurs ; site (1) de la Croix-Scaille.

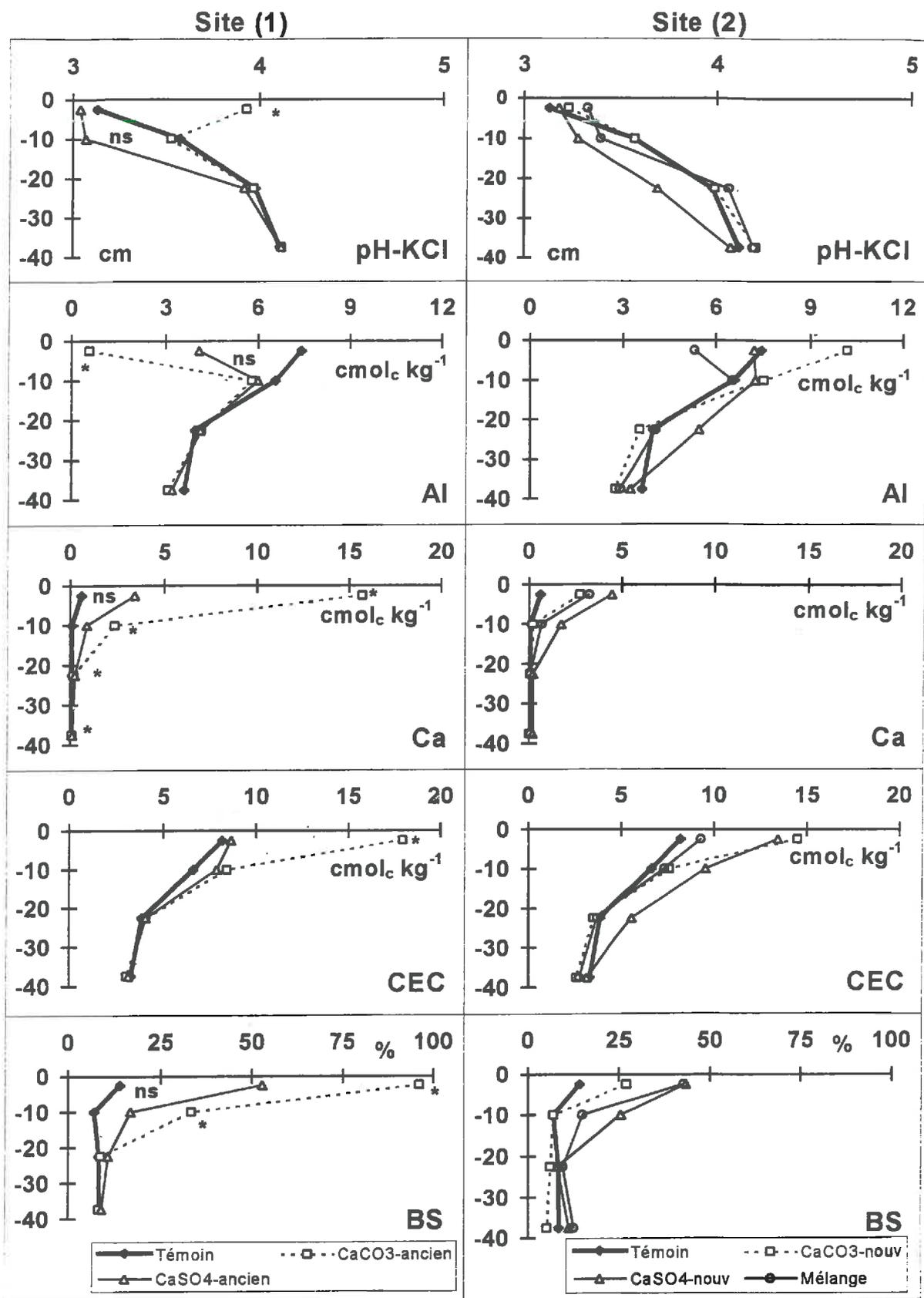


Figure 4.2 L'effet de l'amendement sur les caractéristiques du sol : site 1 (ancien) et site 2 (nouveau) de la Croix-Scaille (statistiques uniquement pour le site 1 ; \* = un effet traitement dans cet horizon significatif à 5 % et n.s. = non significatif).

Les données de la période de 1994-1996 sont complétées par les données initiales du même site. Comme le montre la figure 4.1, ces éléments subissent tous les mêmes variations saisonnières et pour tous les niveaux de profondeur. Il n'y a pas de tendance évolutive apparente avec le temps. Ces fluctuations sont plus importantes en surface qu'en profondeur, et les pics de concentrations semblent concorder avec la fin de l'hiver, bien que ceci soit moins net notamment pour l'hiver de 1996. Sur le complexe d'échange, l'Al est le cation dominant, les concentrations sont de 6 à 8 cmol<sub>c</sub> kg<sup>-1</sup> en surface et de 2.5 à 4 cmol<sub>c</sub> kg<sup>-1</sup> en profondeur. Le taux de saturation est faible, inférieur même à 10 % en profondeur.

Les effets des divers traitements calciques sur le sol sont résumés dans la figure 4.2. Les effets après 4 ans (site 1) sont présentés d'une façon comparative avec ceux après 1 ans (site 2). Après 4 ans, l'effet du carbonate (CaCO<sub>3</sub>) est significativement plus fort que celui du traitement sulfate (CaSO<sub>4</sub>) pour le pH-KCl, les teneurs en Al et Ca échangeable, la CEC et le taux de saturation. Le sulfate a même provoqué une diminution de la valeur du pH-KCl.

Les effets après 1 an sont beaucoup moins marqués. La stimulation de la teneur en Ca échangeable, de la CEC et du taux de saturation apparaissent, mais avec une ampleur moindre, pour les 3 traitements (sans validation statistique dû au nombre de répétitions limité). Les effets sur l'Al échangeable et le pH-KCl sont plus faibles. Cependant la diminution du pH-KCl après le nouveau traitement sulfate est similaire à celle observée après 4 ans. Les effets sur le Mn, Mg, Na, K et H<sup>+</sup> échangeables sont moins importants ou absents. Le pH-H<sub>2</sub>O est affecté un peu plus que le pH-KCl. (Annexe 4.1 données du sol).

*Les caractéristiques chimiques du sol suivent des variations saisonnières dans le témoin. Les caractéristiques sont celles d'un sol acide avec un taux de saturation bas. L'amendement carbonate a plus d'impact sur les propriétés du sol (hausse de pH, du Ca échangeable, de la CEC en surface, du taux de saturation ; diminution de l'Al échangeable) que le sulfate. Les traitements amendement ont plus d'effet après 4 ans que la première année. Le traitement Mélange se situe souvent entre les deux autres traitements en ce qui concerne son effet sur le sol.*

#### **4.1.2 La solution du sol**

Le Tableau 4.1 présente les caractéristiques les plus importantes du dispositif de la Croix-Scaille (voir aussi l'Annexe 4.2). L'analyse statistique sur les ensembles de mars et juin 1995 et l'ensemble des périodes (Annexe 4.2) montre que l'effet du CaCO<sub>3</sub> après 5 ans est plus important que celui des autres traitements en ce qui concerne le pH-H<sub>2</sub>O. La plus grande solubilité du sulfate se traduit par un déplacement plus important du Ca en profondeur (CaSO<sub>4</sub> site 1 et site 2, et Mélange site 2) comparé aux traitements CaCO<sub>3</sub> et au témoin. Par contre, les concentrations de nitrate y sont généralement (pas significativement) moins élevées dans ces traitements (CaSO<sub>4</sub> et Mélange) que dans le CaCO<sub>3</sub> et le témoin. Ceci s'accorde bien avec les observations de laboratoire pour ce qui concerne les traitements avec du sulfate de calcium, mais se distingue des taux plus élevés de nitrate après CaCO<sub>3</sub> dans l'horizon de surface pour les expériences de laboratoire (§ 5.2, Tab. 5.1). Cela peut être dû à un effet à court terme de l'amendement sur la minéralisation. En général les concentrations en nitrate sont moyennes, et celles de l'ammonium très basses (0.01-0.03 mmol<sub>c</sub> l<sup>-1</sup> ; Annexe 4.2). Le rapport Ca/Al dans la solution a augmenté pour tous les traitements comparativement au témoin (significatif pour au moins une période et couche ; Annexe 4.2). Ces augmentations sont plus élevées après 5 ans

(site 1) qu'après la première année (site 2). Les autres éléments étudiés (S, Mn, Mg, Na, K) n'ont pas de relation directe avec les traitements, excepté l'augmentation des teneurs en S dans les traitements contenant du sulfate (Annexe 4.2).

**Tableau 4.1** Caractéristiques moyennes de la solution du sol en mars 1995, cinq ans après les traitements pour le site (1) et 1 an après pour le site (2) de la Croix-Scaille ; échantillons prélevés au milieu des couches à 3 cm (A11), 10 cm (A1(B)), 20 cm (B) et 35 cm (B).

	couche cm	pH (H <sub>2</sub> O)	Ca mmol <sub>c</sub> l <sup>-1</sup>		Al mmol <sub>c</sub> l <sup>-1</sup>		NO <sub>3</sub> <sup>-</sup> mmol <sub>c</sub> l <sup>-1</sup>		Ca/Al mole/mole	
Témoin (1) & (2)	A11	4.66b	0.12	<i>0.03</i>	0.07	<i>0.03</i>	0.20	<i>0.14</i>	2.6	<i>0.63</i>
CaCO <sub>3</sub> ancien (1)	A11	5.58a	0.34	<i>0.10</i>	0.07	<i>0.02</i>	0.10	<i>0.03</i>	7.4	<i>1.3</i>
CaSO <sub>4</sub> ancien (1)	A11	4.64b	0.20	<i>0.03</i>	0.03	<i>0.00</i>	0.03	<i>0.02</i>	10	<i>2.4</i>
CaCO <sub>3</sub> nouv. (2)	A11	5.48a	0.24	<i>0.10</i>	0.05	<i>0.01</i>	0.19	<i>0.14</i>	7.2	<i>3.9</i>
CaSO <sub>4</sub> nouv. (2)	A11	5.04ab	0.17	<i>0.04</i>	0.06	<i>0.02</i>	0.06	<i>0.02</i>	4.2	<i>2.4</i>
Mélange 80/20 (2)	A11	5.09ab	0.29	<i>0.10</i>	0.03	<i>0.01</i>	0.04	-	15	<i>6.7</i>
Témoin (1) & (2)	A1(B)	5.28	0.21	<i>0.05</i>	0.06a	<i>0.00</i>	0.17	<i>0.04</i>	5.3	<i>1.4</i>
CaCO <sub>3</sub> ancien (1)	A1(B)	5.75	0.20	<i>0.02</i>	0.04b	<i>0.00</i>	0.09	<i>0.02</i>	7.5	<i>0.35</i>
CaSO <sub>4</sub> ancien (1)	A1(B)	5.59	0.23	<i>0.04</i>	0.06ab	<i>0.01</i>	0.08	<i>0.01</i>	5.7	<i>0.72</i>
CaCO <sub>3</sub> nouv. (2)	A1(B)	5.13	0.12	<i>0.02</i>	0.11ab	<i>0.04</i>	0.19	<i>0.07</i>	1.7	<i>1.1</i>
CaSO <sub>4</sub> nouv. (2)	A1(B)	4.98	0.30	<i>0.11</i>	0.04ab	<i>0.00</i>	0.03	-	11	<i>5.8</i>
Mélange 80/20 (2)	A1(B)	5.06	0.18	<i>0.04</i>	0.04ab	<i>0.01</i>	0.09	<i>0.06</i>	6.8	<i>1.1</i>
Témoin (1) & (2)	B	5.35ab	0.19	<i>0.07</i>	0.05	<i>0.02</i>	0.18	<i>0.08</i>	5.7	<i>4.6</i>
CaCO <sub>3</sub> ancien (1)	B	5.79a	0.18	<i>0.02</i>	0.03	<i>0.01</i>	0.08	<i>0.02</i>	9.0	<i>2.6</i>
CaSO <sub>4</sub> ancien (1)	B	5.51ab	0.30	<i>0.06</i>	0.03	<i>0.00</i>	0.10	<i>0.03</i>	15	<i>3.1</i>
CaCO <sub>3</sub> nouv. (2)	B	5.28ab	0.16	<i>0.01</i>	0.10	<i>0.03</i>	0.22	<i>0.06</i>	2.4	<i>1.1</i>
CaSO <sub>4</sub> nouv. (2)	B	4.78b	0.42	<i>0.02</i>	0.12	<i>0.01</i>	0.16	<i>0.01</i>	5.3	<i>0.68</i>
Mélange 80/20 (2)	B	4.95b	0.24	<i>0.04</i>	0.08	<i>0.04</i>	0.10	<i>0.05</i>	4.5	<i>3.4</i>
Témoin (1) & (2)	B	5.24	0.15	<i>0.03</i>	0.03	<i>0.01</i>	0.08	<i>0.01</i>	7.5	<i>7.2</i>
CaCO <sub>3</sub> ancien (1)	B	5.70	0.20	<i>0.02</i>	0.01	<i>0.01</i>	0.05	<i>0.02</i>	30	<i>2.4</i>
CaSO <sub>4</sub> ancien (1)	B	5.14	0.29	<i>0.07</i>	0.06	<i>0.05</i>	0.06	<i>0.00</i>	7.2	<i>10</i>
CaCO <sub>3</sub> nouv. (2)	B	5.43	0.18	<i>0.01</i>	0.06	<i>0.02</i>	0.15	<i>0.05</i>	4.5	<i>1.8</i>
CaSO <sub>4</sub> nouv. (2)	B	5.00	0.28	<i>0.05</i>	0.07	<i>0.04</i>	0.14	<i>0.00</i>	6.0	<i>2.8</i>
Mélange 80/20 (2)	B	4.72	0.27	<i>0.03</i>	0.04	<i>0.01</i>	0.07	<i>0.03</i>	10	<i>4.2</i>

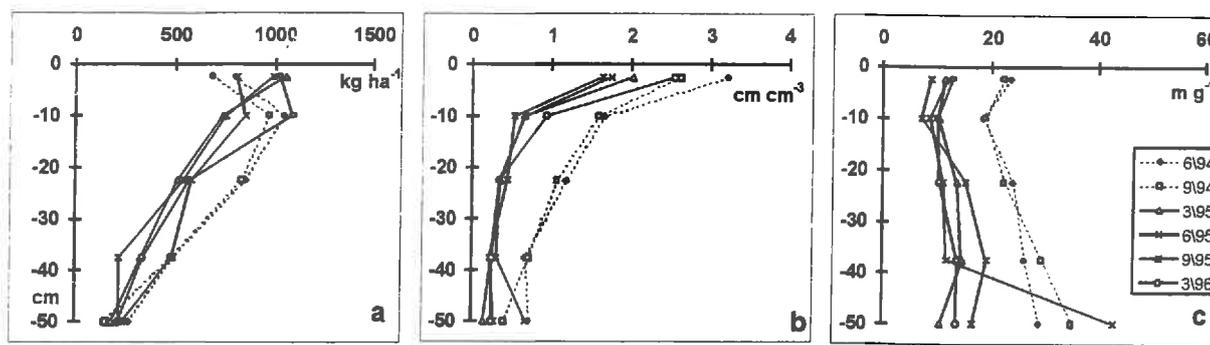
erreur standard en italique ; les lettres diff. indiquent une différence significative au seuil de p<0.05.

*L'effet traitement sur la solution du sol se résume par une augmentation de la valeur du pH-H<sub>2</sub>O (le maximum est observé pour le traitement carbonate), par l'absence d'effet significatif sur le nitrate par le CaCO<sub>3</sub>, et un effet sur la mobilité des ions plus important pour le traitement sulfate en raison de sa plus grande solubilité. De façon générale, les traitements calciques augmentent le rapport Ca/Al dans la solution. Les effets après un an sont moindres que ceux après 5 ans, mais démontrent un effet initial plus ou moins rapide en fonction de la forme du produit appliqué.*

### 4.1.3 Les racines fines (< 2 mm en diamètre)

#### 4.1.3.1 La biomasse et la longueur des racines fines

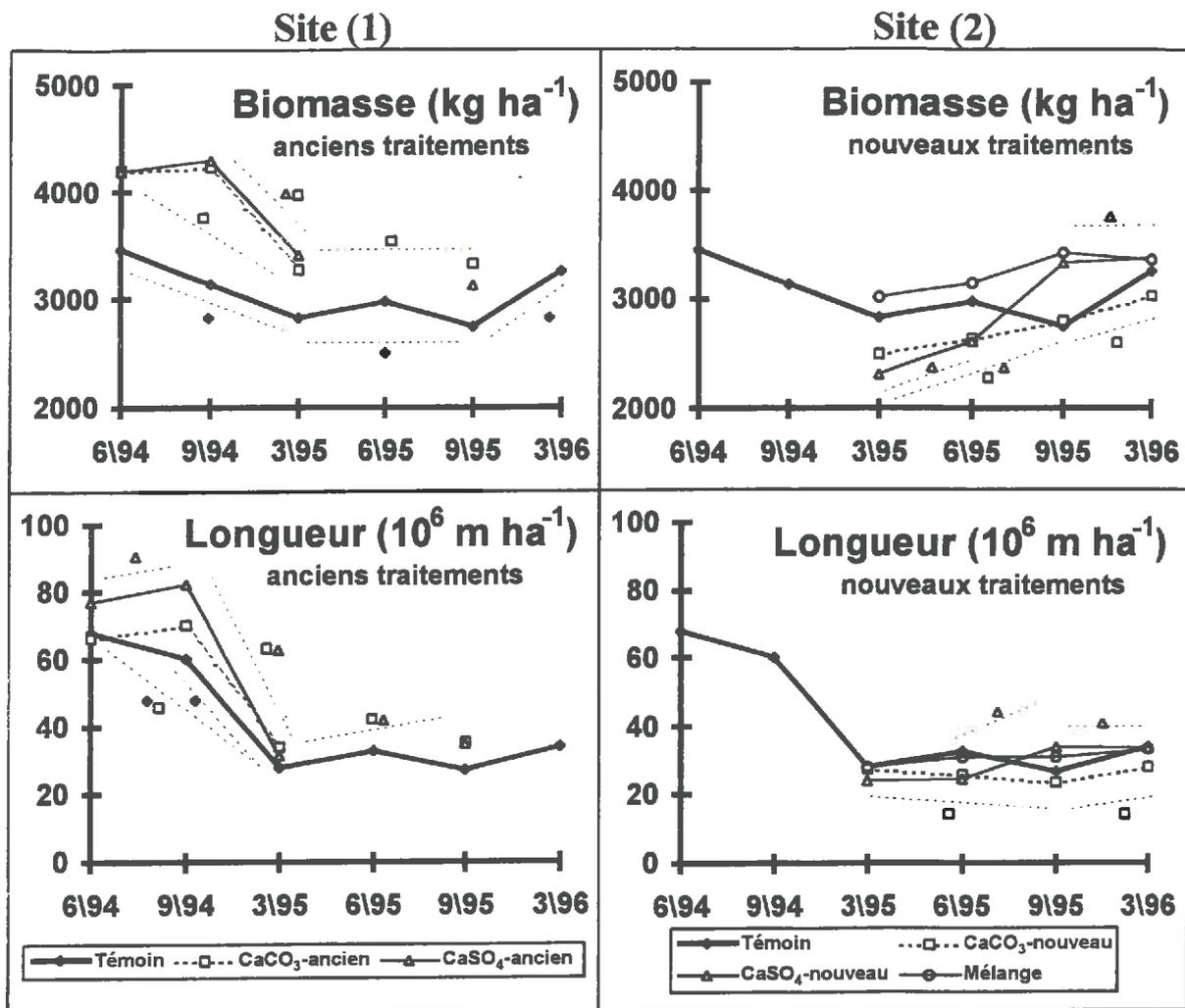
La figure 4.3 présente, pour le témoin, les 3 paramètres retenus pour cette étude. Lors des six périodes d'échantillonnage, la biomasse racinaire ( $\text{kg ha}^{-1}$ ), la densité racinaire ( $\text{cm cm}^{-3}$ ) et la longueur spécifique ( $\text{m g}^{-1}$ ) ont toujours le même profil de distribution verticale. La seule variation d'importance est liée à l'année : les deux courbes pour 1994 se différencient assez clairement (biomasse) voire très nettement (densité, longueur spécifique) des courbes établies pour 1995-1996. Cela peut être attribué aux conditions climatiques de l'hiver 1994-1995 (froid prolongé, nappe dans le sol très élevée en fin d'hiver) et correspond à une différence de croissance entre les deux années 1994 et 1995. Ces différences s'avèrent significatives au seuil de  $p < 0.05$  pour la densité et la longueur spécifique (basées sur des comparaisons horizon par horizon ; résultats non présentés dans la Figure 4.3 pour des raisons de lisibilité).



**Figure 4.3** Distribution dans le témoin de la biomasse des racines fines en  $\text{kg ha}^{-1}$  (a), de la densité racinaire des racines fines en  $\text{cm cm}^{-3}$  (b), et de la longueur spécifique en  $\text{m g}^{-1}$  (c) dans le profil pour les six périodes d'échantillonnage (de juin 1994 à mars 1996) pour le site (1) de la Croix-Scaille.

La figure 4.4 confirme cet effet de l'année sur la caractéristique 'somme des racines' pour l'ensemble de la profondeur du profil racinaire. La figure montre les résultats des tests statistiques pour les différences entre période et les effets traitement sont sur la Figure 4.5 et l'Annexe 4.3). Les 2 'anciens' traitements du site 1 ont une biomasse et une longueur significativement plus importante en 1994, mais leurs courbes sont proches de celle du témoin pour l'année 1995. Ceci reflète probablement l'hiver de 1994 à 1995 avec un engorgement du sol en fin d'hiver. Cependant, comme le montre l'ensemble des nouveaux traitements du site 2 (hausse significative des valeurs à partir de mars 1995), les changements se produisent dès la première année après l'application du traitement. Pour le mois de septembre 1995, l'effet traitement est déjà significatif pour les deux traitements contenant du sulfate (site 2 ; Annexe 4.3). Le traitement carbonate a l'effet le moins rapide, dû à une solubilité et une mobilité moindres du produit. D'une façon générale, la sécheresse de l'été - automne 1995 a probablement fait stagner la croissance racinaire. C'est pourquoi - grâce à l'hiver relativement doux - il y a eu une stimulation significative pour la plupart des traitements entre septembre 1995 et mars 1996.

Les effets des traitements sont détectables jusqu'à une profondeur d'au moins 30-45 cm (Figure 4.5). L'amendement ancien (site 1) a des effets positifs et significatifs sur la biomasse



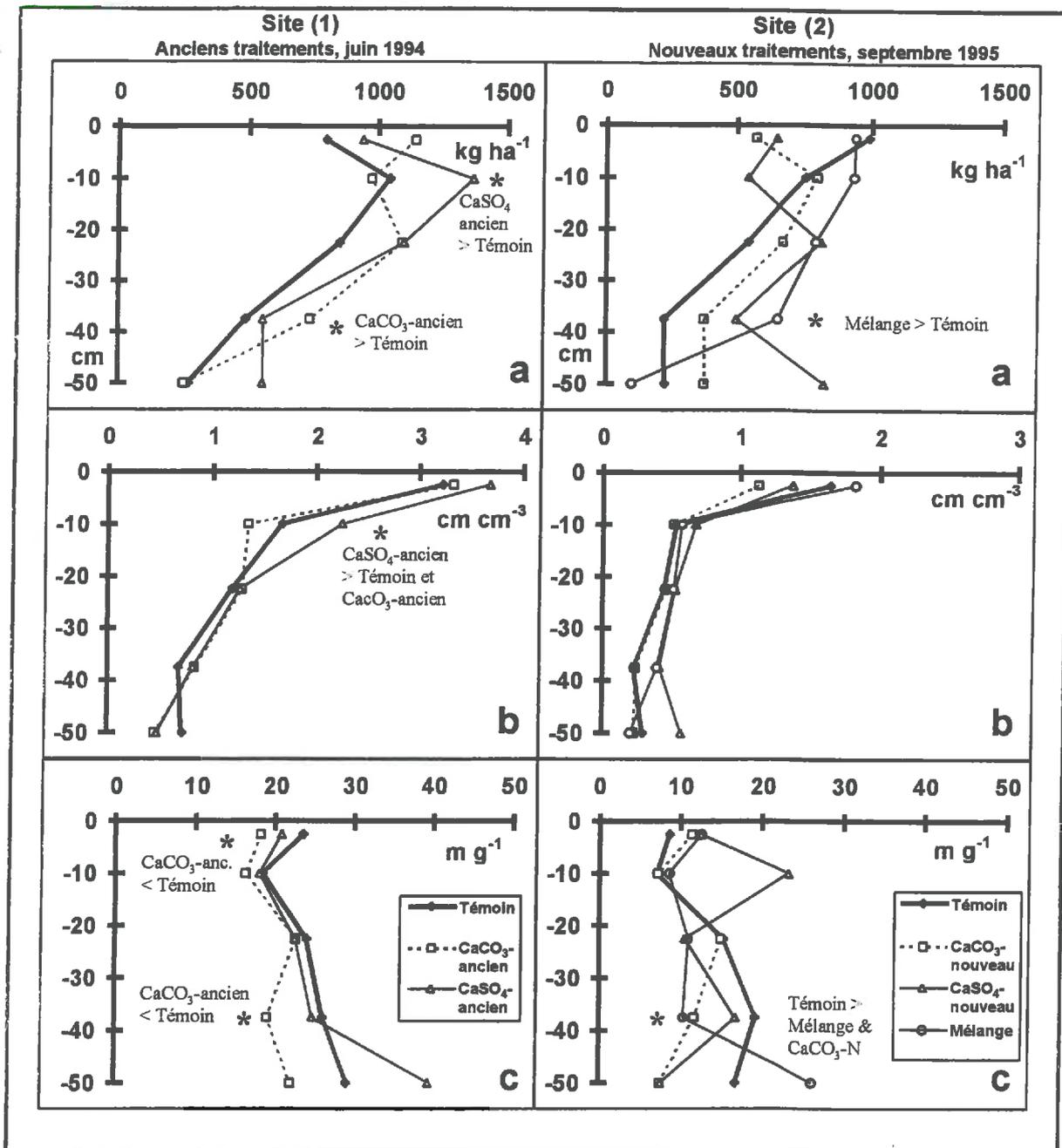
**Figure 4.4** Evolution (de juin 1994 à mars 1996) de la biomasse ( $\text{kg ha}^{-1}$ ) et de la longueur totale ( $10^6 \text{ m ha}^{-1}$ ) des racines fines pour les sites (1) et (2) de la Croix-Scaille (t-test utilisé pour valider les différences entre périodes au seuil de  $p < 0.05$ , soit sur l'ensemble de 0-45 cm, soit horizon par horizon ; les différences sont indiquées par des lignes pointillées finement plus le symbole du traitement. Pour le témoin ces résultats ne sont pas répétés sur les courbes de droite).

racinaire non seulement en surface, mais aussi à 30-45 cm, tandis que l'effet sur la longueur spécifique est significativement négatif. Le sulfate, malgré une solubilité plus élevée, a des effets positifs et significatifs sur la biomasse et la longueur (densité racinaire), mais pour une profondeur de sol inférieure à celle atteinte par le carbonate.

Les effets au bout d'une année (site 2) sont similaires à ceux après 4 ans (site 1) : un accroissement de la biomasse des racines fines pour la plupart des profondeurs, un effet moindre sur la densité racinaire et une tendance vers des valeurs de longueur spécifique plus basses que pour le témoin.

Les effets semblent inversés en surface : il y a une tendance (non significatif à  $p < 0.05$ ) dépressive momentanée sur la biomasse, mais une stimulation de la longueur spécifique. Ceci

peut être interprété comme un effet de perturbation initiale, ou bien comme un prélèvement de luxe nécessitant moins de racines.



**Figure 4.5** Distribution de la biomasse des racines fines en kg ha<sup>-1</sup> (a), de la densité racinaire des racines fines en cm cm<sup>-3</sup> (b) et de la longueur spécifique en m g<sup>-1</sup> (c) dans les profils du sol des sites (1) et (2) de la Croix-Scaille (les différences significatives entre traitements sont indiquées avec des étoiles et spécifiées en texte).

Les racines fines montrent une réponse importante aux conditions climatiques. Cela se traduit par des valeurs de biomasse des racines fines beaucoup plus faibles en 1995 qu'en 1994. Au bout de 4 ans, le carbonate a stimulé le développement des racines fines dans tout le profil du sol et cela d'avantage que pour le traitement sulfate. La biomasse est plus stimulée que la longueur, de sorte que la longueur spécifique diminue après amendement. Après la première année (site 2) suivant l'application de l'amendement, les traitements n'ont pas encore stimulé significativement le développement des racines fines, bien que les tendances s'avèrent identiques à celles des traitements plus anciens.

#### 4.1.3.2 La fraction des racines très fines

Les figures 4.6 et 4.7 présentent la fraction des racines très fines (< 0.5 mm diamètre) par rapport au total des racines fines (< 2.0 mm). Bien que le nombre de répétitions (n = 2) ne permet pas d'affirmer la signification des différences à chaque niveau, il y a toute de même une bonne concordance (Figure 4.6) des deux périodes 'estivales' (juin 1994 et septembre 1995). Le traitement carbonate montre une proportion plus importante de ses racines fines dans la

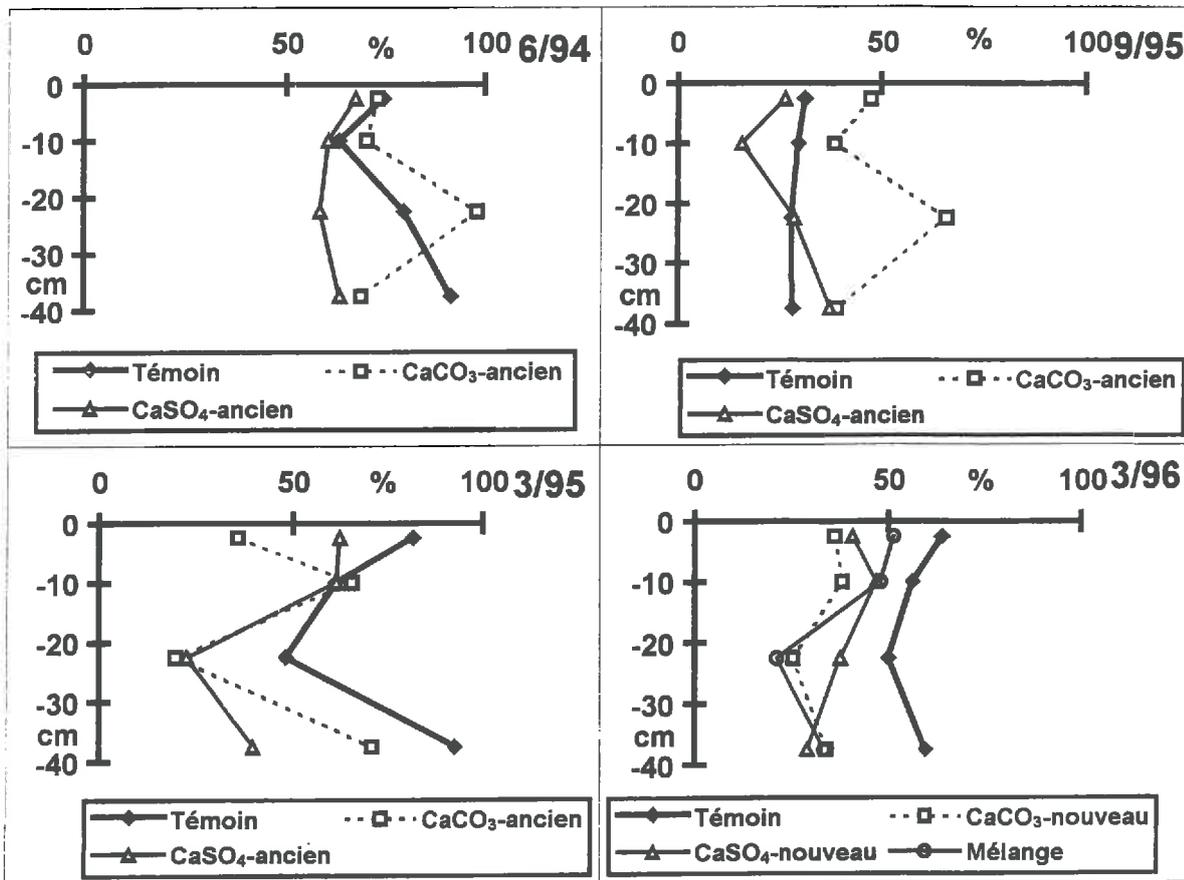


Figure 4.6 Distribution dans le profil du sol du pourcentage de la biomasse des racines très fines (< 0.5 mm diamètre) dans la classe fine (< 2.0 mm) basée deux répétitions par traitement et horizon.

classe très fine que dans le témoin et plus encore que dans le traitement sulfate. En revanche, l'échantillonnage en période 'hivernale' (mars 1995 et mars 1996) montre des résultats plutôt contraires : une fraction moins importante des racines très fines pour tous les traitements calciques, à la fois pour le site ancien (1) et les nouveaux traitements (site 2). L'hypothèse la plus vraisemblable est une liaison avec les processus de stockage, mortalité et développement racinaire. Un environnement plus favorable dans le traitement  $\text{CaCO}_3$  se traduit par un investissement dans des racines fines dès le printemps puis, suite à une mortalité moins élevée (voir § 4.1.3.3 et 4.1.3.5), une fraction plus importante de racines très fines en été et en automne se développe. Au cours de la saison de croissance, une partie plus importante de ces racines grossit et passe dans la classe supérieure de 0.5 - 2.0 mm de diamètre pour le traitement carbonate comparé au traitement témoin. Les racines de cette classe ont une mortalité plus faible que celle des racines plus fines et ont un rôle majeur dans le stockage hivernal. Dès le printemps suivant, les réserves plus élevées dans les racines fines de 0.5 - 2.0 mm, permettent pour la période qui suit un développement plus important des radicelles. Cette tendance vers une fraction de racines très fines réduite, s'accorde d'ailleurs avec une longueur spécifique moins élevée (§ 4.1.3.1).

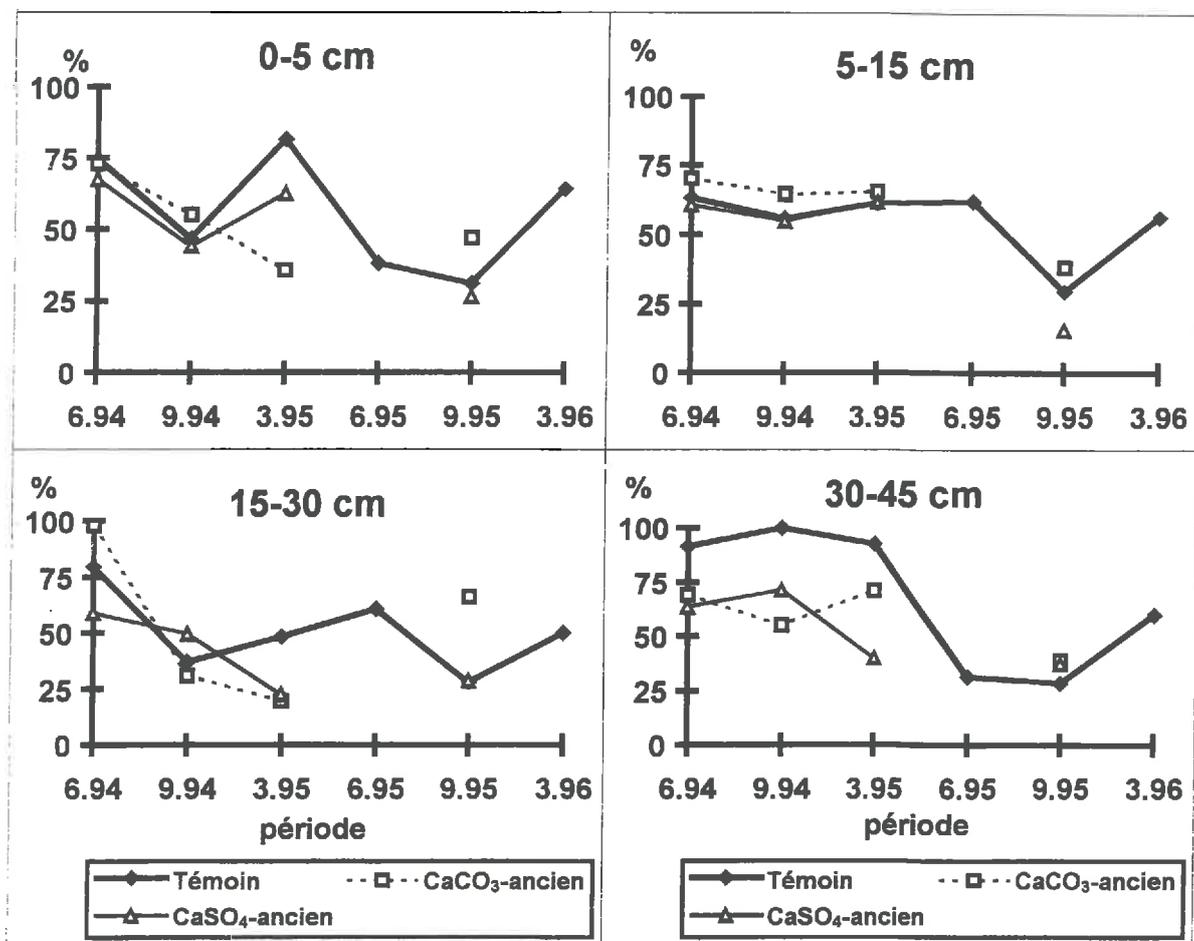


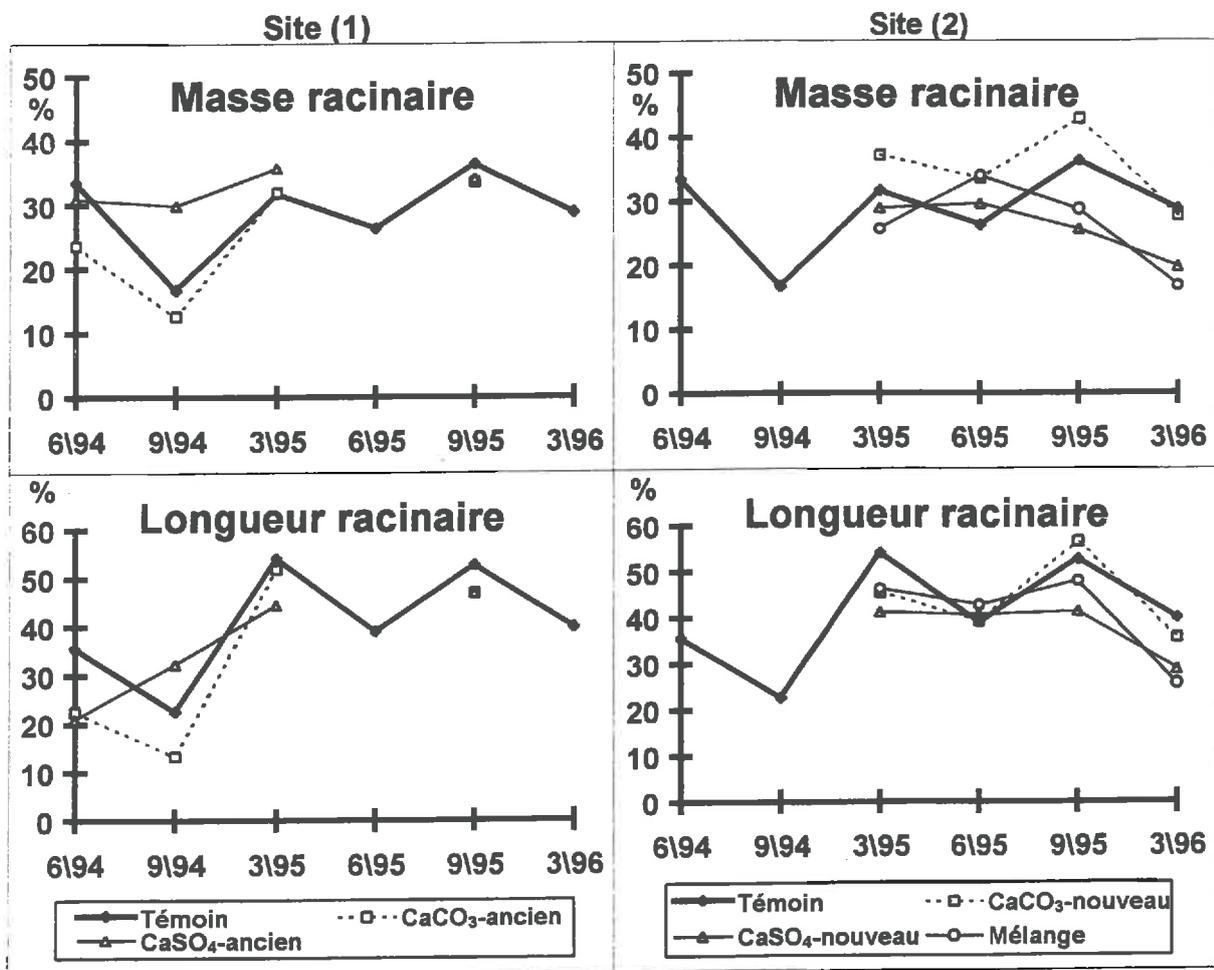
Figure 4.7 Evolution avec le temps du pourcentage de la biomasse des racines très fines (< 0.5 mm diamètre) dans la classe des racines fines (< 2.0 mm) pour quatre niveaux.

La figure 4.7 montre les tendances évolutives de la fraction très fine pour les traitements anciens (site 1) et les 4 niveaux. Les divers traitements suivent l'évolution générale du témoin. Les valeurs de ces rapports de taille de racines sont plus élevées pour le traitement carbonate que pour le témoin et le traitement sulfate, excepté dans la couche la plus profonde.

*La distinction au sein de la classe des racines fines (< 2.0 mm diamètre) entre les classes de racines très fines (< 0.5 mm) et fines (0.5 - 2.0 mm) peut fournir des informations supplémentaires sur le développement racinaire. Lorsque le traitement (CaCO<sub>3</sub>) a amélioré l'environnement (§ 4.1.1 : sol ; § 4.1.3.1 : augmentation de biomasse de racines fines), la fraction des racines très fines est plus élevée en été, mais par contre plus faible en hiver. Cela peut être dû à des effets de croissance, mortalité et stockage, qui agissent différemment selon les traitements.*

#### 4.1.3.3 Les racines mortes

La figure 4.8 montre la somme, sur le profil du sol, de la nécromasse des racines fines et de la longueur des racines fines mortes, relativement à la biomasse et à la longueur des racines vivantes. Les effets sont comparables à ceux observés sur les racines fines vivantes (Fig 4.6).



**Figure 4.8** Evolution dans le temps du pourcentage des racines mortes (exprimé en masse et en longueur) pour les sites (1) et (2) de la Croix-Scaille.

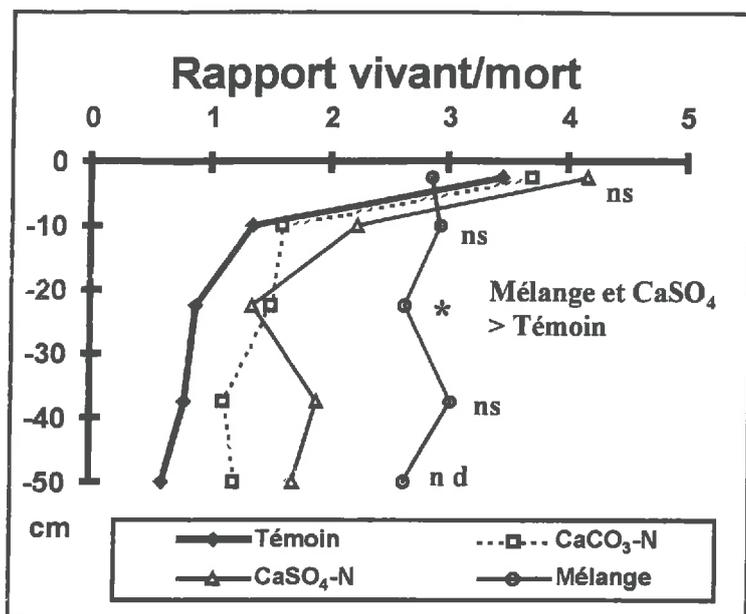


Figure 4.9 Rapport vivant/mort des racines fines dans le profil (basé sur la longueur pour le site (2) de la Croix-Scaille (stat. par horizon ; ns = non significatif et nd = non déterminé).

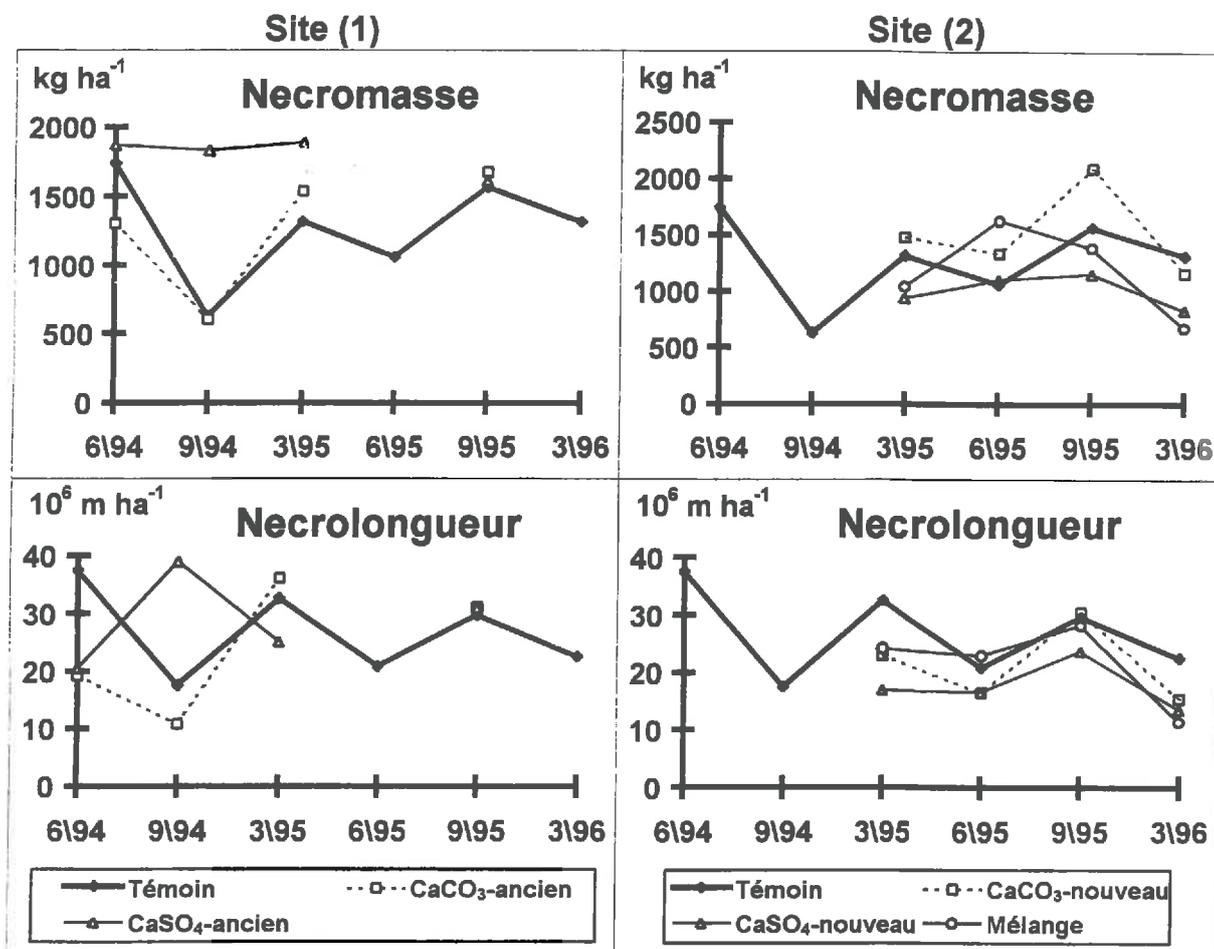


Figure 4.10 Evolution avec le temps de la masse et de la longueur totale des racines fines mortes pour les sites (1) et (2) de la Croix-Scaille.

Le nombre de répétitions par horizon et traitement étant faible ( $n = 2$  de façon générale), les données ont été regroupées pour l'ensemble du profil et les courbes de la figure 4.8 doivent donc être lues avec précaution. Le traitement carbonate (après 4 ans, site 1) montre un pourcentage de racines mortes inférieur (pour la biomasse et la longueur) au témoin, tandis que le traitement sulfate a un taux parfois même plus élevé que le témoin. Les nouveaux traitements (site 2) ont un effet moindre sur la fraction morte des racines. La diminution de ces pourcentages en dessous de ceux du témoin vers la fin de la période de l'étude confirme le changement de dynamique décrit dans les anciens traitements (site 1). Il n'est pas clair si les taux plus élevés de la fraction morte pour le  $\text{CaCO}_3$  nouveau (site 2) et pour la période de juin 1995, peuvent être interprétés comme indicateur d'un effet de choc par un apport élevé de  $\text{CaCO}_3$  déséquilibrant le système, ou bien par une mortalité plus importante dans le bloc des nouveaux traitements par rapport au témoin liée à la sécheresse estivale.

En mars 1996, les trois traitements calciques avaient tous des rapports vivants/morts plus élevés dans tout le profil du sol (Figure 4.9 ;  $n = 8$  par traitement et horizon). Ceci est significatif à  $p < 0.05$  dans le cas du profil total (0-55 cm) pour les trois traitements, mais significatif uniquement dans l'horizon 15-30 cm à  $p < 0.05$  pour les traitements Mélange et  $\text{CaSO}_4$ -Nouveau par rapport au Témoin (Fig. 4.9). Les effets dans l'horizon 5-15 cm sont significatifs à  $p < 0.0512$ , les effets dans l'horizon 30-45 cm ne sont pas significatifs, en raison de la variation importante dans le traitement Témoin (principalement) ; l'horizon 45-55 cm n'est pas testé individuellement ( $n = 2$  pour cet horizon).

La figure 4.10 présente les valeurs absolues de masse, et de longueur des racines mortes. Les effets saisonniers sont caractérisés par une mortalité élevée en juin 1994, en mars 1995 (effet hiver) et en septembre 1995 (sécheresse importante). La quantité de racines mortes diminue entre juin et septembre 1994, ce qui reflète une croissance et une décomposition normale. Il en est de même entre septembre 1995 et mars 1996. Mais, cela doit être interprété dans le contexte d'un hiver doux, permettant soit la continuité des processus biologiques (croissance, décomposition), soit évitant une mortalité importante.

Le traitement sulfate apparaît de nouveau comme étant moins favorable que le traitement carbonate, en raison d'une quantité de racines mortes plus importante.

*Le manque de répétitions n'a pas vraiment permis de s'assurer de la signification de tous les effets observés sur les racines mortes. Il semble pourtant - grâce à une tendance univoque - que le traitement  $\text{CaCO}_3$  se caractérise à moyen terme par une quantité (ou proportion) de racines mortes moins importante que dans le témoin. Pour le sulfate ceci est pas net. Ces quantités et proportions varient avec les saisons et les réactions aux traitements sont rapides car elles présentent déjà les mêmes tendances que celles des expérimentations plus anciennes (4 ans).*

#### **4.1.3.4 La capacité d'échange cationique des racines**

Le tableau 4.2 regroupe les résultats des analyses de 4 éléments occupant les sites du complexe d'échange racinaire (CEC racinaire totale = somme des quantités Ca, Mg, Al et K). pour deux périodes d'échantillonnage. Il y a peu de différences significatives en ce qui concerne les valeurs absolues sur ce complexe d'échange racinaire. Le traitement récent (site 2)  $\text{CaCO}_3$  a des teneurs plus élevées en Al comparées aux traitements sulfate et mélange en juin 1995 ; mais cela est fortement lié à une CEC racinaire (totale) moindre pour ces deux traitements. Pour la période de septembre 1995, ces variations en CEC totale sont moins importantes.

**Tableau 4.2** CEC racinaire en fonction du traitement et des horizons de la Croix-Scaille (sites (1) et (2)).

Niveau	n	pH H <sub>2</sub> O	CEC racinaire valeurs absolues					CEC racinaire valeurs relatives				rapport Ca/Al mole/ mole
			Mg	Al	Ca	K	totale	Mg	Al	Ca	K	
			mmolc. 100 g <sup>-1</sup>					%				
<b>Juin 1995 ; site (2)</b>												
traitement												
Témoin	8	4.45	0.56	2.22 <b>ab</b>	2.23	5.57	10.58	6.4	54.5	8.89 <b>b</b>	30.2 <b>a</b>	0.44
CaCO <sub>3</sub> -nouv. (2)	8	4.57	0.67	3.66 <b>a</b>	2.03	1.66	8.02	9.7	44.7	30.1 <b>a</b>	15.5 <b>ab</b>	1.88
CaSO <sub>4</sub> -nouv. (2)	8	4.55	0.14	1.69 <b>b</b>	0.51	0.28	2.62	4.7	68.5	18.1 <b>ab</b>	8.6 <b>b</b>	0.78
Mélange (2)	8	4.53	0.28	2.21 <b>b</b>	0.76	0.22	3.47	10.0	60.3	23.1 <b>ab</b>	6.6 <b>b</b>	1.01
couche (cm)												
0-5	8	4.40 <b>c</b>	0.36	0.78 <b>b</b>	1.34	0.72	3.19 <b>b</b>	11.0	30.2 <b>b</b>	42.4 <b>a</b>	16.5	2.97 <b>a</b>
5-15	8	4.48 <b>bc</b>	0.61	2.47 <b>ab</b>	2.38	4.80	10.25 <b>a</b>	10.4	56.2 <b>a</b>	14.7 <b>b</b>	18.7	0.36 <b>b</b>
15-30	8	4.60 <b>ab</b>	0.23	2.40 <b>ab</b>	0.69	1.52	4.84 <b>b</b>	4.3	67.2 <b>a</b>	11.5 <b>b</b>	17.1	0.45 <b>b</b>
30-45	8	4.64 <b>a</b>	0.45	4.14 <b>a</b>	1.13	0.70	6.41 <b>b</b>	5.2	74.4 <b>a</b>	11.7 <b>b</b>	8.7	0.30 <b>b</b>
<b>Septembre 1995 ; sites (1) et (2)</b>												
traitement												
Témoin	8	4.46 <b>a</b>	0.18	1.58	0.31 <b>b</b>	0.56	2.63	8.0	56.0	13.7 <b>b</b>	22.2	0.44 <b>b</b>
CaCO <sub>3</sub> -ancien (1)	8	4.60 <b>a</b>	0.27	0.84	1.06 <b>ab</b>	0.46	2.62	9.7	33.7	37.7 <b>a</b>	18.9	8.79 <b>a</b>
CaSO <sub>4</sub> -ancien (1)	8	4.45 <b>b</b>	0.29	1.19	0.75 <b>ab</b>	0.53	2.77	11.2	42.3	27.7 <b>ab</b>	18.8	2.01 <b>ab</b>
CaCO <sub>3</sub> -nouv. (2)	8	4.53 <b>a</b>	0.20	1.31	0.39 <b>b</b>	0.25	2.15	10.4	57.5	21.1 <b>ab</b>	11.0	0.71 <b>ab</b>
CaSO <sub>4</sub> -nouv. (2)	8	4.56 <b>a</b>	0.14	1.11	0.56 <b>b</b>	0.23	2.04	7.3	52.0	30.4 <b>ab</b>	10.3	1.59 <b>ab</b>
Mélange (2)	8	4.60 <b>a</b>	0.32	1.29	1.44 <b>a</b>	1.53	4.58	8.2	42.3	32.5 <b>ab</b>	17.0	1.83 <b>ab</b>
couche (cm)												
0-5	12	4.43 <b>b</b>	0.28	0.60 <b>b</b>	1.12	0.49	2.49	11.2	25.9 <b>c</b>	44.2 <b>a</b>	18.8	7.76 <b>a</b>
5-15	12	4.47 <b>b</b>	0.22	1.03 <b>a</b>	0.71	0.49	2.45	9.6	43.3 <b>b</b>	29.3 <b>b</b>	17.8	1.40 <b>b</b>
15-30	12	4.60 <b>a</b>	0.26	1.59 <b>a</b>	0.74	1.07	3.66	9.2	54.4 <b>ab</b>	19.7 <b>bc</b>	16.7	0.65 <b>b</b>
30-45	12	4.64 <b>a</b>	0.17	1.66 <b>a</b>	0.44	0.32	2.59	6.5	65.6 <b>a</b>	15.6 <b>c</b>	12.2	0.49 <b>b</b>

n = nombre de répétitions ; les lettres différentes indiquent une différence significative au seuil de p<0.05.

La comparaison des valeurs relatives montre (Tableau 4.2) l'augmentation significative de la proportion de Ca sur la CEC racinaire par le traitement CaCO<sub>3</sub> (en juin) du site récent (2) et aussi du traitement CaCO<sub>3</sub> (en septembre) du site ancien (1) par rapport au témoin. Par contre le K semble diminuer (significatif pour le CaSO<sub>4</sub>-Nouveau et Mélange du site (2) en juin) et peut-être l'Al pour notamment les anciens traitements en septembre (non significatif). L'aluminium occupe une plus grande partie de la CEC racinaire en profondeur (significatif pour les deux périodes), et c'est l'inverse pour le Ca (significatif en septembre). Les effets sur le rapport Ca/Al de la CEC racinaire ne sont significatifs uniquement pour le CaCO<sub>3</sub>-ancien par rapport au Témoin en septembre 1995. Néanmoins, pour la période de septembre, l'ordre des valeurs Ca/Al reflète bien l'effet plus important des traitements plus anciens, et l'effet plus rapide du traitement Mélange, et dans une moindre mesure celui du sulfate (site récent 2), comparé au témoin.

Il y a une interaction significative entre le traitement et la profondeur. Les données seront donc interprétées par la suite, par niveaux et particulièrement pour les horizons de surface (Tableau 4.3). La valeur de la CEC racinaire (valeur somme) n'a pas été modifiée significativement par les traitements. Par contre, l'occupation relative de l'Al a diminué significativement (CaCO<sub>3</sub> et CaSO<sub>4</sub>, site 1) ou non-significativement (CaCO<sub>3</sub> et Mélange, site 2). Par échange, dans le CaCO<sub>3</sub> ancien (site 1), la présence relative du Ca a augmenté significativement, ainsi que le

**Tableau 4.3** Valeurs sommées de la CEC-racinaire totale (Mg+Al+Ca+K), pourcentage d'occupation de la CEC-racinaire par Al et Ca, et rapport molaire Ca/Al (données regroupées de juin et septembre des sites (1) et (2) de la Croix-Scaille) pour les racines fines de la couche 0-15 cm.

traitement	n	somme	Al	Ca	Ca/Al
		mmol <sub>c</sub> . 100 g <sup>-1</sup>	%	%	rapport molaire
Témoin	8	3.10 (0.51)	50.0 (7.5) a	12.1 (2.6) b	0.51 (0.18) b
CaCO <sub>3</sub> -Ancien (1)	4	2.62 (1.0)	15.5 (6.5) b	62.2 (12.3) a	17.3 (11.3) a
CaSO <sub>4</sub> -Ancien (1)	4	2.68 (1.1)	20.9 (5.4) b	36.5 (4.1) ab	3.56 (1.29) b
CaCO <sub>3</sub> -Nouveau (2)	8	3.26 (0.55)	40.7 (6.8) ab	32.9 (7.8) ab	2.04 (0.89) b
CaSO <sub>4</sub> -Nouveau (2)	8	2.01 (0.29)	48.6 (8.9) a	34.6 (8.2) ab	1.98 (0.83) b
Mélange 80/20 (2)	8	2.78 (0.66)	37.8 (7.6) ab	36.5 (5.5) ab	2.18 (0.53) b

n = nombre de répétitions ; erreur standard entre parenthèses; les lettres différentes indiquent une différence significative au seuil de p<0.05.

rapport Ca/Al de la CEC racinaire. Les autres traitements présentent la même tendance, mais les valeurs ne sont pas significatives (p<0.05) par rapport au témoin. Une fois de plus le sulfate n'a pas corrigé une toxicité éventuelle de l'Al (en n'augmentant pas clairement le rapport Ca/Al sur la CEC racinaire). Seul le traitement CaCO<sub>3</sub> a augmenté ce rapport à moyen-terme (5 ans).

*Le complexe d'échange cationique des racines fines montre des différences, en valeurs absolues, d'occupation des sites d'échanges par l'Al et le Ca suite aux traitements calciques, et une variation de l'intensité des effets liée aux niveaux dans le profil du sol (plus de Ca en surface, plus d'Al en profondeur). Exprimée en valeurs relatives par rapport à la CEC racinaire, il s'avère que le traitement CaCO<sub>3</sub> ancien (site 1) a significativement augmenté la présence de Ca sur cette CEC racinaire, en réduisant celle de l'Al ; il en résulte un rapport Ca/Al plus élevé. Le sulfate se révèle peu efficace en conservant l'Al sur la CEC racinaire au cours de la première année (nouveau traitement), bien que cet Al ait significativement baissé après 5 ans (traitement ancien) par rapport au témoin. Ces effets sur le Ca ou le Ca/Al de la CEC racinaire ne sont que des tendances pour la première année car ils ne sont pas significatifs.*

#### 4.1.3.5 Le turnover des racines fines

Le tableau 4.4 résume les flux de la biomasse et de la nécromasse des racines fines entre les six périodes de l'étude pour les sites 1 et 2 de la Croix-Scaille. Ces flux (différences de valeurs entre les périodes) permettent d'estimer la production, la décomposition, et ainsi le taux de turnover (voir aussi § 3.3.3.5).

Dans l'expérience du site 1, concernant les anciens traitements calciques, les observations des deux années se concordent : le taux de turnover est plus faible que dans le témoin. Cette différence entre le témoin et les traitements est un peu plus grande après 4 ans (1994) qu'après 5 ans (1995). Bien que le stock moyen des racines fines soit plus élevé, la production elle-même ne l'est pas. Par contre, la mortalité et la décomposition sont réduites. Ceci prône l'hypothèse suivante : la biomasse plus élevée après les traitements carbonate et sulfate (§

4.1.3.1) est le résultat d'un processus graduel, où la mortalité diminue. Cela implique également une longévité plus grande des racines pour les traitements calciques par rapport au témoin (site 1).

**Tableau 4.4** Dynamiques des racines fines pour les sites (1) et (2) de la Croix-Scaille : estimations de la production (P), de la mortalité (M), de la décomposition (D) et le taux de turnover (Tr) (le rapport entre la moyenne de P et M divisée par la biomasse moyenne des racines fines vivantes).

traitement (site)	année	Dynamique des racines fines			biomasse moyenne racines fines	
		P kg ha <sup>-1</sup> an <sup>-1</sup>	M kg ha <sup>-1</sup> an <sup>-1</sup>	D kg ha <sup>-1</sup> an <sup>-1</sup>	kg ha <sup>-1</sup>	Tr fois an <sup>-1</sup>
<i>site 1</i>						
Témoin	1994	1532	4252	5208	3208	0.90
CaCO <sub>3</sub> -ancien (1)		388	3250	2696	3752	0.48
CaSO <sub>4</sub> -ancien (1)		1962	2328	2850	3621	0.59
Témoin	1995	1576	1188	1190	2727	0.51
CaCO <sub>3</sub> -ancien (1)		1018	1182	986	2842	0.39
CaSO <sub>4</sub> -ancien (1)		286	1224	1584	3120	0.24
<i>site 2</i>						
CaCO <sub>3</sub> -nouv. (2)	1995	1600	1197	1498	2572	0.54
CaSO <sub>4</sub> -nouv. (2)		2149	1238	1335	2587	0.65
Mélange 80/20 (2)		1874	1671	1972	3058	0.58

L'année suivant le traitement, les valeurs de la production sont en moyenne plus élevées dans les nouveaux traitements (site 2) que dans le témoin. La mortalité semble par contre moins affectée. La résultante est un taux de turnover un peu plus élevé pour ces trois traitements comparés au témoin et surtout par rapport aux valeurs des deux traitements anciens du site 1 (en 1995). L'interprétation est la suivante : l'effet choc des traitements (un apport massif d'un élément) provoque d'abord une croissance (stimulation positive). Ensuite une productivité moins forte suffit pour maintenir une biomasse supérieure à celle du témoin grâce à un environnement plus favorable, une mortalité moindre et une longévité plus importante comme dans les traitements anciens.

*La production et le taux de turnover des racines sont plus faibles dans les traitements anciens (site 1) comparés au témoin, indiquant une longévité plus grande, car la biomasse totale y est supérieure à celle du témoin. Les traitements récents (site 2) sont encore au stade initial avec une production et un taux de turnover supérieurs au témoin.*

*Ces observations paraissent logiques compte tenu des résultats obtenus sur les caractéristiques du sol, la biomasse racinaire, le pourcentage des racines très fines, la quantité des racines mortes et la composition de la CEC racinaire. Elles indiquent que l'environnement devient plus favorable, que la toxicité liée à l'Al y est moins importante, dans les traitements les plus anciens, avec une efficacité significative après environ 4 années, par rapport au témoin.*

#### 4.1.3.6 La composition minérale des racines fines

Le tableau 4.5 présente, *in extenso*, les concentrations moyennes des éléments minéraux dans les racines fines pour tous les horizons et toutes les périodes (1994 et 1995). Il est à remarquer que les données de l'Al étant incomplètes pour l'année 1994, les moyennes pour l'Al et les rapports Ca/Al et Mg/Al sont basées sur un jeu de données plus restreint. D'une façon assez générale les teneurs de l'Al ont tendance à être un peu plus élevées et celles en Mg plus faibles dans les 3 traitements récents (site 2) par rapport aux trois traitements anciens (incl. Témoin). Ces différences - significatives uniquement pour le Mg dans l'horizon 0 à 5 cm - sont liées probablement à une hétérogénéité de la station (voir aussi l'annexe 4.1 données du sol). Les effets sur la teneur en Mn dans les racines (significatifs dans 3 horizons) peuvent se résumer par une teneur plus élevée dans les traitements CaSO<sub>4</sub>-ancien et Témoin comparés au Mélange et CaCO<sub>3</sub>-ancien. L'augmentation de la teneur en Ca et celle du rapport Ca/Al sont significatives pour les anciens CaCO<sub>3</sub> et CaSO<sub>4</sub> dans l'horizon 0 à 5 cm. Les effets des traitements sur la teneur en S, en P et en K sont moins univoques.

Le traitement des données, en regroupant les horizons (0-45 cm) pour l'année 1995, fait apparaître des effets traitements significatifs généraux (Tableau 4.6). L'effet le plus consistant est l'augmentation significative de la concentration en Ca pour le traitement sulfate ancien par rapport aux autres. Le taux de Mn diminue dans la plupart des traitements, sauf pour le traitement sulfate récent. L'évolution du rapport Ca/Al est la moins rapide pour le traitement carbonate récent.

**Tableau 4.6** Composition minérale moyenne des racines fines vivantes (en g kg<sup>-1</sup>) pour les couches 0-45 cm et les 3 périodes de 1995 pour les sites (1) et (2) de la Croix-Scaille.

traitement (site)	n	Mg g kg <sup>-1</sup>	Ca g kg <sup>-1</sup>	Mn g kg <sup>-1</sup>	Ca/Al mole/mole
Témoin	24	0.9 (0.1) ab	2.1 (0.2) b	0.3 (0.0) a	0.42 (0.08) ab
CaCO <sub>3</sub> -ancien (1)	24	0.8 (0.1) b	2.5 (0.2) b	0.2 (0.0) b	0.45 (0.12) ab
CaSO <sub>4</sub> -ancien (1)	16	1.0 (0.0) ab	3.8 (0.7) a	0.1 (0.0) bc	0.69 (0.18) a
CaCO <sub>3</sub> -nouv. (2)	24	0.8 (0.0) ab	2.7 (0.3) b	0.2 (0.0) b	0.35 (0.05) b
CaSO <sub>4</sub> -nouv. (2)	15	1.0 (0.1) a	2.7 (0.2) b	0.3 (0.0) a	0.53 (0.23) ab
Mélange 80/20 (2)	24	0.9 (0.1) ab	2.4 (0.2) b	0.1 (0.0) c	0.44 (0.08) ab

n = nombre de répétitions ; erreur standard entre parenthèses ; les lettres différentes indiquent une différence significative au seuil de p<0.05.

Ces résultats hétérogènes sont, sans doute, liés aux effets généraux déjà mentionnés : une solubilité moindre du carbonate par rapport au sulfate, d'où un effet plus lent observé pour le traitement carbonate récent ; et une action moins bénéfique par rapport à la correction d'une toxicité aluminique (et ici aussi manganique) du traitement sulfate récent.

Le tableau 4.7, qui traite de l'immobilisation des éléments dans les racines fines (< 2 mm), prend en compte à la fois les concentrations des éléments minéraux et la biomasse totale des racines fines. Les tests statistiques n'ont pas pu être appliqués du fait de l'absence de répétition (méthode par calcul), cependant cette estimation de l'immobilisation fait mieux ressortir l'effet du traitement sur le Ca, le Mn, l'Al et dans une moindre mesure le K.

**Tableau 4.5** Composition minérale ( $\text{g kg}^{-1}$ ) des racines fines (statistiques pour 0-45 cm; horizon par horizon).

traitement	couche cm	composition minérale en $\text{g kg}^{-1}$							Ca/AI mole/mole	Mg/AI mole/mole
		S	P	K	Ca	Mg	Mn	Al		
<b>0-5</b>										
Témoins		1.7 (0.3)	0.9 (0.1)	3.8 (0.8)	4.7 (1.1)	1.1 (0.1)	0.2 (0.0)	1.5 (0.6)	0.92 (0.15)	0.50 (0.09)
CaCO <sub>3</sub> -ancien (1)		1.2 (0.2)	0.6 (0.1)	3.1 (0.8)	5.9 (1.1)	1.1 (0.2)	0.1 (0.0)	1.3 (0.5)	1.73 (0.24)	0.51 (0.08)
CaSO <sub>4</sub> -ancien (1)		1.5 (0.2)	0.7 (0.0)	6.2 (1.2)	5.6 (1.0)	1.4 (0.2)	0.3 (0.0)	1.0 (0.5)	1.79 (0.81)	1.12 (0.69)
CaCO <sub>3</sub> -nouv. (2)		1.3 (0.2)	0.6 (0.1)	2.3 (0.4)	3.3 (0.6)	0.7 (0.1)	0.1 (0.0)	2.7 (0.7)	1.14 (0.38)	0.38 (0.09)
CaSO <sub>4</sub> -nouv. (2)		1.4 (0.0)	0.8 (0.1)	3.0 (0.5)	2.7 (0.2)	0.8 (0.1)	0.2 (0.1)	3.1 (0.4)	0.63 (0.08)	0.30 (0.03)
Mélange 80/20 (2)		1.3 (0.1)	0.8 (0.1)	2.6 (0.2)	3.3 (0.3)	0.9 (0.1)	0.1 (0.0)	2.5 (0.1)	0.89 (0.06)	0.38 (0.03)
<b>5-15</b>										
Témoins		1.8 (0.3)	0.7 (0.1)	3.6 (0.6)	4.2 (1.1)	1.1 (0.2)	0.2 (0.0)	2.4 (0.9)	0.39 (0.08)	0.26 (0.05)
CaCO <sub>3</sub> -ancien (1)		1.3 (0.2)	0.6 (0.1)	4.5 (1.3)	4.6 (0.8)	1.1 (0.2)	0.1 (0.0)	2.9 (1.3)	0.51 (0.17)	0.27 (0.11)
CaSO <sub>4</sub> -ancien (1)		1.2 (0.1)	0.6 (0.1)	4.5 (0.9)	3.8 (0.5)	1.2 (0.2)	0.2 (0.0)	3.5 (1.4)	0.29 (0.06)	0.15 (0.02)
CaCO <sub>3</sub> -nouv. (2)		1.2 (0.3)	0.5 (0.1)	2.7 (0.5)	2.3 (0.5)	0.7 (0.1)	0.2 (0.0)	4.5 (0.5)	0.33 (0.05)	0.17 (0.02)
CaSO <sub>4</sub> -nouv. (2)		1.9 (0.3)	0.7 (0.1)	3.9 (0.5)	2.7 (0.3)	0.8 (0.1)	0.2 (0.1)	6.1 (1.3)	0.33 (0.06)	0.18 (0.05)
Mélange 80/20 (2)		1.2 (0.1)	0.6 (0.1)	2.6 (0.5)	2.3 (0.6)	0.8 (0.1)	0.1 (0.0)	3.3 (0.6)	0.53 (0.15)	0.29 (0.05)
<b>15-30</b>										
Témoins		1.6 (0.3)	0.5 (0.1)	4.2 (1.0)	4.4 (0.9)	1.1 (0.1)	0.2 (0.0)	4.1 (1.3)	0.23 (0.06)	0.17 (0.03)
CaCO <sub>3</sub> -ancien (1)		0.8 (0.2)	0.3 (0.1)	4.9 (1.2)	3.7 (0.9)	0.9 (0.1)	0.1 (0.0)	3.1 (1.2)	0.38 (0.14)	0.17 (0.03)
CaSO <sub>4</sub> -ancien (1)		0.9 (0.2)	0.5 (0.1)	4.1 (0.9)	3.5 (0.5)	1.2 (0.1)	0.2 (0.0)	5.2 (2.1)	0.18 (0.03)	0.12 (0.02)
CaCO <sub>3</sub> -nouv. (2)		1.8 (0.4)	0.4 (0.0)	3.2 (0.7)	2.4 (0.3)	0.8 (0.1)	0.2 (0.1)	10.3 (3.6)	0.20 (0.03)	0.11 (0.02)
CaSO <sub>4</sub> -nouv. (2)		1.2 (0.2)	0.4 (0.1)	4.1 (0.9)	3.4 (0.9)	0.8 (0.1)	0.2 (0.0)	8.0 (1.3)	0.32 (0.08)	0.12 (0.02)
Mélange 80/20 (2)		2.1 (0.2)	0.7 (0.1)	3.3 (0.6)	2.2 (0.4)	0.9 (0.1)	0.1 (0.0)	7.5 (1.2)	0.20 (0.02)	0.15 (0.02)
<b>30-45</b>										
Témoins		1.3 (0.2)	0.5 (0.1)	5.0 (1.2)	3.0 (0.7)	1.2 (0.1)	0.2 (0.1)	5.3 (1.7)	0.12 (0.02)	0.11 (0.02)
CaCO <sub>3</sub> -ancien (1)		0.9 (0.2)	0.4 (0.1)	4.3 (0.8)	2.3 (0.5)	1.2 (0.2)	0.1 (0.0)	5.5 (2.4)	0.15 (0.08)	0.14 (0.06)
CaSO <sub>4</sub> -ancien (1)		1.8 (0.4)	0.8 (0.2)	4.8 (0.4)	3.8 (0.9)	1.2 (0.3)	0.2 (0.0)	5.8 (2.5)	0.15 (0.05)	0.09 (0.02)
CaCO <sub>3</sub> -nouv. (2)		2.4 (1.3)	0.5 (0.1)	5.7 (1.5)	1.8 (0.2)	0.8 (0.2)	0.2 (0.1)	10.6 (1.7)	0.14 (0.03)	0.09 (0.01)
CaSO <sub>4</sub> -nouv. (2)		1.0 (0.1)	0.4 (0.0)	3.8 (0.6)	1.8 (0.3)	0.8 (0.1)	0.1 (0.0)	10.2 (1.2)	0.12 (0.02)	0.09 (0.02)
Mélange 80/20 (2)		1.9 (0.7)	0.5 (0.1)	4.1 (0.8)	1.7 (0.2)	0.9 (0.1)	0.1 (0.0)	8.6 (1.6)	0.14 (0.02)	0.14 (0.02)
<b>45-55</b>										
Témoins		1.5 (0.3)	1.2 (0.4)	7.6 (1.6)	6.8 (2.2)	1.7 (0.3)	0.3 (0.1)	1.0 (1.0)		
CaCO <sub>3</sub> -ancien (1)		1.0 (0.5)	0.4 (0.3)	5.9 (2.2)	4.0 (1.3)	1.5 (0.5)	0.1 (0.0)	1.5 (1.5)		
CaSO <sub>4</sub> -ancien (1)		1.3 (0.6)	0.6 (0.2)	5.5 (1.1)	5.1 (1.3)	1.3 (0.3)	0.1 (0.0)	2.2 (2.1)		
CaCO <sub>3</sub> -nouv. (2)		-	0.3 (0.1)	2.5 (0.3)	2.3 (0.2)	0.6 (0.0)	0.1 (0.1)	8.9 (9.0)		
CaSO <sub>4</sub> -nouv. (2)		-	0.3 (-)	2.4 (-)	1.9 (-)	0.5 (-)	0.1 (-)	7.3 (-)		
Mélange 80/20 (2)		-	1.4 (-)	6.5 (-)	8.4 (-)	1.4 (-)	0.5 (-)	2.2 (-)		

erreur standard entre parenthèses

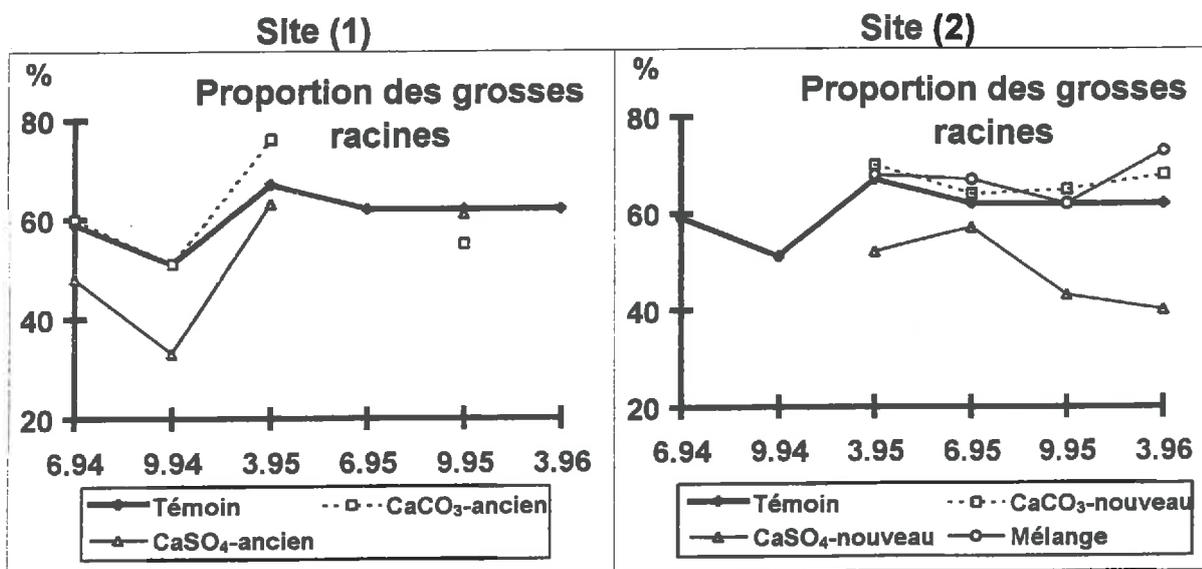
**Tableau 4.7** Quantité moyenne d'éléments minéraux immobilisés dans les racines fines vivantes (en kg ha<sup>-1</sup>) en 1995 pour les sites (1) et (2) de la Croix-Scaille.

	S	P	K	Ca	Mg	Mn	Al
	composition moyenne en kg ha <sup>-1</sup>						
Témoin	4.50	1.49	8.62	5.68	2.42	0.69	16.36
CaCO <sub>3</sub> -ancien (1)	3.78	1.31	9.85	10.40	2.73	0.24	18.02
CaSO <sub>4</sub> -ancien (1)	4.15	1.75	13.13	8.32	3.19	0.85	25.66
CaCO <sub>3</sub> -nouv. (2)	4.32	1.25	8.76	6.28	1.93	0.42	18.43
CaSO <sub>4</sub> -nouv. (2)	3.65	1.49	9.38	6.80	2.01	0.46	17.70
Mélange 80/20 (2)	4.97	2.09	9.96	7.99	2.69	0.28	16.36

Les conséquences des traitements sur la composition en éléments minéraux des racines fines sont moins nettes que les effets sur le sol, ou la biomasse. Elles sont limitées à une augmentation du taux de Ca pour le traitement sulfate ancien (site 1), et une diminution de la teneur en Mn pour la plupart des traitements par rapport au témoin. Les augmentations du taux de Ca et du rapport Ca/Al sont faibles et non significatives.

#### 4.1.4 Les grosses racines

La méthode de prélèvement par carottes de sol n'est pas la méthode la mieux adaptée pour déterminer la quantité de grosses racines (> 2 mm). Cela induit une variation importante et un nombre inégal et faible de répétitions, de sorte qu'une analyse statistique n'est pas valable et que les données sont alors présentées et interprétées de façon globale. Pour cela, la quantité des grosses racines est présentée en fonction de la quantité relative des racines fines (Figure 4.11).



**Figure 4.11** Evolution avec le temps de la proportion de masse des grosses racines sur l'ensemble des racines pour les sites (1) et (2) de la Croix-Scaille.

Cette figure montre, que l'évolution de la proportion des grosses racines dans le temps est similaire entre les traitements calciques et le témoin. D'autre part, il semble de nouveau y avoir une différence entre les traitements  $\text{CaCO}_3$  et  $\text{CaSO}_4$ . Les traitements  $\text{CaCO}_3$  s'avèrent avoir une proportion de la biomasse de grosses racines du même ordre de grandeur, voire légèrement supérieure au témoin, tandis que les deux traitements  $\text{CaSO}_4$  ont une proportion plus faible que les autres traitements. Cette proportion éventuellement plus élevée des grosses racines dans le traitement  $\text{CaCO}_3$  peut indiquer un effet de stock et de longévité supérieure (passant de la classe fine à la classe grosse) pour ces traitements ; il en était de même pour les classes des racines très fines et fines (§ 4.1.3.2).

*Les traitements ne semblent pas avoir provoqué une réaction importante sur la biomasse des grosses racines. Néanmoins, il semble que la proportion des grosses racines sur l'ensemble des racines soit plus faible pour les traitements  $\text{CaSO}_4$  que pour le témoin, et qu'elle soit un peu plus grande pour les amendements  $\text{CaCO}_3$  que pour le témoin.*

**Tableau 4.8** Effet de l'amendement sur les mycorhizes. Nombre total des apex avec mycorhizes (M en  $10^9 \text{ ha}^{-1}$ ), nombre d'apex par cm de longueur des racines fines (N/l), pourcentage de mycorhizes par morphotype ectomycorhizien (A1-C2(X)) pour quatre périodes d'échantillonnage dans les sites (1) et (2) de la Croix-Scaille.

traitement	racines		morphotype ectomycorhizien (%)							
	M	N/l	A1	A2	B	C1	C2oth	C2(X)	C2tot	Ctot
<b>3. 1995</b>										
$\text{CaCO}_3$ ancien (1)	NS	NS	NS	NS	NS	-			+	NS
$\text{CaSO}_4$ ancien (1)	NS	NS	NS	NS	NS	NS			NS	NS
$\text{CaCO}_3$ nouveau (2)	NS	NS	NS	NS	NS	-			+	NS
$\text{CaSO}_4$ nouveau (2)	NS	NS	NS	NS	NS	NS			+	NS
Mélange 80/20 (2)	NS	NS	NS	+	+	-			NS	NS
<b>6. 1995</b>										
$\text{CaCO}_3$ nouveau (2)	+	+	NS	NS	NS	NS	NS	NS	NS	NS
$\text{CaSO}_4$ nouveau (2)	+	NS	NS	NS	NS	NS	NS	NS	NS	NS
Mélange 80/20 (2)	NS	NS	NS	+	NS	NS	NS	NS	NS	NS
<b>9. 1995</b>										
$\text{CaCO}_3$ ancien (1)	NS	NS	NS	NS	NS	-	+	NS	+	NS
$\text{CaSO}_4$ ancien (1)	NS	NS	NS	NS	NS	-	+	NS	NS	NS
$\text{CaCO}_3$ nouveau (2)	NS	NS	NS	NS	NS	NS	NS	NS	NS	NS
$\text{CaSO}_4$ nouveau (2)	NS	NS	NS	NS	NS	NS	NS	-	NS	NS
Mélange 80/20 (2)	NS	NS	NS	NS	NS	+/-	NS	NS	NS	NS
<b>3. 1996</b>										
$\text{CaCO}_3$ nouveau (2)	-	-	NS	NS	-	NS	NS	NS	-	NS
$\text{CaSO}_4$ nouveau (2)	NS	NS	NS	NS	-	NS	NS	NS	NS	NS
Mélange 80/20 (2)	-	NS	NS	NS	NS	NS	NS	NS	NS	NS

(+ = des valeurs significativement plus élevées que le témoin dans au moins une couche;  
 - = plus faible dans au moins une couche et +/- = à la fois des valeurs plus élevées et plus faibles présentes pour des couches diverses; NS = non-significatif)

#### 4.1.5 Les mycorhizes

Le tableau 4.8 regroupe les résultats des recensements des mycorhizes sur les racines fines. Les périodes de juin et de septembre 1994 sont exclues afin d'éviter le biais lié à l'apprentissage de la reconnaissance des types morphologiques. Les effets traitements sur le nombre total des mycorhizes, ou le nombre par cm de longueur racinaire, dépendent de la saison. En juin 1995, il y a eu des effets positifs significatifs pour le CaCO<sub>3</sub> et le CaSO<sub>4</sub> (site 2), et en mars 1996 des effets négatifs significatifs pour le CaCO<sub>3</sub> nouveau et le Mélange (site 2).

Les effets sur les morphotypes ectomycorhiziens sont plus facilement interprétables. Le type A2 a bénéficié du traitement Mélange (significatif pour deux périodes), et, en général, le type C2tot augmente au détriment du type C1 après les traitements calcaires. Le type B montre soit une augmentation, soit une diminution significative, selon la période.

**Tableau 4.9** Variations saisonnières des morphotypes ectomycorhiziens pour les sites (1) et (2) de la Croix-Scaille (période a = 3.1995 ; b = 6.1995 ; c = 9.1995 et d = 3.1996).

traitement	morphotypes ectomycorhiziens (%)					
	A1	A2	B	C1	C2tot	Ctot
<i>toutes les dates d'échantillonnage</i>						
Témoin	ns	ns	d>a,b,c	c,d>b,c>a	a>b,c>c,d	ns
CaCO <sub>3</sub> -ancien (1)	a>c	ns	ns	ns	ns	ns
CaSO <sub>4</sub> -ancien (1)	ns	ns	ns	ns	ns	ns
CaCO <sub>3</sub> -nouv. (2)	ns	ns	ns	d>a,b,c	a,b,c>d	ns
CaSO <sub>4</sub> -nouv. (2)	a>b,c,d	a>b,c,d	a>b,c,d	d>b,c>a	a>d	b,c,d>a
Mélange 80/20 (2)	a>b,c,d	ns	ns	d>b,c>a,b	a,b>b,c,d	ns
<i>1995</i>						
Témoin	ns	ns	ns	c>b,c>a	a>b,c	ns
CaCO <sub>3</sub> -ancien (1)	a>c	ns	ns	ns	ns	ns
CaSO <sub>4</sub> -ancien (1)	ns	ns	ns	ns	ns	ns
CaCO <sub>3</sub> -nouv. (2)	ns	ns	ns	ns	ns	ns
CaSO <sub>4</sub> -nouv. (2)	a>b,c	a>b,c	a>b,c	b,c>a	ns	ns
Mélange 80/20 (2)	a>b,c	ns	ns	b,c>a,b	a>c	ns

différences significatives au seuil de p<0.05 entre périodes indiquées par '>'

Les variations saisonnières sont représentées par la figure 4.12 et le tableau 4.9. Comme le montre cette figure 4.12, les variations saisonnières sont globalement les mêmes pour tous les traitements. Ceci est vrai à l'exception du type A1 (Témoin) et du type B (Témoin et CaCO<sub>3</sub> nouveau, site 2), pour lesquelles cette variation n'est pas significative. En effet, la variation observée est due à une seule valeur élevée. Les évolutions au cours du temps sont caractérisées par la diminution du type C2(tot) au bénéfice du type C1 (Figure 4.12 ; Tableau 4.9). D'autres tendances de moindre ampleur apparaissent. Après mars 1995 les types A1, A2 et B régressent pour certains traitements (CaCO<sub>3</sub> ancien du site 1 ; CaSO<sub>4</sub> et Mélange nouveau du site 2). Quand on se limite à l'année 1995, en excluant l'effet de l'hiver entre septembre 1995 et mars 1996, on voit que le nombre d'évolutions à l'intérieur de la même saison est relativement limité.

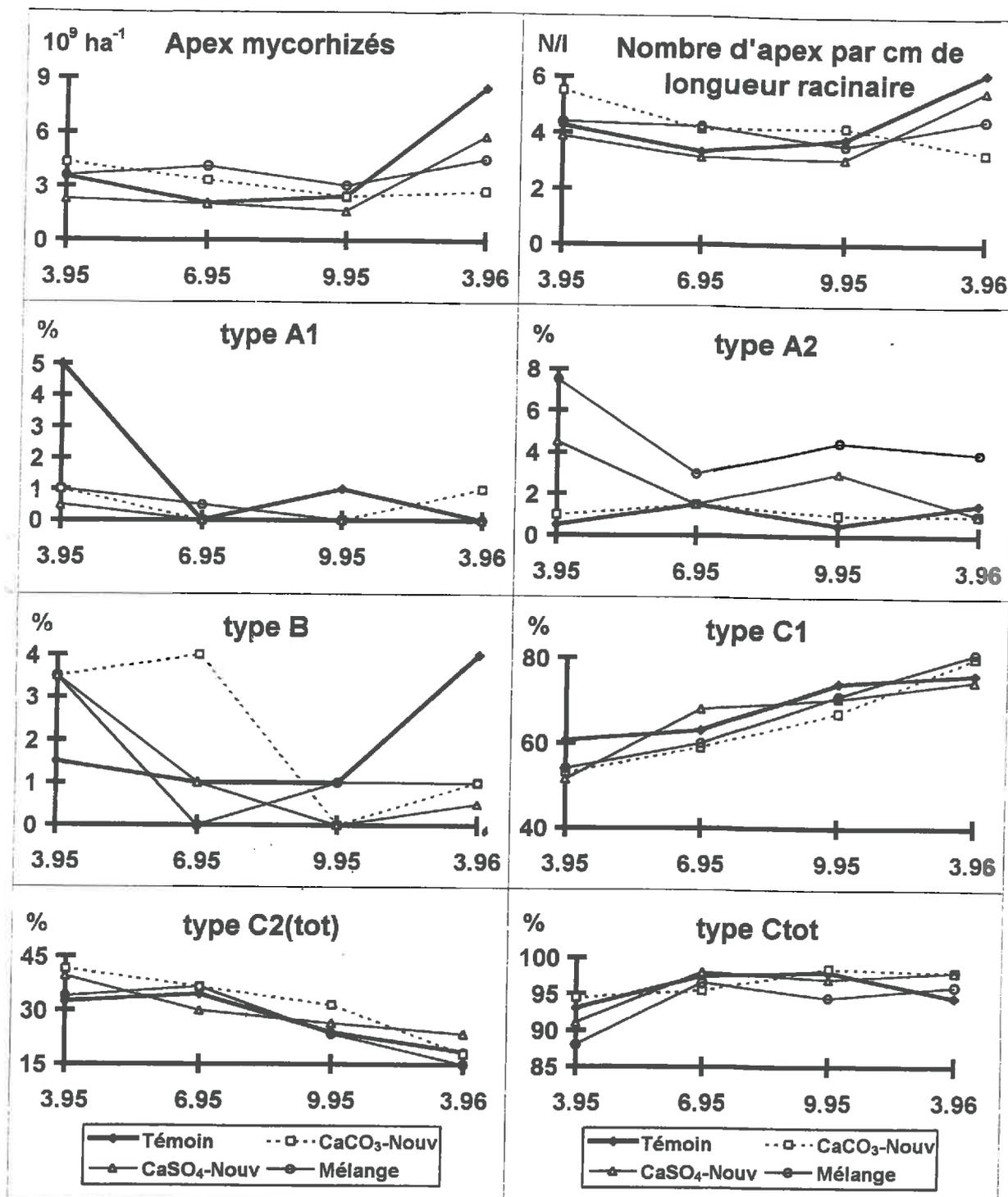


Figure 4.12 Variation saisonnière du nombre d'apex mycorhizés, du nombre d'apex par cm de longueur de racine fine et proportion relative des morphotypes ectomycorhiziens (moyenne sur 0-15 cm pour la site (2) de la Croix-Scaille).

Les changements de la composition mycorhizienne se produisent là où les changements racinaires sont les plus importants (taux de turnover § 4.1.3.5). Pour les deux nouveaux traitements qui sont les plus réactifs ( $\text{CaSO}_4$ , Mélange ; site 2) en raison de la solubilité plus élevée du produit sulfate, les changements dans la composition mycorhizienne sont également plus importants. Cela indique que certains morphotypes s'installent à un autre moment de la succession mycorhizienne. Le modèle de colonisation des racines âgées n'est donc pas le même que celui des racines jeunes.

*Les comptages de l'occupation mycorhizienne des racines fines a permis de conclure que l'effet sur la mycorhization totale (nombre d'apex avec des mycorhizes, nombre par cm de racines) des traitements, n'est pas univoque, et dépend de la saison. Ces variations saisonnières sont en gros les mêmes pour tous les traitements et souvent dues à la période d'hiver. En ce qui concerne les amendements, le morphotype C2tot est plutôt stimulé par les traitements calciques au détriment du type C1, tandis que le type A2 est stimulé par le traitement Mélange.*

#### 4.1.6 La croissance et la nutrition des arbres

L'effet des traitements sur la croissance des arbres est évalué uniquement sur les peuplements du site 1, à l'aide de mesures dendrochronologiques qui permettent, à posteriori, la détermination de la croissance annuelle (Figure 4.13). La croissance radiale est augmentée significativement dès la première année pour les traitements  $\text{CaCO}_3$  (+ 39 % en moyenne) et  $\text{CaSO}_4$  (+ 44 %) comparée au témoin.

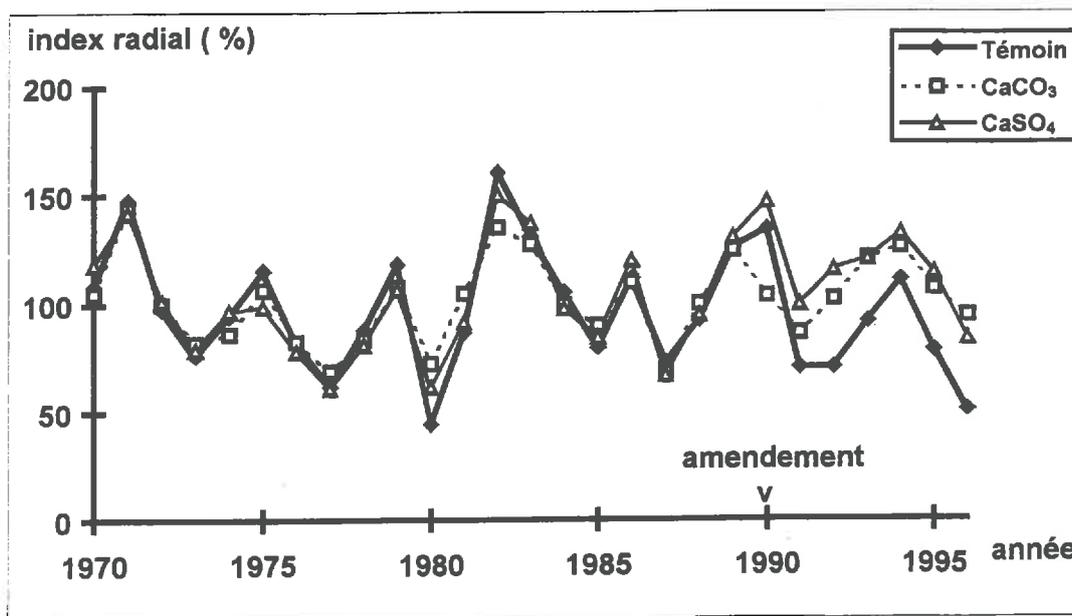


Figure 4.13 Croissance des arbres : évolution de l'index radial (dendrochronologique) pour les trois traitements du site (1) de la Croix-Scaille (analyses réalisées par J-F Picard)

Le tableau 4.10 montre que la nutrition foliaire est améliorée significativement pour le Ca dans les deux traitements anciens (site 1). Les 3 nouveaux amendements n'atteignent pas (encore) le seuil de signification de  $p < 0.05$ . A l'opposé, la nutrition en N est significativement ( $\text{CaCO}_3$  nouveau) ou non-significativement ( $\text{CaCO}_3$  ancien, Mélange) plus faible dans les amendements carbonate par rapport au témoin. Les concentrations du Mn ont une tendance vers des valeurs plus élevées pour les traitements  $\text{CaSO}_4$  (surtout site 1). Ce phénomène a déjà été observé pour les teneurs en Mn des racines fines avec ce même traitement  $\text{CaSO}_4$  après un an d'expérience.

**Tableau 4.10** Composition foliaire moyenne en 1992, 1993 et 1996, 2 à 6 ans après les traitements pour les sites (1) et (2) de la Croix-Scaille.

traitement	année	N	S	P	K	Ca	Mg	Mn
Témoin	1992	17	1.4	1.6	5.2	3.9	0.68	0.60
$\text{CaCO}_3$ -ancien (1)	1992	13	1.2	1.0	4.3	5.6	0.95	1.1
$\text{CaSO}_4$ -ancien (1)	1992	23	1.7	1.9	4.9	6.7	2.1	2.7
Témoin	1993	23	1.4	1.5	7.1	2.8	0.84	0.94
		<i>0.88</i>	<i>0.01</i>	<i>0.03</i>	<i>0.34</i>	<i>0.87</i>	<i>0.10</i>	<i>0.65</i>
$\text{CaCO}_3$ -ancien (1)	1993	22	1.4	1.3	7.2	4.3	0.86	0.82
		<i>0.62</i>	<i>0.06</i>	<i>0.17</i>	<i>0.45</i>	<i>0.28</i>	<i>0.14</i>	<i>0.10</i>
$\text{CaSO}_4$ -ancien (1)	1993	22	1.4	1.5	8.3	6.1	0.86	1.2
		<i>1.2</i>	<i>0.14</i>	<i>0.16</i>	<i>0.38</i>	<i>0.13</i>	<i>0.03</i>	<i>0.48</i>
Témoin	1996	26a	1.5	1.6	7.3	2.8b	0.92	0.76
		<i>0.45</i>	<i>0.05</i>	<i>0.11</i>	<i>0.08</i>	<i>0.30</i>	<i>0.08</i>	<i>0.47</i>
$\text{CaCO}_3$ -ancien (1)	1996	24ab	1.4	1.4	8.3	6.7a	1.0	0.53
		<i>0.58</i>	<i>0.03</i>	<i>0.10</i>	<i>0.39</i>	<i>0.66</i>	<i>0.19</i>	<i>0.03</i>
$\text{CaSO}_4$ -ancien (1)	1996	26a	1.6	1.6	8.4	6.0a	1.0	1.0
		<i>1.20</i>	<i>0.08</i>	<i>0.09</i>	<i>0.53</i>	<i>0.80</i>	<i>0.10</i>	<i>0.23</i>
$\text{CaCO}_3$ -nouv. (2)	1996	23b	1.4	1.5	6.0	3.9b	1.3	0.77
		<i>0.65</i>	<i>0.03</i>	<i>0.07</i>	<i>1.3</i>	<i>0.53</i>	<i>0.11</i>	<i>0.39</i>
$\text{CaSO}_4$ -nouv. (2)	1996	26a	1.5	1.8	7.0	4.6b	1.0	0.94
		<i>0.93</i>	<i>0.05</i>	<i>0.09</i>	<i>1.7</i>	<i>0.16</i>	<i>0.26</i>	<i>0.53</i>
Mélange 80/20 (2)	1996	24ab	1.5	1.8	8.0	4.7b	1.1	0.67
		<i>0.85</i>	<i>0.12</i>	<i>0.02</i>	<i>0.37</i>	<i>0.67</i>	<i>0.06</i>	<i>0.08</i>

erreur standard en italique ; les lettres différentes indiquent une différence significative au seuil de  $p < 0.05$ .

*Les analyses de productivité des arbres et de leur nutrition montrent une stimulation de la croissance radiale d'environ 40 % pour les deux traitements calciques après 4 ans; ces effets sont décelables dès la première année. Les effets des nouveaux traitements sur la croissance n'ont pas été déterminés.*

*Ceci corrobore l'amélioration significative de la nutrition en Ca des feuilles pour les deux traitements anciens, alors qu'il n'y a qu'une tendance pour le site 2 plus récent où les effets ne sont pas (encore) significatifs ( $p < 0.05$ ).*

## 4.2 Généralisations sur les dix sites

### 4.2.1 Le sol

Le tableau 4.11 présente les effets des traitements calciques ( $\text{CaCO}_3$  ou comparable) sur les paramètres du sol. Cela se résume en un effet positif et significatif sur le pH, le Ca échangeable, la CEC, le taux de saturation et le rapport Ca/Al. Les conséquences sont, selon les sites, significativement positives pour le Mn et le Mg échangeables et négatives pour l'Al échangeable. Le K échangeable est significativement réduit par l'amendement (pour 6 des sites et pour au moins un horizon). L'effet plutôt positif de l'amendement est donc dominant, malgré une action négative sur le K. Celle-ci, est d'ailleurs souvent localisée en surface, et pourrait indiquer un lessivage de cet élément. La plupart des effets significatifs sont également localisés dans les premiers horizons du sol. Les effets significatifs dans les couches plus profondes concernent essentiellement les valeurs du pH.

Les figures 4.14 et 4.15 représentent les effets du traitement calcique sur le taux de saturation, et la CEC. Les valeurs absolues du témoin sont soustraites à celles du traitement calcique. Les valeurs des Témoins sont indiquées au-dessus de chaque figure et les noms des sites sont indiqués en bas de chaque figure par leur abrégés (voir aussi Tab. 3.1). Les sites sont ordonnés par ordre croissant de durée depuis l'application de l'amendement. La figure 4.14 montre ainsi que le taux de saturation a principalement augmenté dans les couches de surface (0-15 cm). Ce phénomène est encore détectable après 14 et 24 ans. Les traitements n'ont pas d'effet significatif dans les couches en profondeur. La figure 4.15 montre l'effet positif sur la CEC en surface (0 à 15 cm) jusqu'à environ 14 à 24 ans, puis une diminution vers la fin de l'échelle de temps. Les autres horizons ne révèlent pas de tendance nette.

*Les effets des traitements calciques sur le sol peuvent être généralisés de la façon suivante : l'amendement a eu des effets positifs significatifs sur le pH, le Ca échangeable, la CEC, le taux de saturation et le rapport Ca/Al. En revanche, les concentrations du K échangeable ont significativement baissé. Ces phénomènes semblent se perpétuer jusqu'à 14 et 24 années, comme l'a montré l'exemple de la CEC et du taux de saturation. La plupart de ces actions sont limitées - d'une façon significative – aux horizons de surface.*

**Tableau 4.11** Effets de l'amendement par rapport au témoin sur les caractéristiques du sol des dix sites : Effets globaux (toutes les couches) et effets par couche.

site	niveau	paramètre											
		pH-H <sub>2</sub> O	pH-KCl	Mg	Ca	Mn	Na	K	Al <sup>3+</sup>	H <sup>+</sup>	CEC	S/T	Ca/Al <sup>3+</sup>
1 Croix-Scaille Ancien	profil couche	0-5: +		0-45: +				5-15: -	0-5: -		0-5: +	+ 0-15: +	+ 0-45: +
2 Croix-Scaille Nouveau	profil couche			0-5: +				30-45: -					
3 Fontainebleau	profil couche												
4 Trembles	profil couche	+						- 0-5: -					
5 Gaie Mariée	profil couche		+					0-5: -		-			
6 Rond du May	profil couche		30-45: +			30-45: +		0-5: -					
7 Bertranges	profil couche			45-60: +									
8 Tronçais	profil couche	- 0-5: -	+						-			15-30: -	
9 St.Anthonis 35c	profil couche	+	+	5-30: + +	+	+	15-30: - +				+	+	+
10 St.Anthonis 46a	profil couche	+	+	+	+	0-15: + +	15-30: + +				0-5: + +	0-5/15-30 +	0-5/15-30 +
		45-60: +	30-60: +	0-5: +	0-15: +					15-30: +	0-5: +	0-5: +	0-5: +

+ = effet positif, - = effet négatif ; uniquement les effets significatifs à p<0.05.

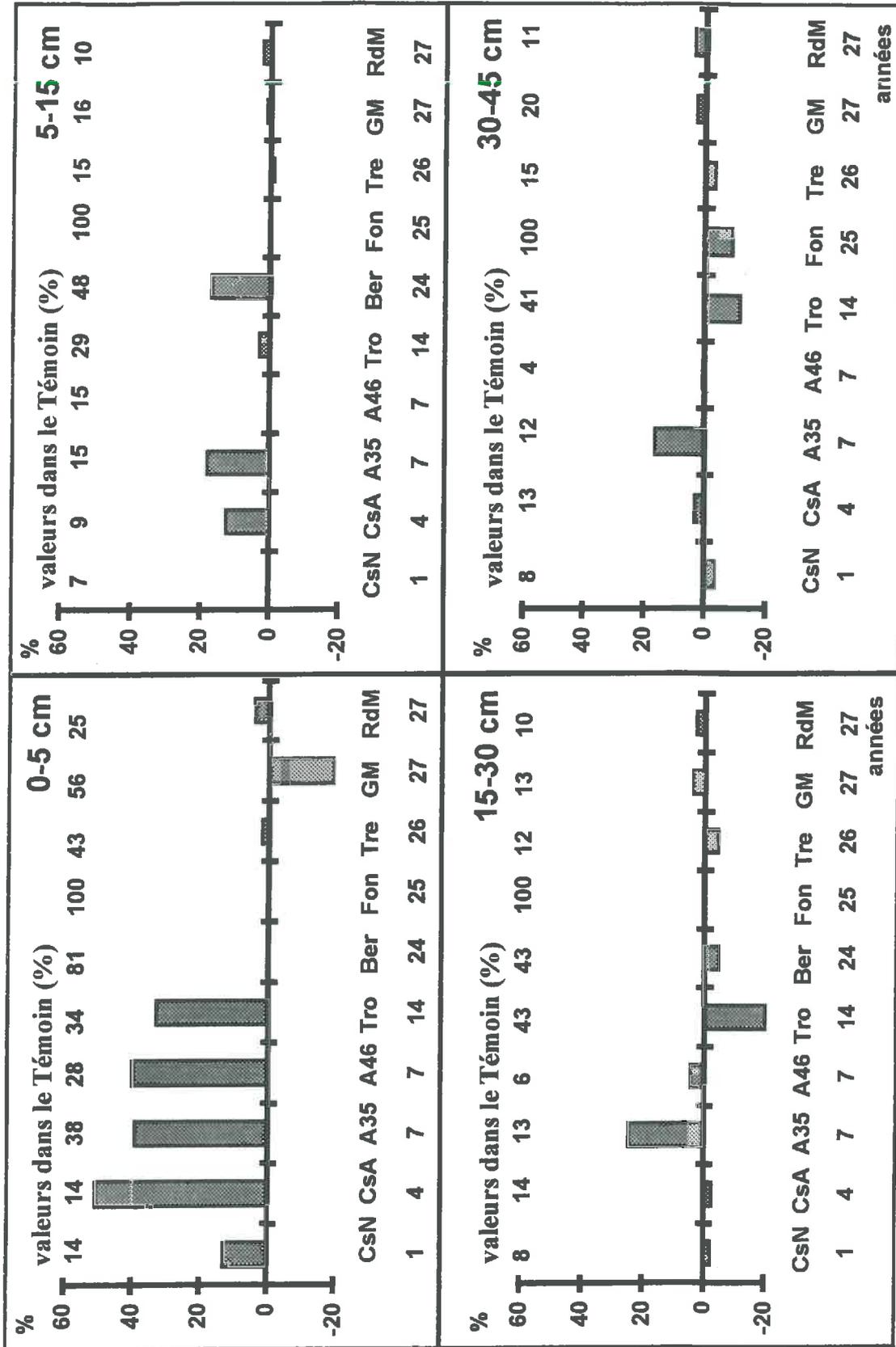


Figure 4.14 Effet de l'amendement (différences absolues) sur le taux de saturation en bases échangeables dans les horizons du sol en fonction du temps écoulé depuis l'application pour les 10 sites expérimentaux.

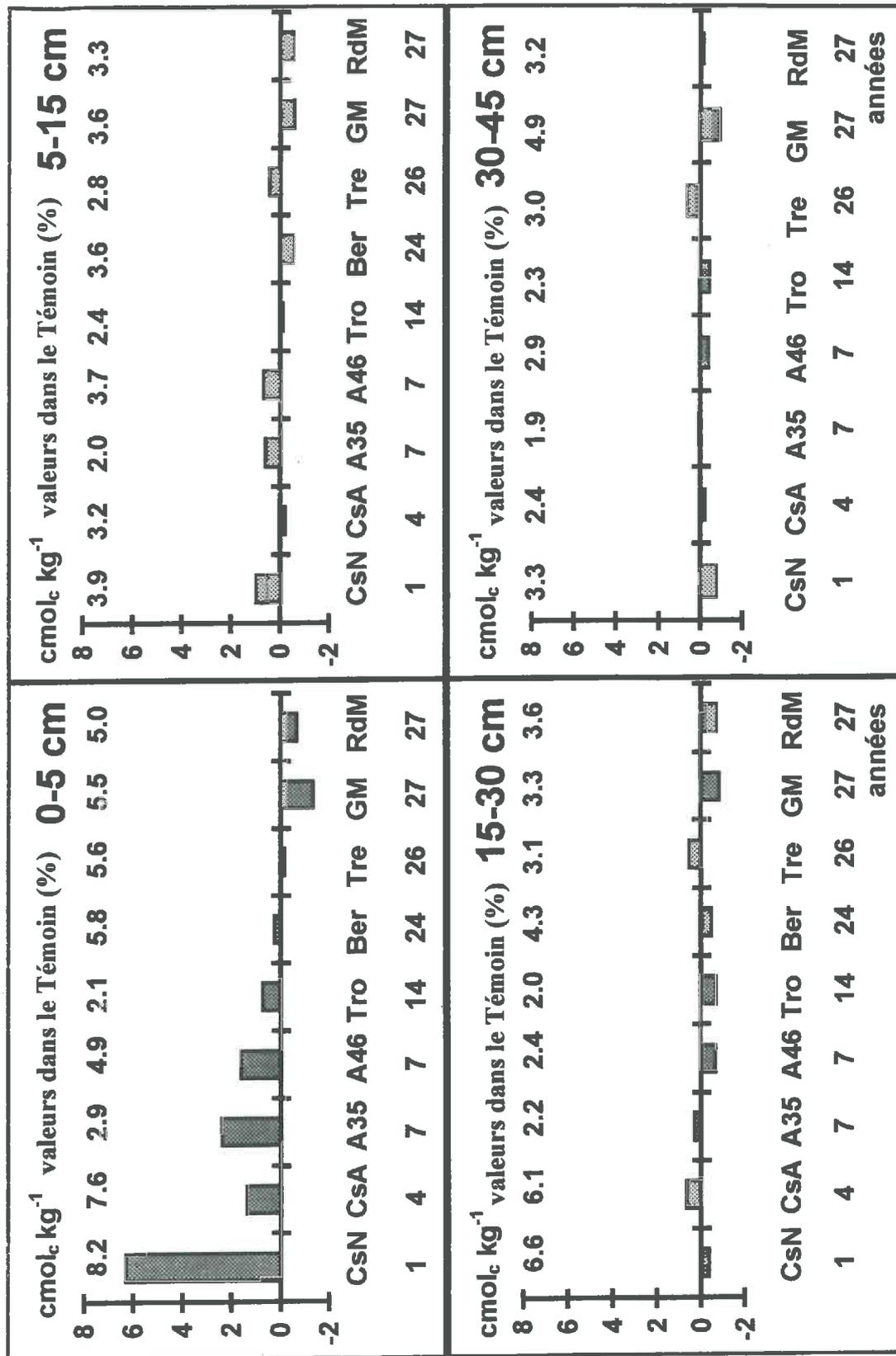


Figure 4.15 Effet de l'amendement (différences absolues) sur la CEC dans les horizons du sol en fonction du temps écoulé depuis l'application pour les 10 sites expérimentaux.

## 4.2.2 Les racines fines

### 4.2.2.1 La biomasse et la longueur des racines fines

Les résultats de la densité racinaire et la longueur spécifique des racines fines des dix sites sont présentés sur les figures 4.16 et 4.17 (voir aussi l'annexe 4.3). La période de juin 1994 a été retenue pour le site (1) de la Croix-Scaille en raison du nombre de répétitions (30) plus élevé, et la période de septembre 1995 pour le site (2) parce que l'ensemble des traitements avait été échantillonné (site 1 et 2), rendant la comparaison entre années et entre traitements plus aisée. La Figure 4.16 montre qu'en général la densité racinaire n'est pas affectée d'une façon systématique par l'amendement (peu de différences significatives). Mais si elle est stimulée (Fontainebleau, Gaie Mariée, St. Anthonis 46a, l'action est alors généralement limitée à la surface.

La Figure 4.17 montre une tendance vers une réduction de la longueur spécifique après l'amendement pour une partie des sites (les deux sites de la Croix-Scaille, Bertranges, Fontainebleau, Trembles), et une augmentation pour d'autres sites (Gaie Mariée, Rond du May, St. Anthonis 46a). Cela est très variable avec la profondeur (St. Anthonis 35c). Le plus souvent la tendance est une baisse de la longueur spécifique dans les horizons plus profonds (30-45 cm). Il est à observer que le tout dernier horizon n'a pas été testé par des outils de statistiques à cause du nombre de répétitions limité.

L'effet de l'amendement n'est pas limité aux horizons de surface (voir aussi § 4.1.3.1), même s'il y est plus marqué. La Figure 4.18 (pour des sites classés dans l'ordre croissant de durée depuis l'amendement) montre que la distribution verticale n'est pas affectée, c'est-à-dire que l'amendement n'a pas provoqué un enracinement plus superficiel. Au contraire, l'amendement provoque une augmentation de la biomasse racinaire fine, localisée dans le sol à une profondeur inférieure à 30 cm.

Le Tableau 4.12 présente les effets du traitement calcique sur les trois paramètres racinaires des dix sites intégrant les données des figures 4.16 et 4.17.

**Tableau 4.12** Résumé des effets de l'amendement sur les racines fines des dix sites

site	Biomasse	Longueur	Longueur spécifique
1 Croix-Scaille ancien	+	(-)	-
2 Croix-Scaille nouveau	(+)	-	-
3 Fontainebleau	+	+	-
4 Trembles	+	(-)	-
5 Gaie Mariée	(-)	+	+
6 Rond du May	-	-	+
7 Bertranges	(+)	(+)	-
8 Tronçais	+	(+)	(-)
9 St.Anthonis 35c	+	+	(-)
10 St.Anthonis 46a	(-)	+	+

avec + = stimulation significative dans au moins un horizon, - = baisse dans au moins un horizon et symboles entre parenthèses des effets très faibles (non-significatifs à  $p < 0.05$ ).

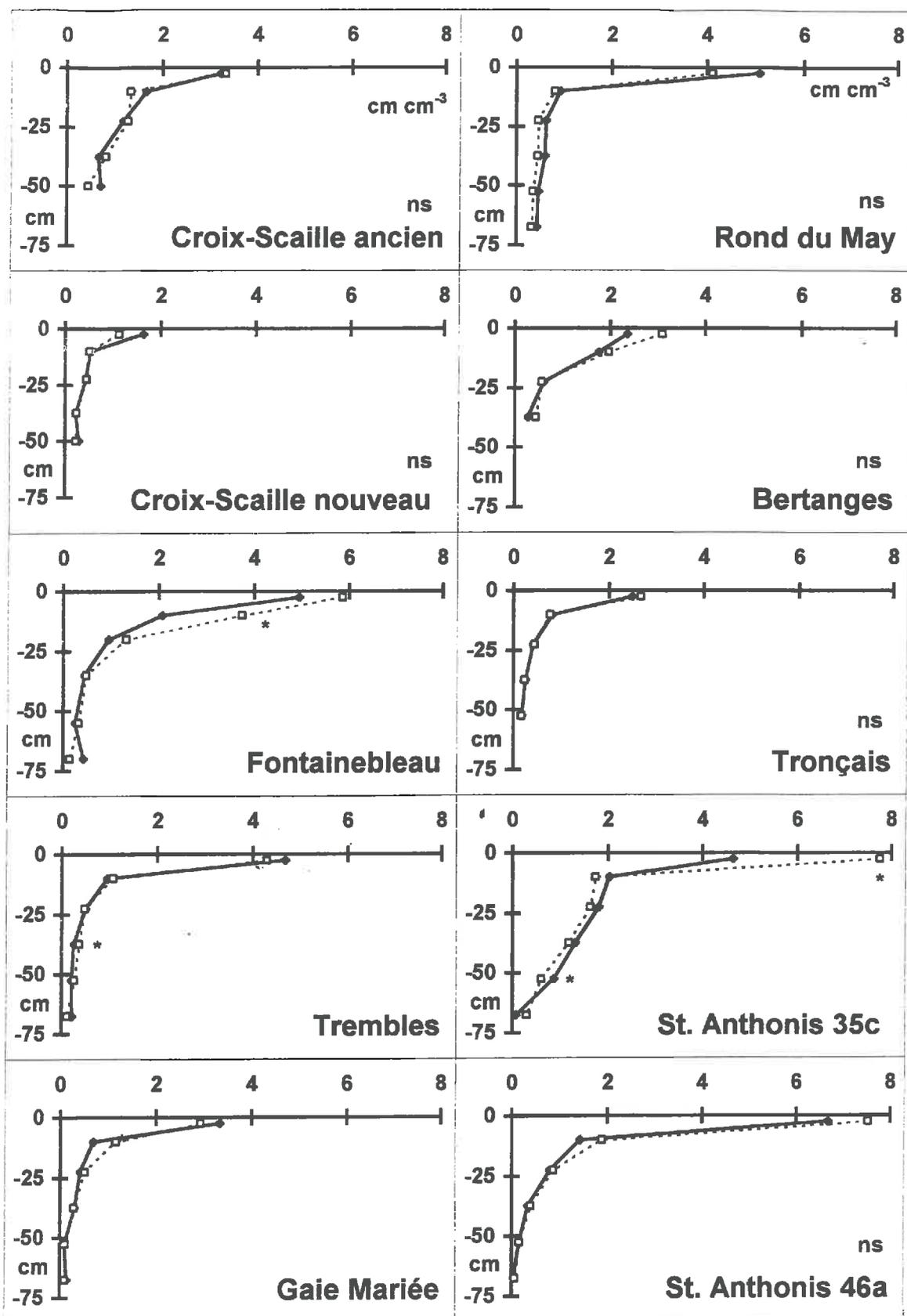


Figure 4.16 Densité en longueur ( $\text{cm cm}^{-3}$ ) des racines fines par site en fonction de la profondeur (ligne et symbole plein = témoin ; ligne pointillée et symbole vide = Ca) ; les étoiles indiquent des différences à  $p < 0.05$  dans l'horizon considéré entre le Témoin et l'amendement et ns = non significatif.

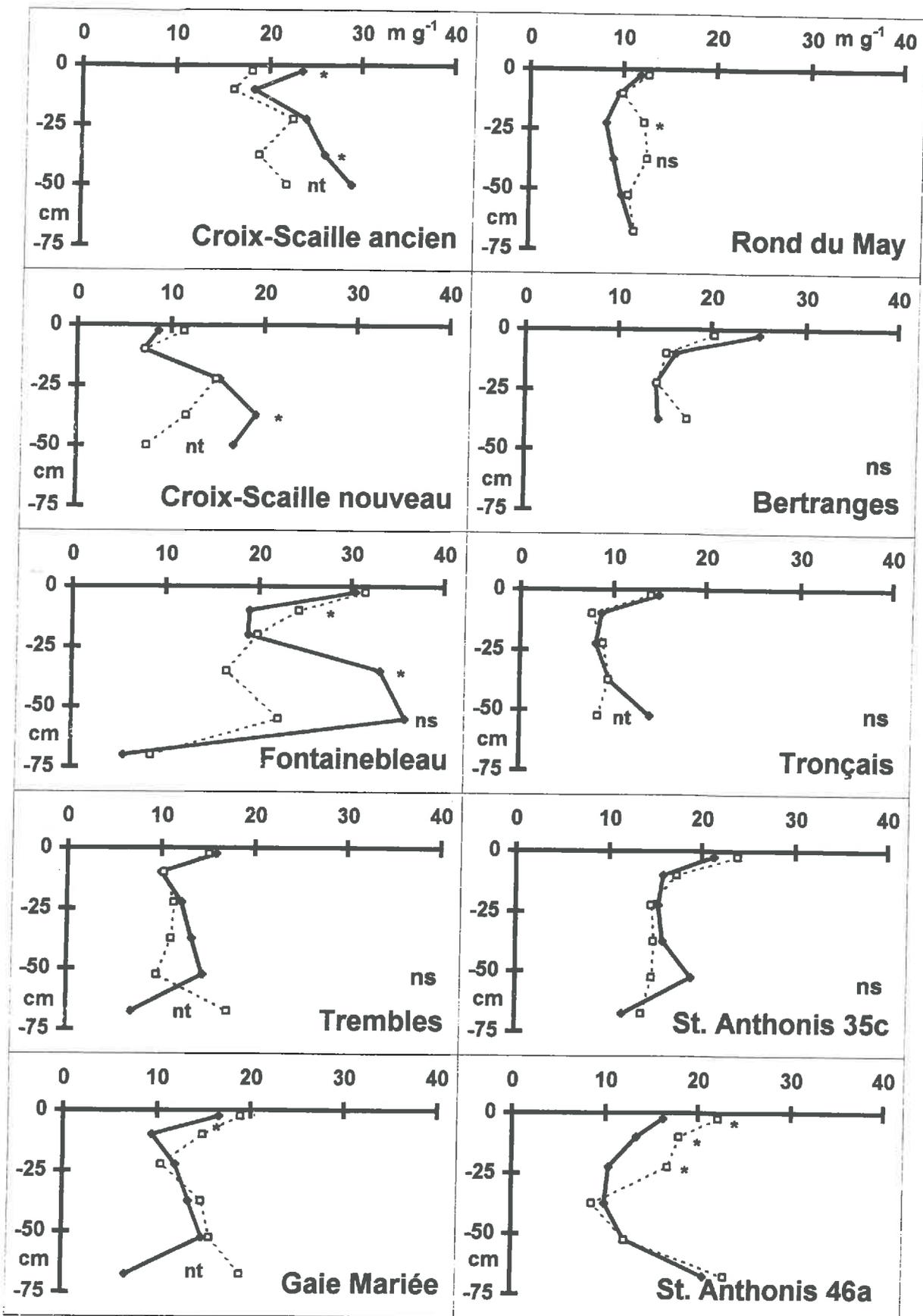
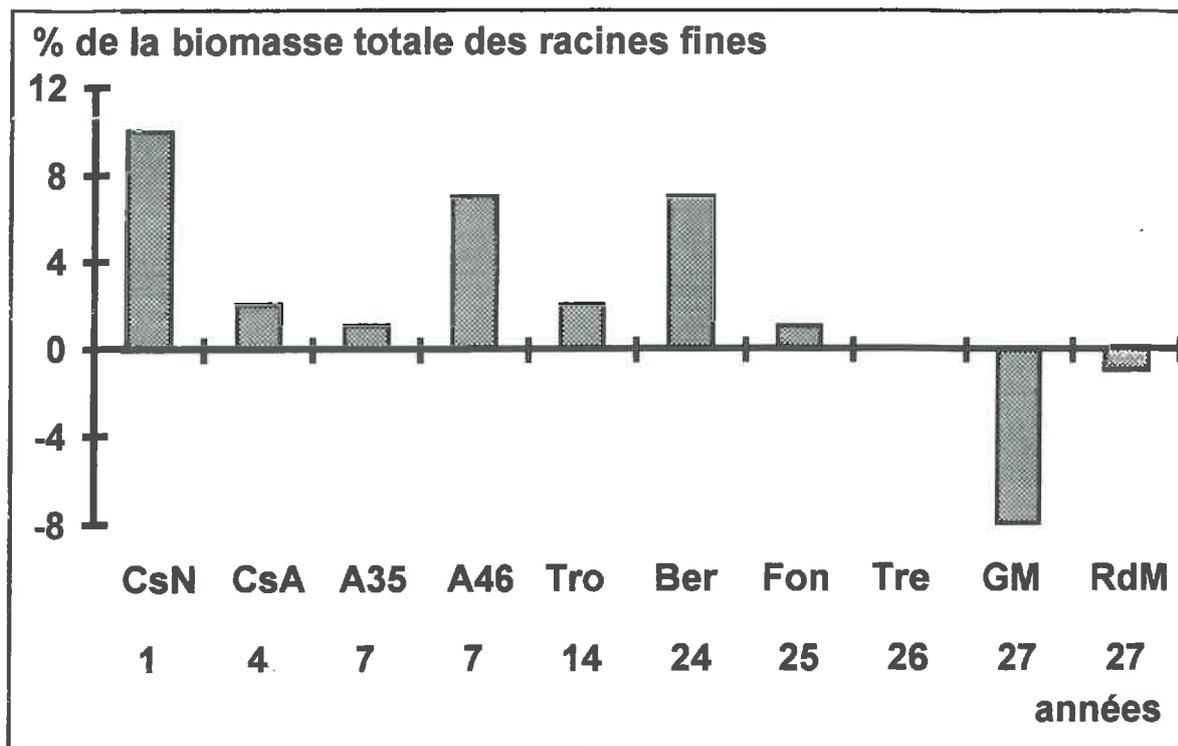


Figure 4.17 Longueur spécifique des racines fines par site en fonction de la profondeur (ligne et symbole plein = témoin; ligne pointillée et symbole vide = Ca) ; Les étoiles indiquent des différences à  $p < 0.05$  dans l'horizon considéré entre le Témoin et l'amendement, ns = non significatif et nt = non testé.

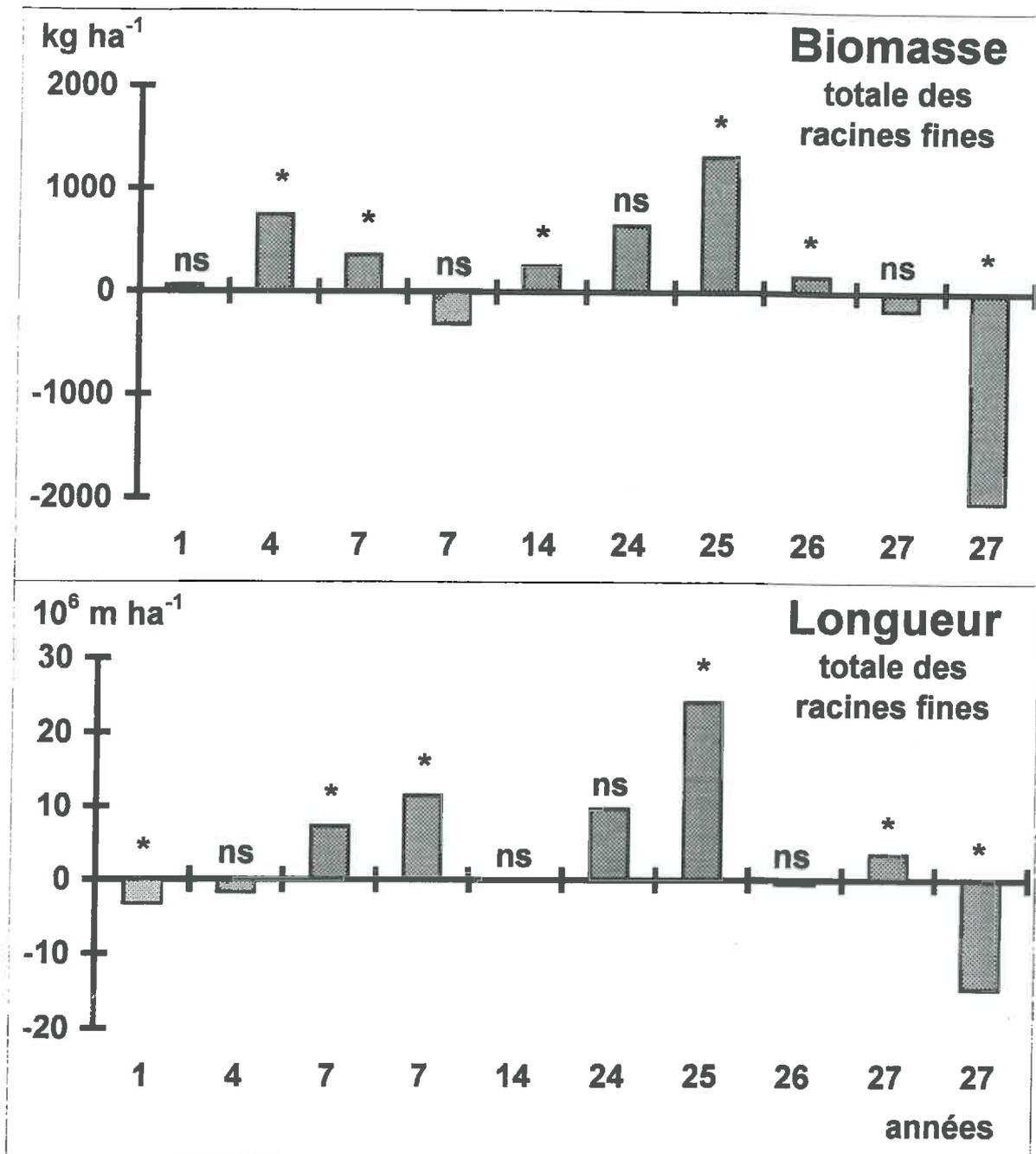


**Figure 4.18** Effet de l'amendement sur le pourcentage de la biomasse totale des racines fines en-dessous de 30 cm de profondeur en fonction du temps écoulé depuis l'application (différences absolues des pourcentages => Ca - Témoin) ; sites indiqués par leurs abrégés.

La biomasse des racines, et dans une moindre mesure la longueur des racines fines, augmente après le traitement. Par contre, la longueur spécifique montre une tendance vers une réduction, bien que cela ne soit pas généralisable. En effet, les sites qui sont amendés depuis longtemps (Gaie Mariée, Rond du May ; > 25 ans), et également le site plus récemment chaulé de St. Anthonis (46a) montrent le contraire. Une hypothèse est l'arrêt de l'effet amendement à moyen terme pour les plus vieux sites et un effet initial nul ou non détectable pour les sites les plus récents. Ceci est confirmé par les résultats comparatifs des sites 1 et 2 de la Croix-Scaille.

La figure 4.19 illustre l'effet net de l'amendement sur la biomasse et la longueur totale des racines fines à travers le temps. L'effet amendement persiste environ 25 ans après l'application du traitement, mais il n'est pas immédiat (dès la première année).

*Les effets d'un amendement sur les racines fines peuvent être généralisés pour les dix sites de la façon suivante : la biomasse principalement, mais aussi la longueur des racines, sont stimulées. En revanche, la longueur spécifique a tendance à diminuer. Ces actions sont encore effectives environ 20 - 25 ans après le traitement.*



**Figure 4.19** Effet de l'amendement sur la biomasse et la longueur totale des racines fines en fonction du temps écoulé depuis l'application (différences absolues => Ca - Témoin ; les symboles indiquent si l'effet observé est significatif (\*) ou non significatif (ns) dans au moins un horizon à  $p < 0.05$ ) ; les sites sont indiqués par leurs abrégés.

#### 4.2.2.2 La fraction des racines très fines

Le Tableau 4.13 présente les pourcentages des racines très fines (< 0.5 mm diamètre) dans l'ensemble de la classe des racines fines (< 2.0 mm). L'étude est réalisée sur les valeurs intégrées pour toute la profondeur du profil racinaire du sol. Environ un tiers des sites montre une fraction plus élevée de racines très fines après amendement, un tiers une fraction moins élevée, et un tiers sans différence significative. Il est donc difficile de généraliser une explication pour cette fraction de racines fines.

**Tableau 4.13** Pourcentage des racines très fines (<0.5 mm diamètre) dans la classe des racines fines (<2.0 mm) pour la longueur (moyenne du profil) ou la biomasse (soit par moyenne du profil, soit par couche) en fonction du site et du traitement.

Station	Traitement	Longueur %	Biomasse %	Biomasse par horizon (cm)				
				0-5	5-15	15-30	30-45	45-60
Croix-Scaille ancien	Témoin	96	77	74	63	79	91	
	Ca	96	77	73	70	98	69	
Croix-Scaille nouveau	Témoin	75	29	31	30	28	28	
	Ca	76	40	52	20	45	44	
Fontainebleau	Témoin	95	59	59	47	70	60	
	Ca	94	66	72	86	75	31	
Trembles	Témoin	85	48	67	40	38	32	64
	Ca	85	43	53	27	43	51	41
Gaie Mariée	Témoin	87	52	54	43	39	36	86
	Ca	87	50	62	68	22	59	40
Rond du May	Témoin	74	24	28	21	22	27	25
	Ca	80	42	35	29	48	54	43
Bertranges	Témoin	87	60	65	49	66		
	Ca	85	48	60	53	30		
Tronçais	Témoin	72	27	39	28	22	38	10
	Ca	73	28	32	30	32	30	16
St.Anthonis 35c	Témoin	88	51	59	45	35	54	65
	Ca	87	48	66	33	34	45	60
St. Anthonis 46a	Témoin	82	41	64	49	37	27	29
	Ca	82	37	47	48	39	24	27

Si l'on considère les effets horizon par horizon, il n'y a pas d'effet significatif lié à la profondeur dans le sol. Le nombre de répétitions faible (2) pour cette mesure peut expliquer ce manque de résultat.

*L'amendement n'a pas affecté la proportion des racines très fines (< 0.5 mm) dans l'ensemble des racines fines (< 2.0 mm) d'une façon générale, claire et univoque.*

### 4.2.2.3 Les racines mortes

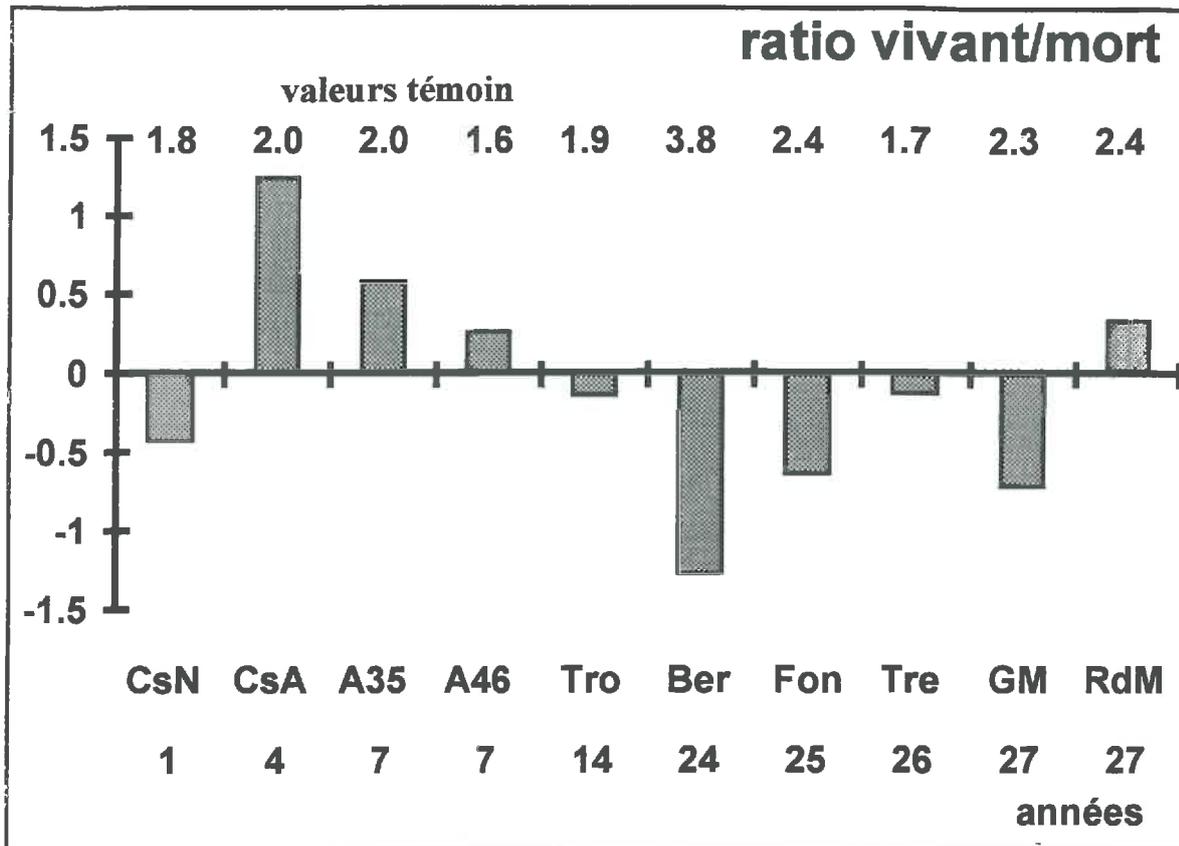
Le Tableau 4.14 présente les valeurs de nécromasse et nécrolongeur des racines fines, et le total des racines (fines + grosses). La comparaison des valeurs de nécrolongeur et nécromasse entre elles, montre une variation importante de ces valeurs. Relative à la longueur, la masse semble plus variable. Dans 4 sites il y a plus de racines mortes dans le traitement amendement que dans le témoin. Dans 4 autres sites c'est le contraire et dans deux sites les quantités sont comparables. Il n'y a pas d'effet général de l'amendement, ni d'ailleurs de relation avec l'échelle de durée depuis l'application de cet amendement.

**Tableau 4.14** Nécromasse des racines fines (FRN), longueur des racines fines mortes (FRNL), nécromasse de l'ensemble des racines (RN), et longueur de l'ensemble des racines mortes (RNL) pour les dix sites et en fonction du traitement.

Station	Traitement	< 2 mm		Ensemble	
		FRN kg ha <sup>-1</sup>	FRNL 10 <sup>6</sup> m	RN kg ha <sup>-1</sup>	RNL 10 <sup>6</sup> m
Croix-Scaille ancien	Témoin	1740	37.5	2310	37.6
	Ca	1301	19.2	3392	19.9
Croix-Scaille nouveau	Témoin	1565	29.7	2796	30.0
	Ca	2095	30.5	2217	30.6
Fontainebleau	Témoin	1492	35.7	1492	35.7
	Ca	2774	47.7	7340	49.5
Trembles	Témoin	2640	38.2	4270	38.8
	Ca	2956	31.0	3607	31.0
Gaie Mariée	Témoin	1533	21.0	2706	21.3
	Ca	2125	26.2	4795	26.4
Rond du May	Témoin	2902	49.6	4254	49.9
	Ca	1800	38.3	4491	38.5
Bertranges	Témoin	721	13.3	1178	13.4
	Ca	1326	29.2	1326	29.2
Tronçais	Témoin	1956	34.6	2301	34.7
	Ca	2257	40.1	3409	40.4
St. Anthonis 35c	Témoin	3283	80.2	3617	80.5
	Ca	2691	65.2	2984	65.4
St. Anthonis 46a	Témoin	3345	40.5	3492	40.6
	Ca	2906	39.2	3137	39.3

Les valeurs de racines mortes sont comparées à celles des racines fines vivantes, car une valeur absolue élevée de nécromasse ne signifie pas forcément une mortalité plus importante. La Figure 4.20 montre, qu'en fait, la tendance est évolutive avec la durée écoulée depuis l'application de l'amendement. Les premières années (à l'exception de la toute première année), le rapport racines vivantes/racines mortes est plus élevé que celui du témoin. Pour les sites anciens, c'est l'inverse qui est observé.

*L'amendement n'a pas d'effet général significatif sur la quantité de racines mortes. Par contre, par rapport aux racines vivantes, le rapport racines vivantes/racines mortes augmente au cours des premières années après amendement. Après une vingtaine d'années c'est plutôt l'inverse.*



**Figure 4.20** Effet de l'amendement sur le ratio vivant/mort des racines fines (rapport de masse) en fonction du temps écoulé depuis l'application (différences absolues en ratio => Ca - Témoin) ; sites indiqués par leurs abrégés.

#### 4.2.2.4 La teneur en éléments minéraux dans les racines fines

Les valeurs des concentrations en éléments minéraux dans les racines fines pour les dix sites sont présentées dans le Tableau 4.15 (voir aussi l'Annexe 4.5). Suite à un nombre de répétitions limité pour chaque traitement et chaque couche du sol, les valeurs sont regroupées pour l'ensemble du profil. Sur cet ensemble de concentrations, les valeurs sont comparables entre le témoin et le traitement calcique pour la plupart des éléments. Seul la concentration en Ca est un plus élevée après amendement, mais elle est globalement non significative.

Une interprétation globale, site par site, montre que la teneur en Ca, le rapport Ca/Al et aussi la teneur en Mg, ont généralement augmenté après amendement. La teneur en Mn et peut-être celle du K a diminué. Les autres éléments ne montrent pas d'effet traitement. Les exceptions concernent l'augmentation de la teneur en Ca sur le site de Tronçais, où cela est dû à une discontinuité texturale dans le sous-sol, et le vieux site des Ardennes. Pour le dernier site, les valeurs sous-sol pour le témoin (enrichi en Ca) sont sur-représentées dans la moyenne pour le site1 (menant à des valeurs plus élevées que celles du CaCO<sub>3</sub>). Pour les deux couches de surface, la teneur en Ca est plus élevée après amendement (cf. Tableau 4.5, p. 57).

**Tableau 4.15** Composition minérale moyenne (de toutes les couches) des racines fines (g kg<sup>-1</sup>) pour les dix sites.

Station	Traitement	n	S g kg <sup>-1</sup>	P g kg <sup>-1</sup>	K g kg <sup>-1</sup>	Ca g kg <sup>-1</sup>	Mg g kg <sup>-1</sup>	Mn g kg <sup>-1</sup>	Al g kg <sup>-1</sup>	Ca/Al mol:mol	Mg/Al mol:mol										
Tous les sites	Témoin	93	0.82	0.04	0.51	0.03	0.93	0.06	2.25	0.22	0.95	0.04	0.10	0.01	5.47	0.36	0.28	0.05	0.30	0.03	
	Ca	88	0.78	0.04	0.51	0.03	0.87	0.05	2.58	0.27	0.98	0.03	0.10	0.01	5.80	0.54	0.43	0.06	0.31	0.03	
Croix-Scaille ancien	Témoin	12	1.06a	0.14	0.80a	0.12	1.61	0.33	4.05a	0.42	1.38	0.09	0.06a	0.01							
	Ca	8	0.51b	0.04	0.33b	0.06	1.47	0.33	2.62b	0.29	1.26	0.08	0.03b	0.00							
Croix-Scaille nouveau	Témoin	8	1.03	0.15	0.71	0.14	1.27	0.14	1.26	0.12	0.91	0.05	0.13	0.03	9.55	1.68	0.13	0.04	0.13	0.03	
	Ca	8	1.05	0.20	0.68	0.05	1.04	0.12	1.63	0.18	0.91	0.06	0.07	0.02	11.7	3.38	0.18	0.06	0.13	0.03	
Fontainebleau	Témoin	5	0.55	0.08	0.11	0.07	0.57b	0.11	8.59	1.96	0.99	0.10	0.07	0.02							
	Ca	5	0.69	0.02	0.12	0.08	1.44a	0.17	11.6	1.81	1.10	0.15	0.05	0.01							
Trembles	Témoin	10			0.29	0.04	0.67	0.04	1.04	0.21	0.77	0.07	0.12	0.02	4.43	1.02	0.32	0.10	0.37	0.12	
	Ca	10			0.48	0.16	0.63	0.04	1.07	0.16	0.76	0.04	0.09	0.02	3.93	0.54	0.28	0.09	0.30	0.08	
Gaie Mariée	Témoin	10			0.28	0.03	0.74	0.05	1.33b	0.18	0.92	0.05	0.11	0.02	4.02	0.71	0.28	0.10	0.43	0.13	
	Ca	8			0.38	0.05	0.66	0.05	2.42a	0.26	0.94	0.05	0.25	0.10	3.48	0.38	0.55	0.07	0.32	0.03	
Rond du May	Témoin	9	0.60	0.04	0.41	0.03	1.12	0.09	1.36	0.16	1.17	0.07	0.18	0.02	4.77	0.72	0.29	0.08	0.38	0.11	
	Ca	10	0.66	0.05	0.36	0.03	1.05	0.04	1.86	0.17	1.18	0.05	0.13	0.02	4.59	0.66	0.39	0.10	0.39	0.11	
Bertranges	Témoin	6			0.39	0.05	0.74	0.06	1.93	0.31	1.01	0.08	0.10	0.01	5.71	0.71	0.25	0.06	0.20b	0.01	
	Ca	6			0.31	0.02	0.62	0.07	2.70	0.31	1.19	0.03	0.11	0.01	4.61	0.28	0.41	0.06	0.29a	0.02	
Tronçais	Témoin	8	0.65b	0.03	0.50b	0.02	1.42	0.09	2.38	0.17	1.42	0.06	0.26	0.04	5.59	0.41	0.20	0.04	0.30	0.03	
	Ca	8	0.80a	0.06	0.89a	0.07	1.31	0.15	2.04	0.17	1.24	0.06	0.19	0.02	6.10	0.71	0.26	0.04	0.26	0.03	
St.Anthonis 35c	Témoin	10	0.96	0.04	0.67	0.05	0.56a	0.03	1.71b	0.21	0.70	0.06	0.05	0.01	4.68	0.79	0.49	0.19	0.30	0.11	
	Ca	10	1.00	0.07	0.79	0.08	0.46b	0.03	2.39a	0.18	0.84	0.05	0.07	0.01	5.52	0.95	0.47	0.16	0.27	0.08	
St. Anthonis 46a	Témoin	15	0.71	0.06	0.61	0.05	0.55	0.05	1.60	0.24	0.53	0.06	0.01	0.00	5.73	0.85	0.53	0.21	0.26	0.10	
	Ca	15	0.74	0.07	0.57	0.02	0.56	0.04	1.98	0.33	0.73	0.10	0.01	0.00	6.42	1.42	0.72	0.14	0.43	0.14	

erreur standard en italique ; les lettres différentes indiquent une différence significative entre traitements (pour chaque site) au seuil de p<0.05.

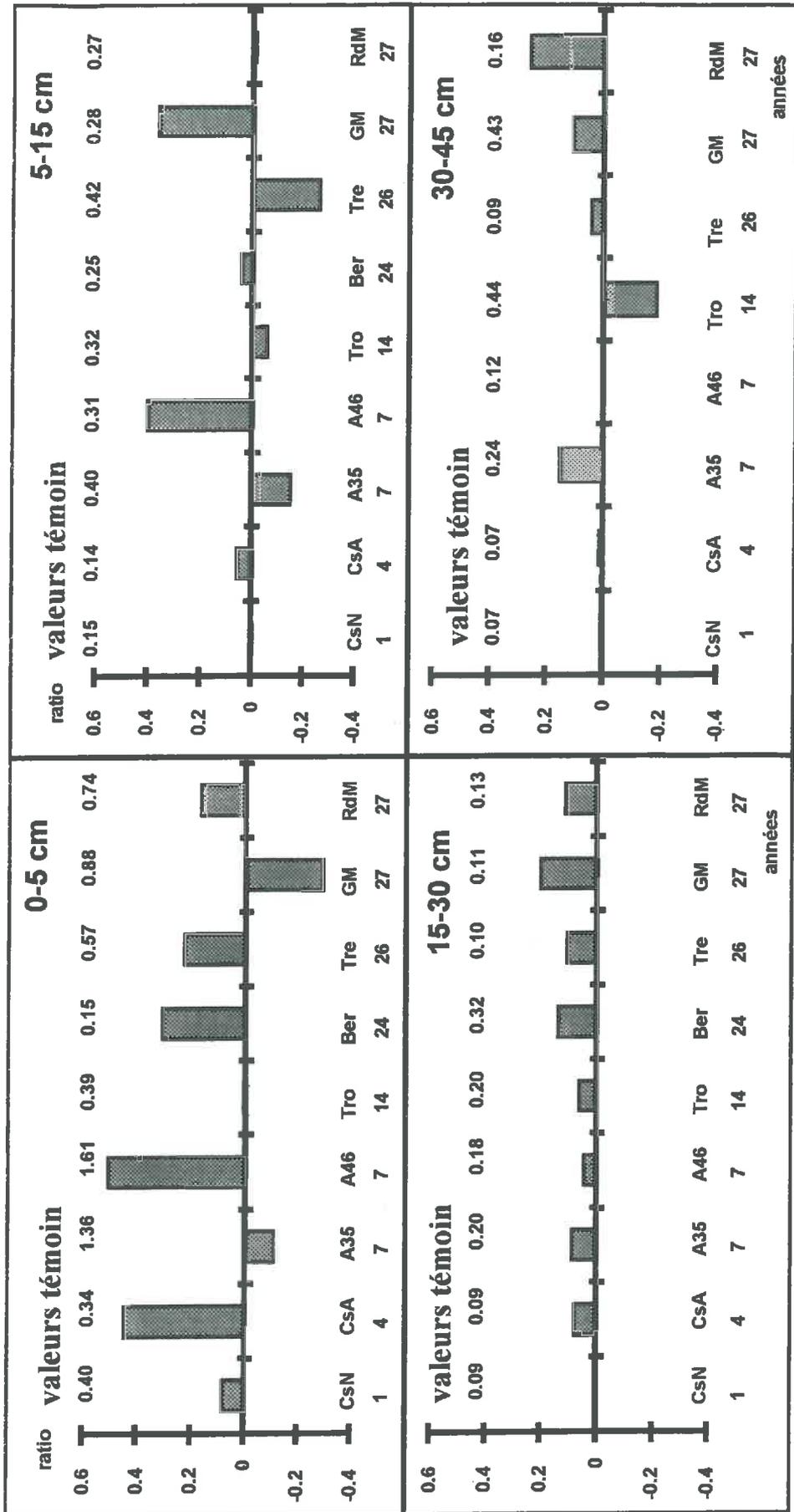


Figure 4.21 Effet de l'amendement (différences absolues: => Ca - Témoin) sur le rapport d'éléments minéraux Ca/Al (mole/mole) des racines fines à quatre niveaux en fonction du temps écoulé depuis l'application (sites indiqués par leurs abrégés).

La Figure 4.21 montre les effets du traitement calcique sur le rapport Ca/Al dans les racines fines pour 4 horizons du sol et pour un ordre croissant de durée écoulée après l'application de l'amendement. Le rapport Ca/Al dans les racines augmente après amendement, et cela pour l'ensemble de l'échelle de temps considéré. Bien que ces changements soient plus importants en surface qu'en profondeur, même à 15-30 cm cette augmentation est encore sensible.

*Pour la plupart des sites et des horizons, l'amendement a tendance à augmenter d'une façon générale les teneurs en Ca et parfois en Mg, ainsi que le rapport Ca/Al dans les racines fines. Par contre la teneur en Mn a tendance à diminuer et aussi parfois celle du K. Les effets sur le rapport Ca/Al sont détectables jusque dans les horizons profonds. Ils persistent avec le temps.*

#### 4.2.3 Les grosses racines

Le Tableau 4.16 résume les résultats des biomasses et des longueurs des grosses racines pour l'ensemble des dix sites en valeurs sommées sur toute la profondeur du profil racinaire. L'analyse statistique n'était pas réalisable (variation importante liée à la technique d'échantillonnage, nombre inégal et faible de répétitions effectives). L'interprétation globale montre que la biomasse des grosses racines n'est pas affectée. Sa biomasse totale est de l'ordre de grandeur de celle des racines fines. Sa longueur est négligeable par rapport aux racines fines.

**Tableau 4.16** Biomasse et longueur des grosses racines (> 2 mm en diamètre) par site en fonction du traitement.

Site	Station	Traitement	Biomasse kg ha <sup>-1</sup>	Longueur 10 <sup>6</sup> m ha <sup>-1</sup>
1	Croix-Scaille ancien	Témoin	5010	0.5614
		Ca	6251	0.5330
2	Croix-Scaille nouveau	Témoin	4475	0.41
		Ca	5207	0.71
3	Fontainebleau	Témoin	1312	0.36
		Ca	2735	0.6
4	Trembles	Témoin	4667	0.87
		Ca	4523	0.69
5	Gaie Mariée	Témoin	3345	0.66
		Ca	3348	0.68
6	Rond du May	Témoin	7214	1.05
		Ca	3473	0.67
7	Bertranges	Témoin	2820	0.5
		Ca	5842	0.7
8	Tronçais	Témoin	8402	0.82
		Ca	8092	0.93
9	St.Anthonis 35c	Témoin	8694	1.05
		Ca	8344	1.11
10	St. Anthonis 46a	Témoin	4580	0.56
		Ca	3517	0.59

L'amendement n'a pas d'effet significatif sur la biomasse et la longueur des grosses racines. Cette biomasse est du même ordre de grandeur que celle des racines fines, tandis que sa longueur est négligeable. Le manque de précision est lié à une technique d'échantillonnage inadaptée pour ce compartiment (méthode d'échantillonnage à la tarière).

#### 4.2.4 Les mycorhizes

La Figure 4.22 présente le nombre d'apex mycorhizés par cm de racine. Près de 100 % des apex sont mycorhizés. Le nombre total des apex mycorhizés par hectare (somme sur le profil racinaire) est également indiqué. Pour 8 des 10 sites, le nombre d'apex par cm ou le nombre d'apex total par hectare est plus élevé dans le traitement amendement par rapport au témoin. Cela n'est pas toujours significatif (voir aussi l'Annexe 4.4). Les sites des Trembles et du Rond du May ont présenté des effets négatifs pour ces deux paramètres. Pour le site 1 de la Croix-Scaille, le nombre des mycorhizes par cm de racine a baissé, mais est compensé par une quantité totale de racines plus élevée. Le nombre total des mycorhizes à l'hectare est finalement augmenté par l'amendement.

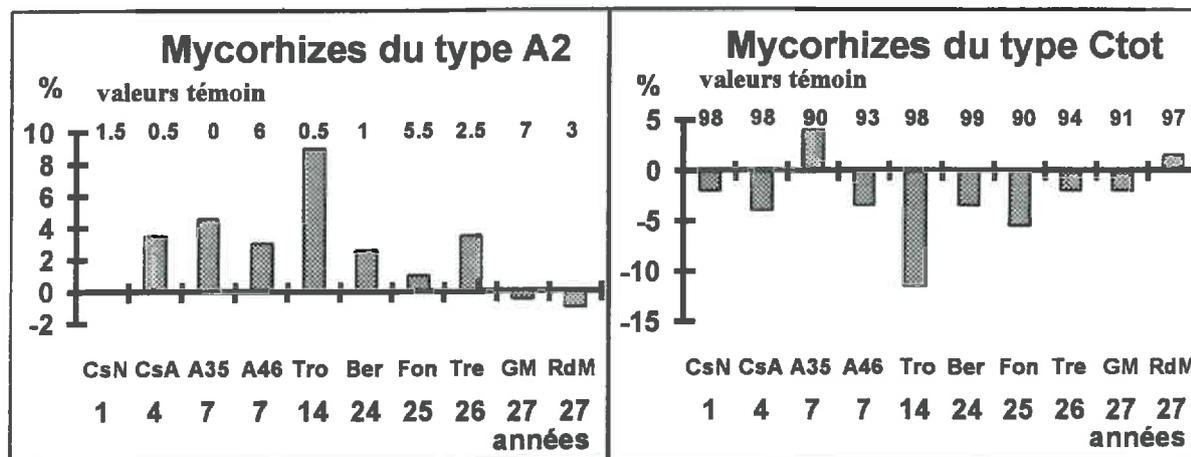


Figure 4.23 Effet de l'amendement sur la proportion relative des mycorhizes de type A2 ou de type Ctot dans l'horizon 0 à 15 cm en fonction du temps écoulé depuis l'application (gains ou pertes par rapport au témoin en différences absolues des pourcentages => Ca - Témoin) ; sites indiqués par leurs abrégés.

L'analyse des effets du traitement sur les morphotypes ectomycorhiziens (voir Annexe 4.4), révèle deux phénomènes principaux. Il n'y a d'effet traitement significatif que sur les morphotypes A2 et Ctot (Figure 4.23). Lorsque le type A2 devient plus abondant après amendement, le type Ctot régresse. Ce phénomène est relativement persistant dans le temps. L'abondance des types C1 et C2tot varie en fonction du pH, mais cela n'est pas significativement lié aux effets directs du traitement amendement. La figure 4.24 montre (d'une façon d'illustration) cette dépendance, pour l'ensemble des sites et pour l'ensemble excepté Fontainebleau (le site de Fontainebleau ayant des valeurs de pH systématiquement plus élevées). Ceci signifie que l'effet apparent du traitement amendement sur les morphotypes A2 et Ctot, lesquels sont indépendants du pH, est lié à des effets secondaires du traitement (disponibilité en Ca, nitrate .....).

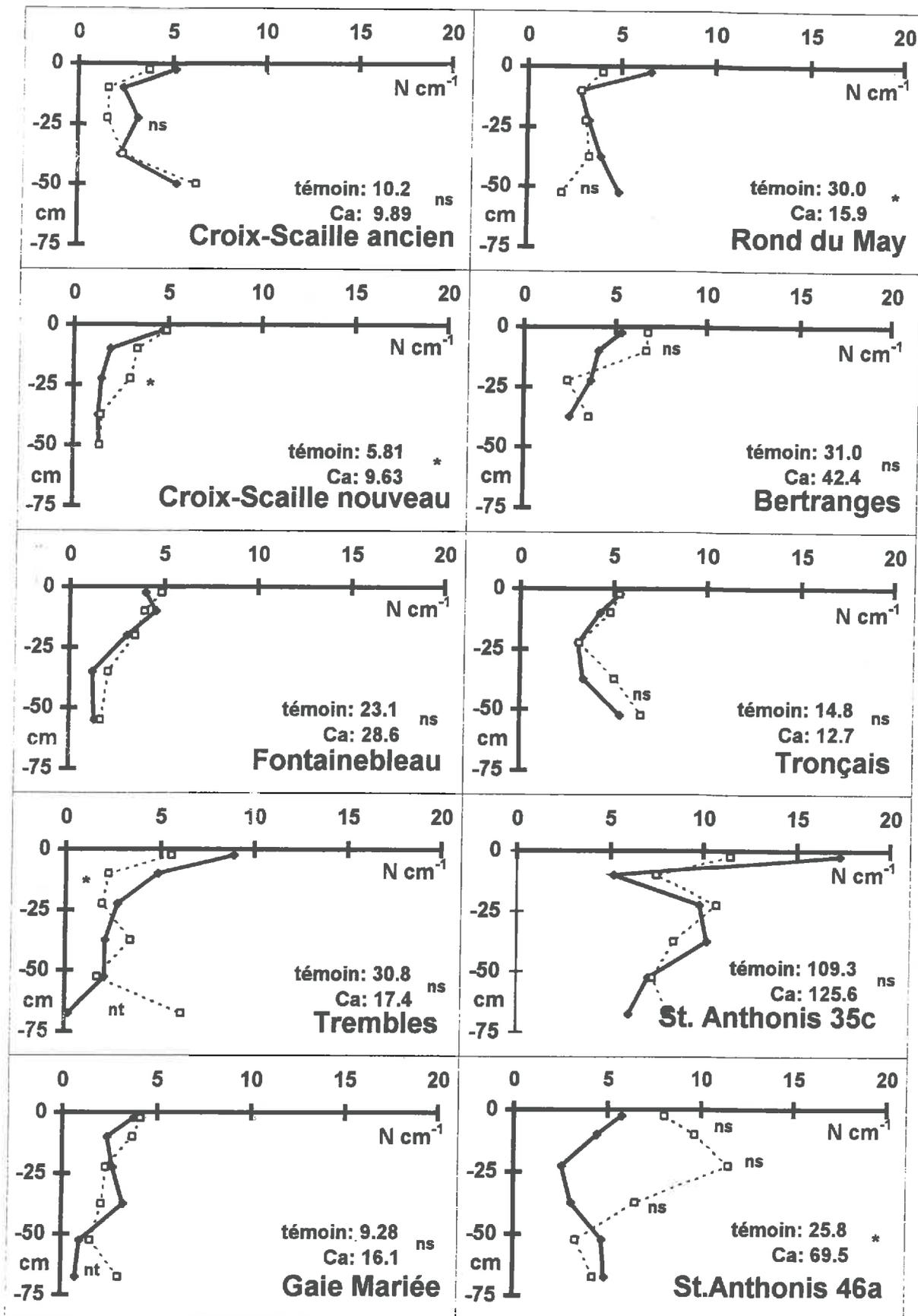
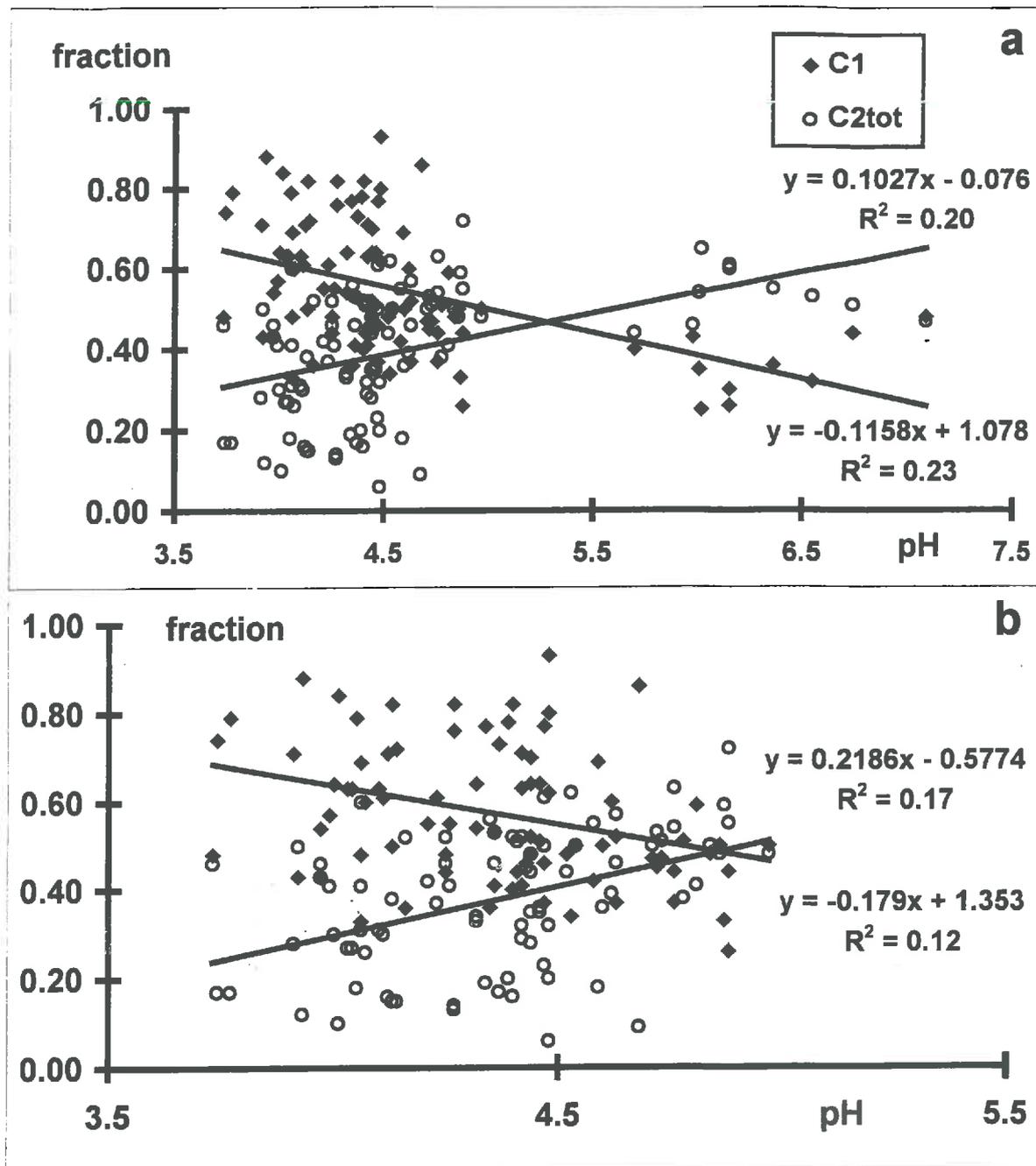


Figure 4.22 Nombre d'apex mycorhizés par cm de racine pour le traitement Ca (trait pointillé) et le témoin (trait continu) dans le profil du sol des 10 sites. Le nombre total des apex mycorhizés en  $10^9 \text{ ha}^{-1}$  est indiqué en bas à droite (les symboles indiquent un effet traitement significatif à  $p < 0.05$  (\*), un effet non significatif (ns) ou non testé (nt) dans au moins un horizon).



**Figure 4.24** Illustration des relations entre les morphotypes ectomycorhiziens C1 et C2, et le pH : a) le site de Fontainebleau inclu et b) site de Fontainebleau exclu.

*L'amendement stimule en général la mycorhization des racines fines. Ce phénomène se traduit, soit directement par un nombre plus élevé par cm de racines, soit indirectement par une mycorhization égale mais répartie sur une biomasse racinaire stimulée qui produit au total un nombre d'apex plus élevé, soit encore par les deux à la fois. L'amendement modifie en même temps la composition des populations de morphotypes sur les racines en favorisant le type A2 au détriment du type Ctot. Ceci est assez constant à travers le temps. La variation des types C1 et C2tot est plutôt due à une dépendance vis-à-vis du pH, qu'à un effet calcium. Le type C1 diminue, tandis que le type C2tot augmente lorsque la valeur du pH augmente.*

#### 4.2.5 La croissance et la nutrition des arbres

L'effet du traitement amendement sur la croissance (hauteur et diamètre) est représenté dans le tableau 4.17, par les valeurs relatives du traitement par rapport au témoin. Pour 6 des 10 sites, l'effet de l'amendement est bénéfique sur la croissance des arbres. Pour le site 2 de la Croix-Scaille, où des mesures n'ont pas été effectués (jugé trop précoce), on suppose que l'effet sur la croissance peut être assimilée à celle du site 1 voisin (39 %), car les deux sites se trouvent dans la proximité immédiate l'un de l'autre (voir aussi Figure 4.13 où l'effet apparait dès la première année). Les deux sites de St. Anthonis ne permettent pas de conclure, car la variabilité des données et l'effet du gel sur la croissance dans l'un des deux sites, faussent le résultat.

**Tableau 4.17** Effets de l'amendement sur la croissances des arbres.

Station	Croissance
Croix-Scaille ancien	+ 39% *
Croix-Scaille nouveau	#
Fontainebleau	+28% *
Trembles	+ 10% *
Gaie Mariée	+ 12% *
Rond du May	+ 23% *
Bertranges	0
Tronçais	+ 15% *
St.Anthonis 35c	- 8% ns
St. Anthonis 46a	+ 32% ns

# Pas de mesures ; \* = significatif au seuil  $p < 0.05$  ;

Effets sur la hauteur et le diamètre (selon disponibilité).

Le tableau 4.18 résume les effets de l'amendement sur la nutrition foliaire. A cause d'un nombre de répétitions étant limité (souvent  $n = 2$ ), les statistiques ne sont effectués que pour l'ensemble des sites et individuellement pour les 4 sites ayant 3 répétitions. L'effet le plus marquant est une hausse significative de la teneur en Ca des feuilles après amendement. D'une façon moins systématique on observe aussi une baisse de la teneur en Mn. Cela confirme les effets des traitements sur les concentrations racinaires, qui étaient un peu plus faibles (§ 4.2.2.4). Les effets sur les autres éléments ne sont pas significatifs, bien que la tendance soit vers une amélioration de la nutrition en Mg, et une diminution de la nutrition en P.

*L'amendement stimule la croissance des arbres pour la quasi-totalité des sites. Il améliore la nutrition en Ca et Mg (tendance), et réduit les concentrations foliaires en Mn.*

**Tableau 4.18** Composition foliaire (g kg<sup>-1</sup>) dans le témoin et le traitement Ca.

Site	N		S		P		K		Ca		Mg		Mn	
	Témoin	Ca	Témoin	Ca	Témoin	Ca	Témoin	Ca	Témoin	Ca	Témoin	Ca	Témoin	Ca
1	22.7	21.6	1.4	1.4	1.5	1.3	7.1	7.2	2.8	4.3	0.84	0.86	0.94	0.82
2	25.9	22.5	1.5	1.4	1.6	1.5	7.3	6.0	2.8	3.9	0.92	1.3	0.76	0.77
3	20.7	20.6	1.4	1.4	0.82	0.77	5.7	5.9	7.8	9.5	1.5	1.6	1.0	0.65
4*	19.5	19.9	1.4	1.5	1.2	1.0	7.9	7.1	7.9	7.9	1.6	1.7	2.8	3.0
5*	19.8	21.8	1.3	1.4	1.0	0.94	7.0	7.4	6.8	7.0	1.7	1.6	2.5	2.5
6	19.6	20.6	1.5	1.4	1.0	1.0	9.0	7.1	6.8	6.7	1.4	1.6	3.5	2.7
7*	19.8	21.9	1.4	1.4	1.2	1.2	8.4	9.2	7.5	8.8	1.7	1.8	□	□
8	22.1	23.1	1.5	1.6	1.3	1.7	9.0	8.9	7.4	8.9	1.7	1.9	3.9	2.8
9	28.1	28.2	□	□	1.8	1.8	8.1	8.4	5.6	7.3	1.9	2.2	5.3	6.5
10*	21.0	21.2	□	□	1.3	1.2	7.1	6.7	5.6b	8.6a	2.0	2.4	3.8a	1.8b
Tous*	21.8	22.3	1.4	1.4	1.3	1.2	7.6	7.5	6.3b	7.6a	1.6	1.7	2.8	2.4

□ = données manquantes ; \* => statistiques effectuées car nombre de répétitions ≥ 3.

5

RESULTATS DES EXPERIENCES  
EN LABORATOIRE : ETUDE DES  
MECANISMES

## 5 Résultats des expériences en laboratoire : étude des mécanismes

Ce chapitre présente les résultats des tests en laboratoire. En tout, six expériences ont été effectuées au cours des années 1994 - 1997 (voir aussi § 3.2.3 et le Tableau 3.3). La première est une pré-étude (expérience "0") et ses données ne seront pas présentées ; elle a servi à apprendre à manipuler les divers compartiments. Surtout les résultats des expériences 2, 3 et 4 sont présentés dans ce chapitre. Ceux-ci comportent un grand nombre de paramètres différents mesurés pour chaque essai. Ceci est notamment vrai pour l'expérience n° 4 de l'été 1996 dont les données sont plus complètes. Elles sont donc analysées et interprétées de façon plus approfondie. L'expérience n° 1 est surtout importante pour les données supplémentaires qu'elle apporte, notamment pour les mesures de pH faites au voisinage des racines (voir aussi § 5.8). Et enfin, l'expérience n° 5, concerne uniquement la solution du sol dans la rhizosphère (§ 5.7).

### 5.1 Le sol brut

La figure 5.1 représente les effets des différents traitements sur les caractéristiques du sol brut. Dans l'horizon A, les traitements carbonate et sulfate ont induit une augmentation du taux de Ca échangeable, du rapport Ca/Al, de la CEC, du taux de saturation et de la valeur du pH-KCl par rapport au témoin. L'Al et le H<sup>+</sup> échangeable ont diminué. Le traitement sulfate a provoqué, en plus, une diminution du Mn et du Mg échangeable et du pH-H<sub>2</sub>O par rapport au témoin.

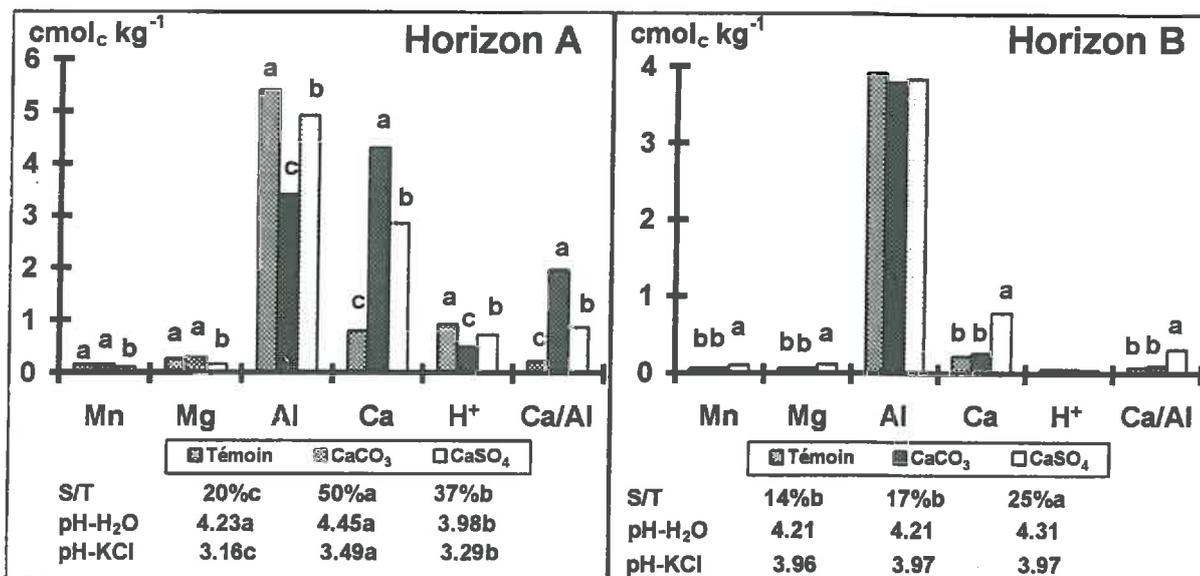


Figure 5.1 Effet du carbonate et du sulfate sur les caractéristiques du sol brut dans les horizons A et B (les lettres indiquent une différence significative au seuil  $p < 0.05$  ; Na et K ne sont pas présentés).

Dans l'horizon B les effets sont plus limités. Le carbonate n'a pas d'effet significatif. Le sulfate a augmenté significativement le Mn, le Mg et le Ca échangeable, le rapport Ca/Al de la CEC, et le taux de saturation.

Les effets opposés sur le Mn et le Mg échangeables dans les horizons A et B après le traitement sulfate, indiquent que celui-ci provoque un déplacement de ces éléments vers la profondeur du profil. Les deux traitements n'ont pas d'effet significatif sur le Na et le K échangeable dans les deux horizons. La différence de réactivité entre ces deux traitements reflète bien la différence de solubilité des deux produits.

Les effets des traitements dans la rhizosphère sont comparables avec les effets dans le sol brut et sont une fonction de ceux-ci, mais l'intensité des processus est souvent moindre (§ 5.6).

*Les deux traitements ont des effets comparables sur le complexe d'échange cationique dans l'horizon A, augmentant la proportion du Ca, le rapport Ca/Al, le taux de saturation et le pH-KCl, et diminuant les ions acides comme l'Al et le H<sup>+</sup>. Dans l'horizon B, seul le traitement sulfate montre des effets significatifs comparables mais d'intensité plus faible. Le sulfate provoque un déplacement significatif du Mn et du Mg de l'horizon A vers l'horizon B.*

## 5.2 La solution du sol brut

Les effets sur la solution du sol brut sont présentés dans le tableau 5.1. Le traitement sulfate induit les modifications des concentrations les plus fortes pour presque tous les paramètres comparé au témoin, à l'exception du pH et de la concentration en nitrate dans l'horizon A, qui sont significativement plus faibles que dans le témoin. Le carbonate a des effets moindres et seulement la concentration en Ca et en NO<sub>3</sub><sup>-</sup>, le rapport Ca/Al et le pH ont augmenté significativement.

**Tableau 5.1** Effets des traitements sur la composition de la solution du sol.

n	pH	mmol <sub>c</sub> l <sup>-1</sup>										Ca/Al mole/mole			
		Mn	Mg		Ca		Al		NO <sub>3</sub> <sup>-</sup>	NH <sub>4</sub> <sup>+</sup>					
Horizon A															
Témoin 18	3.85b	0.07b	<i>0.01</i>	0.19b	<i>0.03</i>	0.31c	<i>0.04</i>	0.29b	<i>0.01</i>	1.76b	<i>0.35</i>	2.68b	<i>0.27</i>	1.55c	<i>0.17</i>
CaCO <sub>3</sub> 17	4.12a	0.11b	<i>0.01</i>	0.32b	<i>0.02</i>	1.51b	<i>0.08</i>	0.20b	<i>0.01</i>	3.18a	<i>0.14</i>	2.75b	<i>0.14</i>	11.4a	<i>0.51</i>
CaSO <sub>4</sub> 16	3.46c	0.34a	<i>0.03</i>	0.69a	<i>0.08</i>	4.73a	<i>0.31</i>	1.07a	<i>0.11</i>	0.48c	<i>0.07</i>	4.06a	<i>0.24</i>	7.38b	<i>0.56</i>
Horizon B															
Témoin 17	3.98b	0.46b	<i>0.02</i>	0.53b	<i>0.03</i>	0.99b	<i>0.07</i>	0.88	<i>0.08</i>	3.83a	<i>0.05</i>	1.51b	<i>0.19</i>	1.80b	<i>0.11</i>
CaCO <sub>3</sub> 13	3.97b	0.46b	<i>0.03</i>	0.57b	<i>0.03</i>	1.25b	<i>0.06</i>	1.20	<i>0.13</i>	3.94a	<i>0.03</i>	1.33b	<i>0.18</i>	1.70b	<i>0.12</i>
CaSO <sub>4</sub> 15	4.06a	0.56a	<i>0.03</i>	0.87a	<i>0.06</i>	1.99a	<i>0.23</i>	1.10	<i>0.10</i>	3.36b	<i>0.23</i>	2.34a	<i>0.25</i>	2.97a	<i>0.41</i>

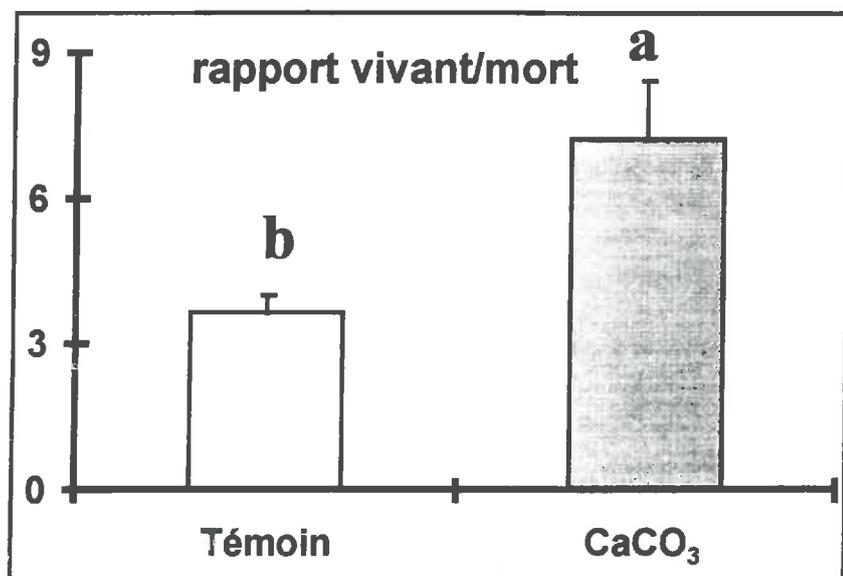
n = nombre de répétitions ; erreur standard en italique ; les lettres indiquent une différence significative au seuil p<0.05.

Dans l'horizon B, comme pour les caractéristiques du sol, seul le sulfate a significativement influencé la qualité de la solution. Les concentrations en Mn, Mg, Ca et  $\text{NH}_4^+$ , ainsi que le rapport Ca/Al et le pH sont significativement plus élevés par rapport au témoin. Par contre, comme pour l'horizon A, la concentration en nitrate est plus faible que dans le témoin. Cette différence entre les traitements amendement et sulfate concernant leur effet sur les concentrations de nitrate et d'ammonium, est un phénomène connu (Belkacem 1993). Cela concorde bien avec la meilleure solubilité du sulfate par rapport à celle du carbonate.

*Les deux traitements ont des effets hautement significatifs sur la qualité de la solution du sol dans l'horizon A. Le sulfate augmente les concentrations dans la solution du sol de la plupart des ions considérés ainsi que le rapport Ca/Al, mais diminue le nitrate et le pH par rapport au témoin. Le carbonate augmente la valeur du pH, les concentrations en Ca et en nitrate, et le rapport Ca/Al par rapport au témoin. Seul le traitement sulfate a un effet significatif dans l'horizon B. Cet effet est comparable à celui dans l'horizon A, mais avec une ampleur plus faible.*

### 5.3 Les racines fines

Les effets des traitements sur les racines fines pour 4 des expériences sont résumés dans le Tableau 5.2. Les différences observées se classent dans l'ordre suivant :  $\text{CaCO}_3 > \text{CaSO}_4$  et Témoin pour les critères de biomasse et de longueur, mais elles ne sont significatives, à  $p < 0.05$ , que dans l'expérience 2 et uniquement pour la longueur. Il en est de même pour l'augmentation de la longueur spécifique par le  $\text{CaCO}_3$  ; le  $\text{CaSO}_4$  montre des effets significativement moindres. Cette stimulation du développement racinaire par le traitement  $\text{CaCO}_3$  par rapport au témoin s'observe dans l'ensemble des expériences (significatif au seuil de  $p < 0.05$  que dans un cas) et confirme les observations faites *in situ* (§ 4.1.3.1). Il semble qu'à plus long terme, le sulfate présente des réductions par rapport au témoin (expérience 3 ; 13 mois).



**Figure 5.2** Rapport racines vivantes / racines mortes des masses de racines fines (< 2 mm) ; expérience de laboratoire (les lettres différentes indiquent des différences au seuil  $p < 0.05$ ).

**Tableau 5.2** Effets des traitements carbonate et sulfate sur la biomasse et longueur des racines fines (en g et cm minirhizotron<sup>-1</sup>, respectivement) pour l'ensemble du profil et la longueur spécifique (m g<sup>-1</sup>) pour chaque horizon séparé.

Traitement	n	somme des horizons A et B				horizon A		horizon B	
		Biomasse		Longueur		SRL		SRL	
<i>ensemble</i>									
Témoin	14	2.00	<i>0.29</i>	2597	<i>321</i>	12.8	1.7	20.0	3.2
CaCO <sub>3</sub>	14	2.35	<i>0.29</i>	3568	<i>425</i>	15.1	1.2	19.4	3.2
CaSO <sub>4</sub>	14	1.97	<i>0.33</i>	2647	<i>324</i>	15.5	2.4	23.0	4.2
<i>expérience 1</i>									
Témoin	4	1.14	<i>0.11</i>	2052	<i>225</i>	12.8	1.6	35.0	4.5
CaCO <sub>3</sub>	4	1.22	<i>0.26</i>	1992	<i>445</i>	13.9	3.0	30.5	9.3
CaSO <sub>4</sub>	4	0.93	<i>0.27</i>	1814	<i>435</i>	14.3	2.3	40.0	10.2
<i>expérience 2</i>									
Témoin	4	2.35	<i>0.17</i>	1915 <b>b</b>	<i>241</i>	<b>8.5ab</b>	<i>0.8</i>	8.4	2.2
CaCO <sub>3</sub>	4	2.83	<i>0.23</i>	3890 <b>a</b>	<i>476</i>	<b>14.1a</b>	<i>3.0</i>	13.8	1.6
CaSO <sub>4</sub>	4	3.12	<i>0.49</i>	2688 <b>ab</b>	<i>402</i>	<b>6.5b</b>	<i>0.3</i>	12.8	2.6
<i>expérience 3</i>									
Témoin	2	2.48	<i>0.18</i>	3698	<i>40</i>	14.9	4.6	16.8	3.4
CaCO <sub>3</sub>	2	3.02	<i>0.41</i>	4268	<i>790</i>	16.2	1.7	12.9	0.2
CaSO <sub>4</sub>	2	1.90	<i>0.05</i>	3284	<i>381</i>	16.0	0.5	19.2	3.4
<i>expérience 4</i>									
Témoin	4	2.25	<i>0.93</i>	3274	<i>917</i>	16.1	5.0	18.3	3.0
CaCO <sub>3</sub>	4	2.67	<i>0.69</i>	4470	<i>996</i>	16.9	1.7	17.1	1.6
CaSO <sub>4</sub>	4	1.88	<i>0.74</i>	3121	<i>920</i>	25.5	4.9	18.0	2.8

SRL = longueur spécifique ; erreur standard en italique ; les lettres différentes indiquent une différence significative au seuil  $p < 0.05$ .

Pour réduire la variance relativement élevée (Tab. 5.2), due aux expériences menées à des périodes différentes (durée de croissance variable), une seconde analyse statistique est menée sur des valeurs pondérées. Les valeurs d'origine sont divisées par la moyenne générale de chacune des expériences. De cette façon on établit (comparativement à la partie 'ensemble' sur 14 minirhizotrons) que l'effet général du CaCO<sub>3</sub> sur la longueur des racines fines par rapport au Témoin a un seuil de signification de  $p < 0.054$ . Les grosses racines n'ont pas été analysées.

Les résultats des déterminations de la masse des racines mortes pour le traitement CaCO<sub>3</sub>, par rapport au témoin, sont représentés sur la Figure 5.2. Le rapport racines vivantes/racines mortes pour les racines fines des minirhizotrons, est significativement plus élevé dans le traitement CaCO<sub>3</sub>.

*Seul le traitement CaCO<sub>3</sub> a stimulé significativement ( $p < 0.054$ ) la longueur des racines fines, réduisant de fait la longueur spécifique de ces racines. Le traitement CaCO<sub>3</sub> a un effet stimulant sur la croissance racinaire semblable à celui survenu sur le terrain dans le site des Ardennes (§ 4.1.3.1).*

#### 5.4 La capacité d'échange cationique des racines

Le Tableau 5.3 regroupe les valeurs de la capacité d'échange cationique des racines. Ces valeurs sont celles des échantillons provenant des 2 séries d'expériences de 1995. Les racines blanches sont plus jeunes que les racines brunes en partie lignifiées. Les valeurs absolues de la  $CEC_{rac}$  sont plus élevées pour les racines blanches par rapport aux racines brunes et également dans l'horizon B par rapport à l'horizon A. Les valeurs absolues du Ca des sites d'échanges de la racine ne sont pas significativement plus élevées dans l'horizon A que dans l'horizon B. Inversement, celles de l'Al et du K sont significativement plus basses dans l'horizon A. L'évaluation relative de l'occupation des sites d'échange de la  $CEC_{rac}$  par les cations montre que l'Al est toujours significativement plus présent dans l'horizon B, comme le Ca l'est dans l'horizon A. Le K, par contre, ne présente plus de différence. La valeur du rapport Ca/Al sur la  $CEC_{rac}$  est plus élevée dans l'horizon A par rapport à l'horizon B, mais ceci n'est pas significatif.

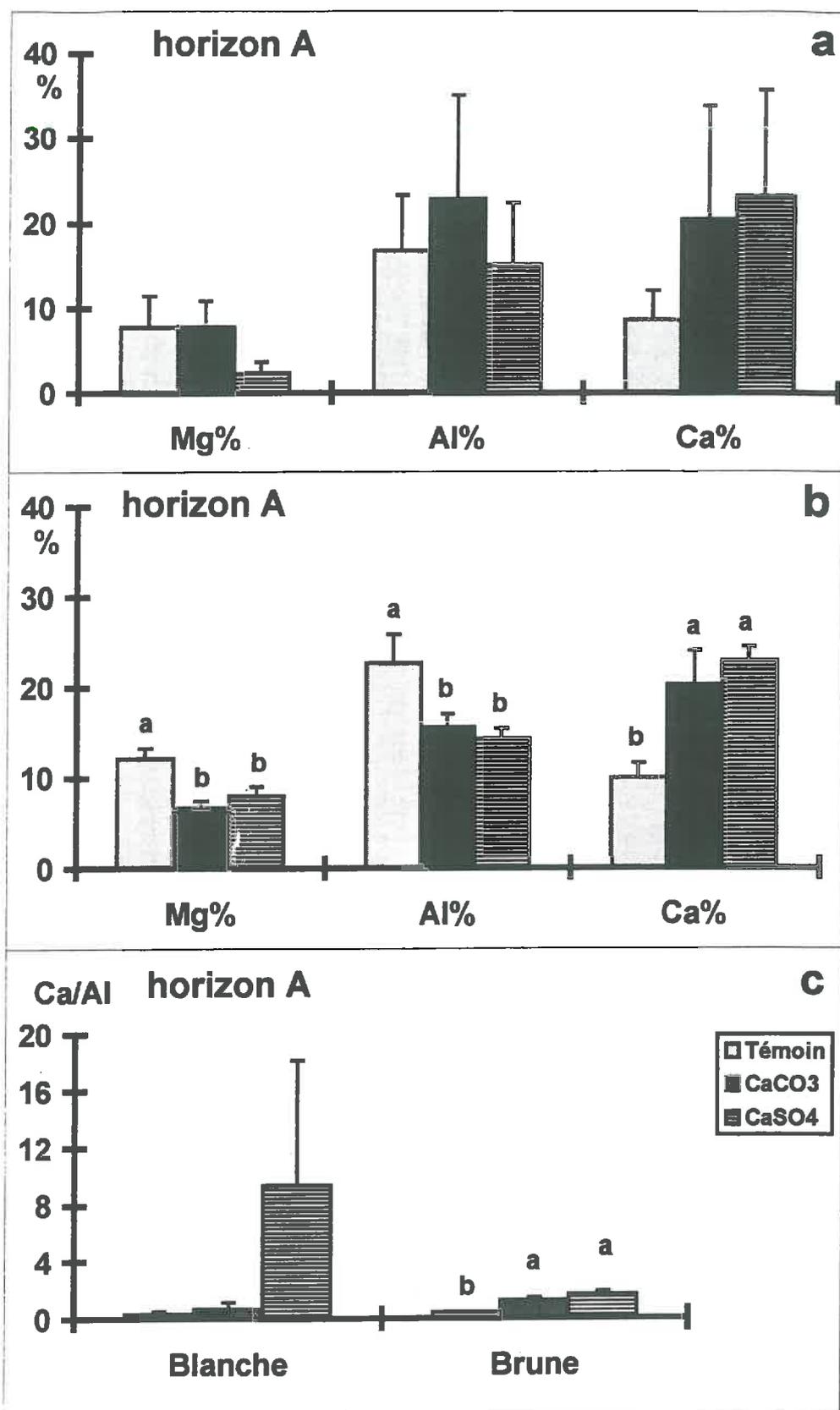
**Tableau 5.3** La répartition sur la CEC-racinaire des racines fines de 4 éléments (en valeurs absolues et en valeurs relatives) en fonction des horizons du sol (A ou B) et le type de racines (jeunes et blanchâtres ou plus anciennes et brunâtres) ; expériences en laboratoire.

		Mg	Al	Ca	K	somme	Mg%	Al%	Ca%	K%	Ca/Al
n		mmol <sub>c</sub> . 100 g <sup>-1</sup>					%				mole/mole
Horizon											
A	24	0.60	1.24b	2.70	5.74b	10.3	7.45	17.9b	17.6a	57.1	3.69
		<i>0.14</i>	<i>0.23</i>	<i>1.38</i>	<i>1.25</i>	<i>2.40</i>	<i>0.97</i>	<i>2.48</i>	<i>3.09</i>	<i>2.89</i>	<i>2.39</i>
B	24	1.03	4.05a	0.81	9.87a	15.8	6.57	31.2a	5.50b	56.7	0.30
		<i>0.17</i>	<i>0.37</i>	<i>0.14</i>	<i>1.83</i>	<i>2.25</i>	<i>0.49</i>	<i>2.24</i>	<i>0.81</i>	<i>2.48</i>	<i>0.05</i>
Type de racine											
blanc	24	1.04a	3.02	2.72	11.6a	18.4a	6.00b	22.3	11.2	60.5a	2.96
		<i>0.21</i>	<i>0.38</i>	<i>1.38</i>	<i>1.93</i>	<i>2.80</i>	<i>0.92</i>	<i>3.11</i>	<i>3.25</i>	<i>3.28</i>	<i>2.42</i>
brun	24	0.58b	2.27	0.78	3.98b	7.61b	8.02a	26.8	11.9	53.3b	0.98
		<i>0.08</i>	<i>0.45</i>	<i>0.13</i>	<i>0.54</i>	<i>1.07</i>	<i>0.50</i>	<i>2.22</i>	<i>1.68</i>	<i>1.46</i>	<i>0.20</i>

erreur standard en italique ; les lettres indiquent une différence significative au seuil  $p < 0.05$ .

La comparaison entre les deux types de racines, indique des différences significatives pour les valeurs absolues en faveur des racines blanches (jeunes) pour le Mg, le K et la somme. L'évaluation relative montre, que le K est plus abondant sur les racines blanches. A l'inverse, le Mg est significativement plus abondant relativement sur les racines brunes (anciennes).

La figure 5.3 présente les effets des traitements pour l'horizon A. Les effets des traitements dans l'horizon B sont faibles et non-significatifs. Comme le montre la figure 5.3 les traitements  $CaCO_3$  et  $CaSO_4$  n'ont pas d'effet significatif sur les caractéristiques des racines jeunes. La variabilité est plus importante pour des racines jeunes (partie a). Les racines brunes montrent une hausse significative après les deux traitements calciques de la proportion relative du Ca sur la  $CEC_{rac}$  et une baisse significative de celle du Mg et de l'Al (partie b). Malgré les valeurs absolues plus élevées, le Ca/Al sur la  $CEC_{rac}$  n'est pas significativement modifié par ces traitements sur les jeunes racines à cause d'une variation élevée (partie c). Par contre, les deux traitements ont augmenté significativement le rapport Ca/Al sur les racines brunes.



**Figure 5.3** (a) Effets des traitements sur la proportion relative de Mg, Al et Ca dans la CEC-racinaire des racines jeunes, blanches, non-subérisées ; (b) idem pour des racines plus âgées, brunâtres, subérisées ; et (c) effets sur le rapport Ca/Al pour les deux types de racines (lettres différentes = sign. au seuil de  $p < 0.05$ ).

La CEC des racines présente des variations en valeurs absolues entre les horizons et aussi en fonction de l'âge de la racine. En valeurs absolues, l'Al est plus élevé dans l'horizon B, et le Ca l'est plus dans l'horizon A. Avec le temps, le K a tendance à diminuer, le Mg et l'Al à augmenter. Les traitements calciques favorisent significativement la proportion relative prise par Ca sur la CEC racinaire, tout en diminuant significativement la proportion du Mg et de l'Al. Ceci se manifeste en particulier pour les racines brunes, plus âgées.

### 5.5 La teneur en éléments minéraux dans les racines fines

Les concentrations en éléments minéraux dans les racines sont présentées dans le Tableau 5.4. Le carbonate a augmenté significativement la teneur en Ca dans l'horizon A. Le sulfate a provoqué une hausse significative en soufre (S) dans les deux horizons. L'augmentation du phosphate (P) par le sulfate dans les deux horizons et la diminution de la teneur en Mn par le carbonate et le sulfate dans les deux horizons, ne sont pas significatifs à  $p < 0.05$ . Les concentrations d'éléments dans les grosses racines montrent uniquement une baisse de la teneur en Al après amendement par rapport au témoin.

**Tableau 5.4** Effets des traitements carbonate et sulfate sur les concentrations moyennes d'éléments minéraux dans les racines fines en  $g\ kg^{-1}$  (expérience en laboratoire avec  $n = 6$  minirhizotrons par traitement).

	N	S	P	K	Ca	Mg	Mn	Al	Ca/Al									
Horizon A																		
Témoin	1.21	0.13	1.68b	0.18	1.32	0.19	7.57	0.55	3.26b	0.32	1.54	0.15	1.30	0.64	4.07	0.47	0.39	0.10
CaCO <sub>3</sub>	1.69	0.25	1.74b	0.25	1.39	0.18	7.23	0.33	4.38a	0.14	1.59	0.04	0.54	0.04	6.50	1.29	0.39	0.14
CaSO <sub>4</sub>		2.67a	0.21	1.72	0.19	7.49	0.38	3.49ab	0.18	1.61	0.11	0.47	0.06	6.36	0.95	0.29	0.10	
Horizon B																		
Témoin	1.44	0.14	1.60b	0.13	0.90	0.10	8.43	1.34	2.65	0.31	1.52	0.09	1.72	0.92	10.6	1.44	0.11	0.02
CaCO <sub>3</sub>	1.57	0.07	1.44b	0.10	0.89	0.06	5.92	1.78	3.12	0.22	1.39	0.05	0.75	0.04	10.8	1.12	0.13	0.03
CaSO <sub>4</sub>	1.62	0.05	2.37a	0.19	1.20	0.20	6.30	1.33	3.09	0.22	1.56	0.11	0.65	0.04	10.2	1.29	0.14	0.04

erreur standard en italique ; les lettres différentes indiquent une différence significative au seuil de  $p < 0.05$

La teneur en éléments minéraux dans les racines est peu affectée par les traitements. Le carbonate augmente significativement la teneur en Ca, le sulfate celle du S. Les tendances vers une baisse du Mn pour les deux traitements et l'augmentation du P par le sulfate, ne sont pas significatives (à  $p < 0.05$ ).

## 5.6 Le sol dans la rhizosphère

Les paramètres du sol rhizosphérique sont comparés avec ceux du sol brut (Tableau 5.5). Dans l'horizon A, la tendance est généralement une concentration des éléments échangeables (Mg, Al, Na, K, H<sup>+</sup>) dans la rhizosphère, à l'exception du Mn, du Ca échangeable et du rapport Ca/Al. La réduction importante du Ca dans le traitement CaCO<sub>3</sub> peut indiquer un prélèvement plus important par rapport aux autres traitements. D'autre part, le fait d'avoir incorporé la moitié de la dose de CaCO<sub>3</sub> dans l'horizon A au début de l'expérience (§ 3.2.3), provoque des concentrations très élevées en Ca (en partie non dissous) dans le sol brut de cet horizon. Dans l'horizon B, les concentrations dans la rhizosphère de Mn, Mg, Na, et K sont significativement plus élevées que celles dans le sol brut pour les trois traitements et idem pour le Ca pour le traitement CaCO<sub>3</sub> uniquement. Les différences entre traitements sont significatives (à p<0.05) pour le Ca (réduction significative dans l'horizon A et concentration dans l'horizon B pour le carbonate) et le rapport Ca/Al (différence significative dans l'horizon A pour les deux traitements calciques).

**Tableau 5.5** Les effets des traitements carbonate et sulfate (expériences en laboratoire) sur le gradient rhizosphérique du sol.

	Mn	Mg	Al	Ca	Na	K	H <sup>+</sup>	Ca/Al								
	cmol <sub>c</sub> kg <sup>-1</sup>							mole/mole								
Horizon A																
Témoin brut	0.16a	0.00	0.26	0.01	5.41b	0.09	0.80	0.03	0.06b	0.01	0.30b	0.01	0.92	0.06	0.23	0.01
Témoin rhizo	0.13b	0.00	0.34	0.05	6.00a	0.19	0.84	0.09	0.30a	0.06	0.40a	0.03	1.03	0.13	0.18	0.02
CaCO <sub>3</sub> brut	0.16	0.02	0.29	0.01	3.40b	0.14	4.31a	0.16	0.08b	0.01	0.28	0.01	0.49b	0.04	1.97a	0.14
CaCO <sub>3</sub> rhizo	0.13	0.01	0.34	0.04	4.91a	0.18	3.02b	0.21	0.27a	0.03	0.33	0.05	0.79a	0.13	0.92b	0.12
CaSO <sub>4</sub> brut	0.11	0.01	0.16b	0.02	4.91b	0.13	2.85	0.13	0.06b	0.01	0.26b	0.01	0.72	0.05	0.87a	0.03
CaSO <sub>4</sub> rhizo	0.12	0.01	0.27a	0.04	5.50a	0.17	2.70	0.16	0.21a	0.04	0.41a	0.04	0.82	0.16	0.69b	0.03
Horizon B																
Témoin brut	0.06b	0.01	0.06b	0.01	3.91	0.07	0.21	0.04	0.07b	0.02	0.17b	0.01	0.05	0.02	0.08	0.01
Témoin rhizo	0.11a	0.01	0.18a	0.04	3.93	0.08	0.34	0.06	0.34a	0.07	0.34a	0.05	0.08	0.03	0.08	0.02
CaCO <sub>3</sub> brut	0.06b	0.01	0.07b	0.01	3.79	0.08	0.25b	0.03	0.09b	0.02	0.17b	0.01	0.05	0.02	0.11	0.01
CaCO <sub>3</sub> rhizo	0.14a	0.01	0.18a	0.04	3.79	0.13	0.43a	0.06	0.28a	0.04	0.30a	0.03	0.08	0.03	0.12	0.02
CaSO <sub>4</sub> brut	0.09b	0.01	0.12b	0.02	3.83	0.12	0.78	0.20	0.07b	0.01	0.19b	0.01	0.04	0.02	0.29	0.06
CaSO <sub>4</sub> rhizo	0.14a	0.01	0.25a	0.05	3.86	0.11	0.82	0.06	0.20a	0.03	0.33a	0.03	0.08	0.03	0.24	0.02

erreur standard en italique ; les lettres différentes indiquent une différence significative au seuil de p<0.05.

*Le sol rhizosphérique du témoin se distingue du sol brut par des concentrations en général plus élevées que dans le sol brut, à l'exception du Mn dans l'horizon A. Le carbonate, et dans une moindre mesure le sulfate, provoque un phénomène d'appauvrissement du Ca dans la rhizosphère et les rapports Ca/Al sont significativement plus bas dans la rhizosphère de l'horizon A. Pour l'horizon B, le gradient rhizosphérique est significatif et positif (concentration vers les racines) pour le Mn, le Mg, le Na et le K pour tous les trois traitements (pas de différence entre les traitements) et pour le Ca dans l'horizon B pour le CaCO<sub>3</sub>.*

## 5.7 La solution du sol dans la rhizosphère

Les figures 5.4 et 5.5 présentent les gradients rhizosphériques et les effets du traitement carbonate sur ces gradients. Pour les calculs, les données de 1996 sont regroupées sous le nom 'expérience 1', et celles de 1997 sous le nom 'expérience 2', car il n'y a pas eu de fluctuations significatives pour chacune des séries individuelles.

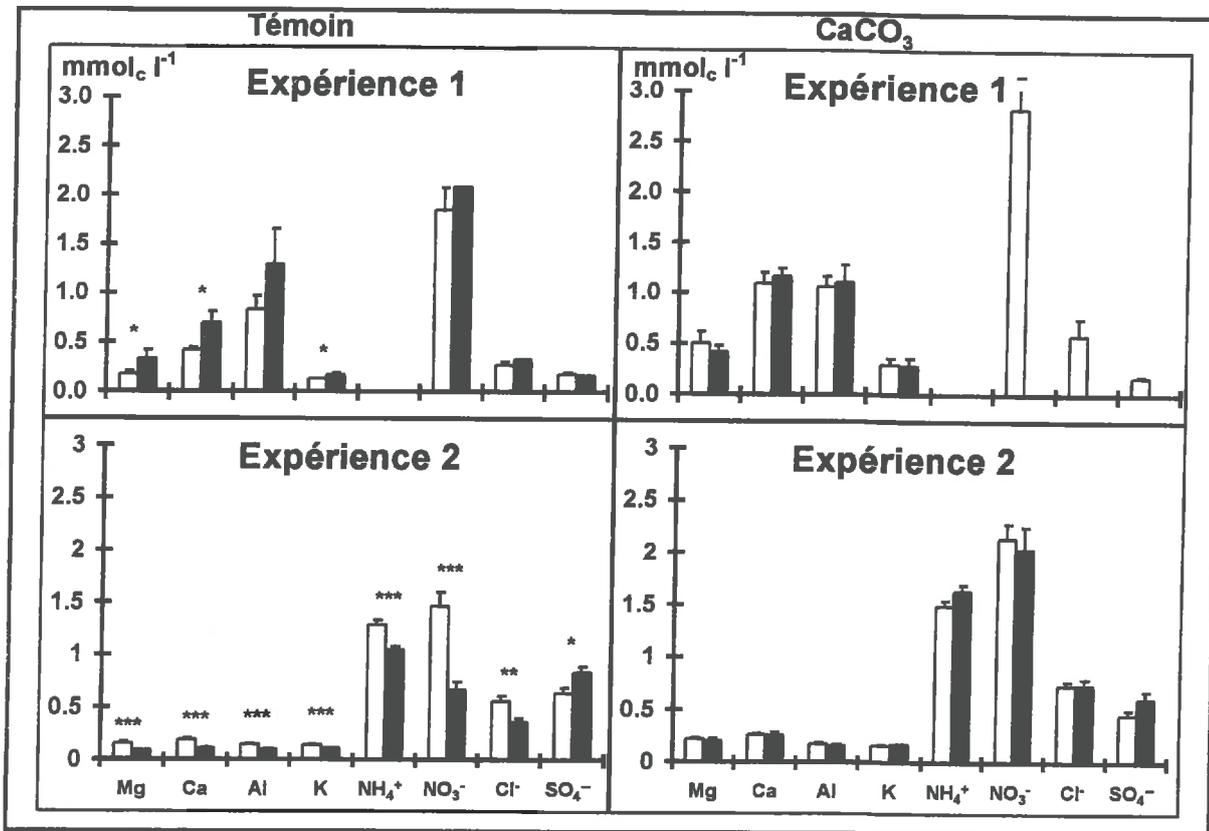


Figure 5.4 Comparaisons des solutions du sol dans le sol brut (en blanc) et rhizosphérique (en noir) pour le traitement carbonate et le témoin (différences significatives \* =  $p < 0.05$ , \*\* =  $p < 0.01$  et \*\*\* =  $p < 0.001$ ).

Comme le montre la figure 5.4, les solutions sont composées en grande partie d'ammonium, de nitrate et dans une moindre mesure d'Al et de Ca. La différence entre le témoin et le carbonate est significative. Dans le témoin, les différences entre la solution de la rhizosphère et la solution du sol brut sont significatives, tandis qu'elles ne le sont plus dans le traitement carbonate. L'expérience 1 s'oppose à l'expérience 2 pour le témoin : les concentrations sont significativement plus élevées dans la solution rhizosphérique pour le Mg, le Ca et le K dans l'expérience 1, et les appauvrissements sont significatifs dans la rhizosphère pour tous les ions sauf pour le sulfate de l'expérience 2. La différence entre ces deux expériences provient du fait que la première fût arrosée avec de l'eau de pluie (apport d'éléments exogènes) et la deuxième avec de l'eau déminéralisée. Cela a provoqué une baisse des concentrations totales, bien que les concentrations de l'eau de pluie utilisée soient plutôt faibles.

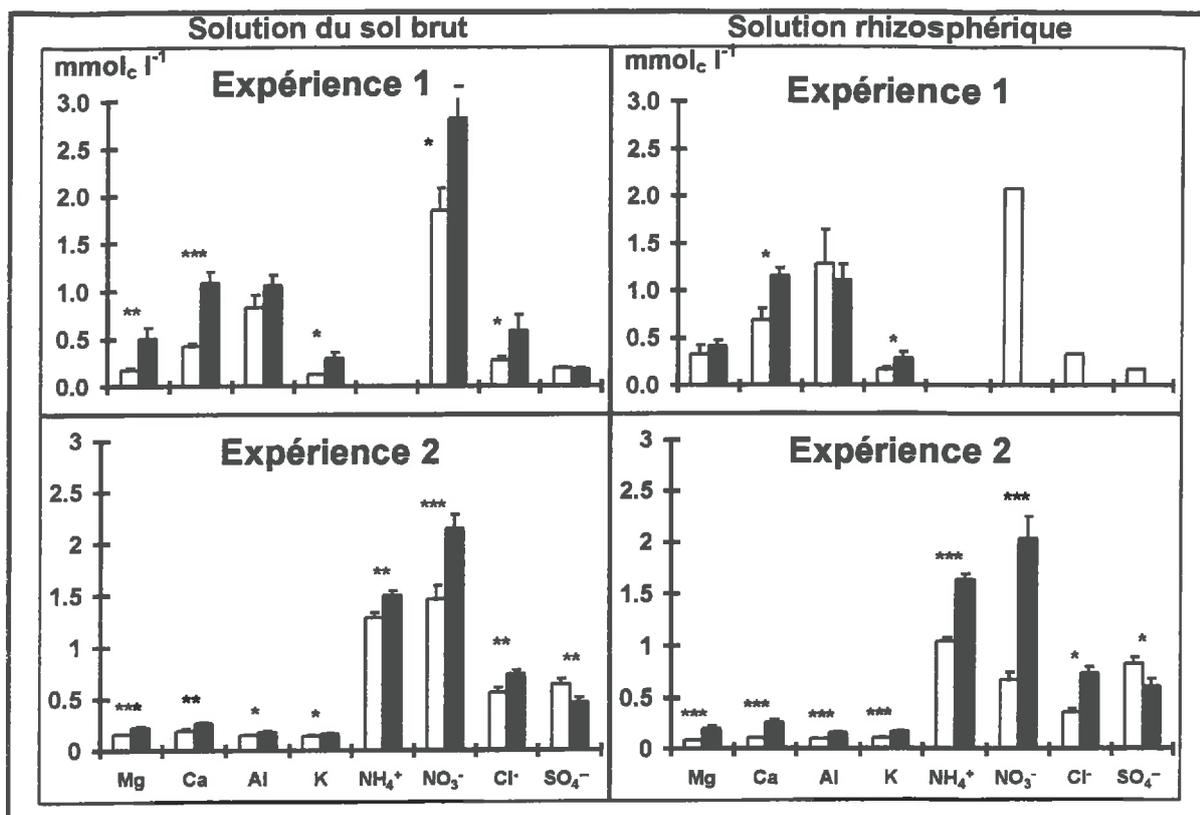


Figure 5.5 Comparaisons de l'amendement (en noir) avec le témoin pour les solutions du sol brut et rhizosphérique (différences significatives \* =  $p < 0.05$ , \*\* =  $p < 0.01$  et \*\*\* =  $p < 0.001$ ).

La figure 5.5 montre que le carbonate a provoqué pour presque tous les ions étudiés une augmentation significative des concentrations de la solution par rapport au témoin, et ceci à la fois dans le sol brut et la rhizosphère. Cela n'est pas le cas pour le sulfate (diminution significative). Le carbonate a stimulé plus le nitrate que l'ammonium en solution, de sorte que le nitrate est en augmentation dans les solutions. Dans l'expérience 2 (dans la rhizosphère) les valeurs des rapports ammonium/nitrate dans le témoin sont même inversées suite à ce traitement carbonate. Compte tenu de la teneur en nitrate plus élevée dans le traitement carbonate et d'une réduction relative plus forte du nitrate par rapport à l'ammonium dans le témoin, la nutrition azotée semble se faire au dépend de la forme de nitrate plutôt que de celle de l'ammonium.

Tableau 5.6 Effet du traitement carbonate sur le rapport Ca/Al dans la solution du sol brut et rhizosphérique.

		brut		rhizosphère	
expérience 1	Témoin	3.74	2.51	0.95	0.09
	Ca	1.58	0.12	1.74	0.33
expérience 2	Témoin	2.03	0.14	1.73 b	0.12
	Ca	2.24	0.09	3.03 a	0.66

erreur standard en italique ; les lettres indiquent une différence significative au seuil de  $p < 0.05$ .

Le tableau 5.6 montre les valeurs absolues des rapports Ca/Al dans les solutions et l'effet de l'amendement carbonate. Le carbonate augmente ce rapport dans la solution rhizosphérique, tandis que les valeurs sont plus variables dans la solution du sol brut. La comparaison des rapports Ca/Al solution de la rhizosphère et solution du sol brut (Figure 5.6), montre que le carbonate a toujours augmenté significativement ce rapport dans la solution rhizosphérique par rapport à la solution du sol brut. Pour le témoin le rapport Ca/Al est toujours plus bas dans la solution rhizosphérique que dans la solution du sol brut.

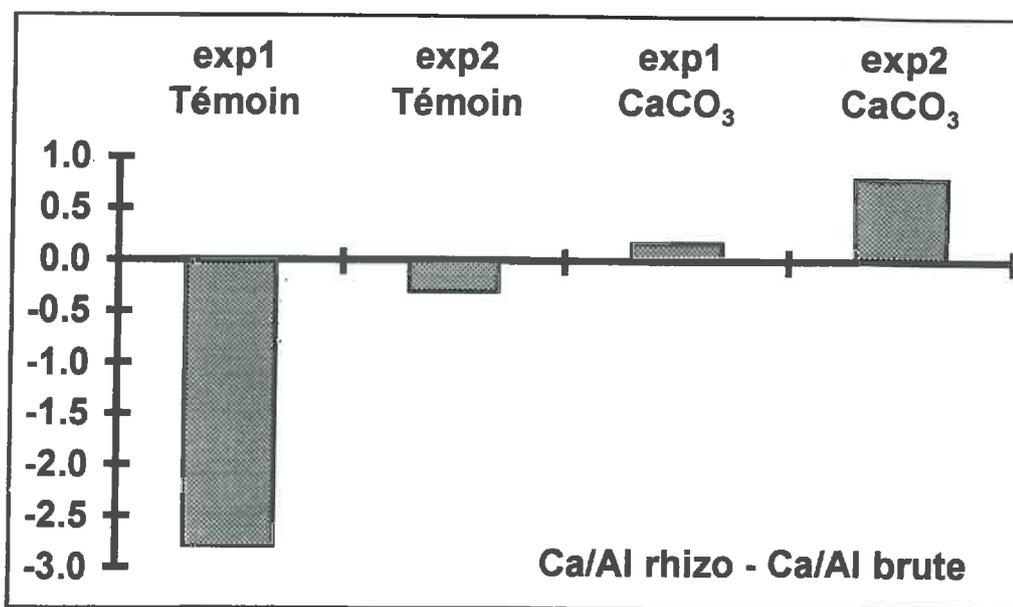


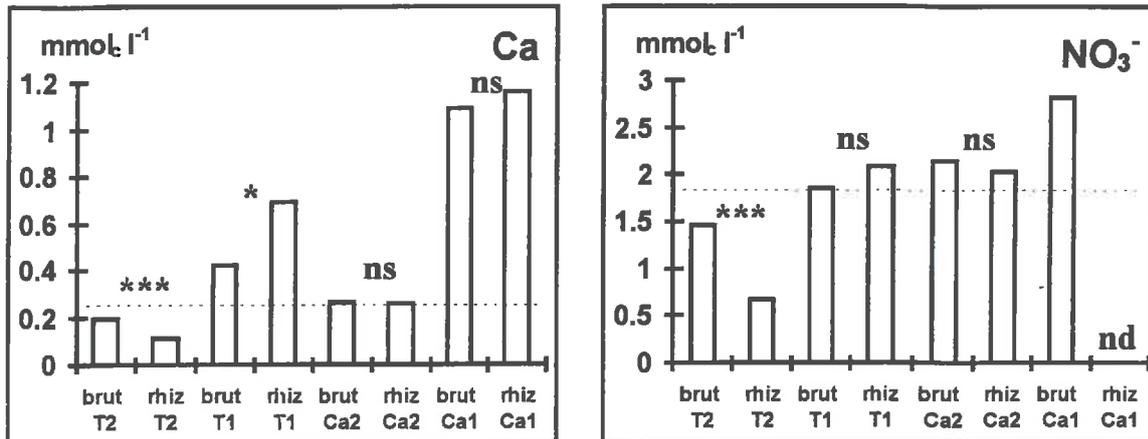
Figure 5.6 Modification de la différence des valeurs du rapport Ca/Al des solutions brutes et rhizosphériques ( $\Rightarrow$  valeur rhizosphère - valeur brute) par l'amendement.

Pour expliquer le fonctionnement rhizosphérique (prélèvement ou excrétion), le seuil de concentrations des éléments dans la solution, au-dessus duquel le prélèvement ne provoque pas un appauvrissement, est estimé. Cela signifie que pour un niveau de concentration donné dans la solution du sol brut, le comportement de la solution rhizosphérique change en fonction de l'activité racinaire :

- i) le prélèvement est égal à ce qui arrive par convection, il n'y a pas de gradient rhizosphérique,
- ii) le prélèvement net est moindre que ce qui arrive. On parle de concentration. Elle est renforcée éventuellement par des processus d'excrétion,
- iii) le prélèvement est supérieur à ce qui arrive, il y a un épuisement.

Le traitement carbonate affecte les concentrations de la solution (souvent en hausse), et par ce fait aussi la compétition entre les ions. La figure 5.7 montre ce changement de compétition pour le CaCO<sub>3</sub> par rapport au témoin. Les niveaux de concentrations d'environ 0.2 mmol<sub>e</sub> l<sup>-1</sup> de Ca et de 1.5 mmol<sub>e</sub> l<sup>-1</sup> de NO<sub>3</sub><sup>-</sup> ne sont pas suffisants pour le prélèvement optimal. Il en résulte un état d'appauvrissement autour de la racine. Par contre, des concentrations d'environ 0.25 et 1.8 mmol<sub>e</sub> l<sup>-1</sup> pour le Ca et le NO<sub>3</sub><sup>-</sup>, respectivement, sont suffisantes. On peut en conclure que le seuil des valeurs des éléments nutritifs en solution a un lien direct avec le taux

de prélèvement. Le traitement carbonate, augmentant la plupart des concentrations dans la solution, assure ainsi un meilleur niveau de prélèvement.



**Figure 5.7** Seuils approximatifs des concentrations en solution au-dessus desquels il n'y a pas d'appauvrissement (exemple Ca, NO<sub>3</sub><sup>-</sup>) ; présentées sont les valeurs des différentes expériences pour le témoin (T) et l'amendement CaCO<sub>3</sub> (Ca) pour la solution du sol brut et rhizosphérique (nd = non déterminé); les symboles indiquent la signification des effets par expérience.

*L'analyse de la solution rhizosphérique comparée à celle du sol brut pour les traitements témoin et carbonate, a révélé que pour la plupart des ions, un processus d'appauvrissement (Mg, Ca, Al, K, NO<sub>3</sub><sup>-</sup>, NH<sub>4</sub><sup>+</sup>, Cl) dans la zone rhizosphérique pour le témoin est observé. Pour le traitement carbonate, ce gradient rhizosphérique a disparu. L'absence de ce gradient d'appauvrissement est liée à des niveaux de concentration dans la solution qui sont plus élevés en moyenne pour le traitement carbonate que pour le témoin.*

## 5.8 Le pH dans la rhizosphère

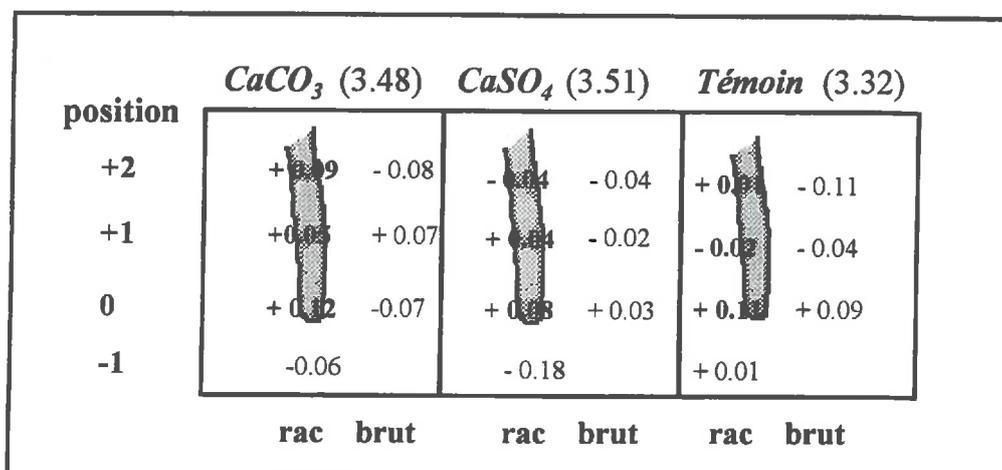
Les données du pH du sol brut et du sol rhizosphérique sont présentées dans le tableau 5.7 et la figure 5.8. Ce pH est mesuré sur des points déterminés systématiquement par rapport à l'apex et l'axe racinaire. Présentées sont seulement les positions 0, 1 et 2 (à cause d'un nombre limité de répétitions pour les positions 3, 4 et 5). Le tableau 5.7 montre, malgré la forte variabilité entre les séries d'analyses, que le pH près de l'apex est en général plus élevé que celui du sol à 1 cm de la racine. Pour mieux expliciter ce phénomène, la figure 5.8 présente pour les 3 traitements les différences de pH relatives au pH moyen de la matrice du sol. Cela pondère la variabilité du pH du sol brut et permet de comparer l'ensemble des données. L'augmentation du pH près de la racine est la plus forte et la plus régulière pour le traitement CaCO<sub>3</sub>. Le traitement CaSO<sub>4</sub> et le témoin ne sont pas significativement différents. La distance sur l'axe racinaire sur laquelle cette augmentation de pH se différencie (zone d'alcalinisation), est aussi significativement plus longue dans ce traitement CaCO<sub>3</sub>.

*Le pH rhizosphérique est plus élevé près de l'apex de la racine dans les 3 traitements. Le carbonate a l'effet le plus fort sur cette augmentation du pH rhizosphérique et étend la plage de la zone alcalinisée. Le sulfate n'a pas d'effet significatif sur ce pH rhizosphérique par rapport au témoin.*

**Tableau 5.7** Effets des traitements carbonate, sulfate et témoin sur la valeur moyenne du pH dans l'horizon B en fonction des positions relatives de l'électrode par rapport à la racine pour les trois séries de mesures (voir Fig. 3.4 et 5.8 pour les positions).

position	n	Témoin	n	CaCO <sub>3</sub>	n	CaSO <sub>4</sub>
<b>série 1 (novembre 1994)</b>						
-1	1	3.33	3	3.42 (0.09)	1	3.33
0 (= apex)	2	3.43 (0.22)	3	3.60 (0.03)	6	3.59 (0.09)
0 <sub>brut</sub>	2	3.41 (0.12)	6	3.41 (0.04)	14	3.55 (0.07)
+1 <sub>rac</sub>	2	3.31 (0.08)	3	3.53 (0.07)	6	3.56 (0.10)
+1 <sub>brut</sub>	4	3.28 (0.03)	6	3.55 (0.04)	10	3.49 (0.09)
+2 <sub>rac</sub>	2	3.33 (0.05)	3	3.57 (0.04)	6	3.47 (0.09)
+2 <sub>brut</sub>	2	3.21 (0.01)	6	3.40 (0.05)	11	3.47 (0.07)
<b>série 2 (Avril 1996)</b>						
-1	1	3.39	3	3.22 (0.04)	5	3.17 (0.05)
0 (= apex)	3	3.70 (0.11)	5	3.49 (0.07)	6	3.39 (0.09)
0 <sub>brut</sub>	5	3.60 (0.07)	6	3.36 (0.05)	12	3.26 (0.04)
+1 <sub>rac</sub>	3	3.46 (0.11)	5	3.41 (0.08)	6	3.24 (0.07)
+1 <sub>brut</sub>	4	3.40 (0.07)	8	3.45 (0.08)	12	3.36 (0.08)
+2 <sub>rac</sub>	1	3.28	5	3.58 (0.10)	6	3.28 (0.04)
+2 <sub>brut</sub>	1	3.28	8	3.38 (0.04)	10	3.34 (0.06)
<b>série 3 (juin 1996)</b>						
-1	*	*	*	*	*	*
0 (= apex)	8	3.66 (0.06)	6	3.57 (0.06)	5	3.58 (0.05)
0 <sub>brut</sub>	21	3.47 (0.03)	11	3.54 (0.04)	14	3.49 (0.03)
+1 <sub>rac</sub>	8	3.41 (0.06)	6	3.47 (0.07)	5	3.50 (0.05)
+1 <sub>brut</sub>	12	3.33 (0.04)	11	3.51 (0.04)	10	3.53 (0.05)
+2 <sub>rac</sub>	8	3.48 (0.06)	6	3.56 (0.05)	4	3.41 (0.09)
+2 <sub>brut</sub>	11	3.38 (0.04)	12	3.49 (0.04)	8	3.50 (0.04)

n = nombre de répétitions ; erreur standard entre parenthèses



**Figure 5.8** Changement de pH dans la rhizosphère pour le témoin, le carbonate et le sulfate (les valeurs exprimées par rapport à la moyenne de la matrice ; indiquée entre parenthèses).

## 5.9 La croissance et la nutrition des plants

Les effets des traitements sur la croissance des semis sont résumés dans le Tableau 5.8. Dans le traitement  $\text{CaCO}_3$ , la croissance (hauteur, circonférence, biomasse) a augmenté significativement, dans la plupart des expériences. Le traitement  $\text{CaSO}_4$  ne se différencie pas significativement du traitement témoin pour le très court terme, mais l'expérience la plus longue (13 mois) présente une tendance vers une régression de la croissance comme pour l'effet sur les racines fines (§ 5.3). En outre, la survie des arbres dans cette expérience 4 est un peu plus faible pour le  $\text{CaSO}_4$ , confirmant que les conditions de croissance ne sont pas favorables suite à ce traitement.

**Tableau 5.8** Effets des traitements carbonate et sulfate sur la croissance des semis ; n = nombre de semis, H = hauteur des semis, D = diamètre de la tige, Nf = nombre des feuilles, Wf = poids sec des feuilles, Wtb = poids sec de la tige et des rameaux, et Wtot = poids sec total aérien.

Traitement	n	H cm		D mm		Nf	Wf g semis <sup>-1</sup>		Wtb g semis <sup>-1</sup>		Wtot g semis <sup>-1</sup>		
<i>Ensemble des données</i>													
Témoin	41	13.9b	1.3	3.9b	0.2	15b	1.0	0.83b	0.11	0.51b	0.08	1.37b	0.2
$\text{CaCO}_3$	40	17.5a	0.8	5.5a	0.5	22a	1.9	1.4a	0.19	0.80a	0.12	2.20a	0.3
$\text{CaSO}_4$	38	13.5b	1.0	4.1b	0.3	15b	1.3	0.82b	0.09	0.50b	0.06	1.30b	0.2
<i>expérience 1</i>													
Témoin	12	11.8	0.9	3.8b	0.2	13b	1.2	0.42b	0.04	0.28b	0.03	0.70b	0.1
$\text{CaCO}_3$	12	11.5	1.4	6.1a	1.4	17a	1.8	0.61a	0.08	0.34a	0.04	0.95a	0.1
$\text{CaSO}_4$	12	12.0	1.0	3.8b	0.3	14b	2.1	0.48b	0.09	0.28b	0.05	0.76b	0.1
<i>expérience 2</i>													
Témoin	12	12.7b	1.3	3.1b	0.2	15b	1.5	0.64b	0.07	0.24b	0.03	0.91b	0.1
$\text{CaCO}_3$	12	16.5a	1.6	3.8a	0.4	27a	3.3	1.16a	0.21	0.47a	0.06	1.63a	0.3
$\text{CaSO}_4$	12	11.8b	1.9	3.2b	0.4	16b	2.3	0.70b	0.11	0.33b	0.05	0.98b	0.2
<i>expérience 3</i>													
Témoin	6	17.9	4.0	5.5	0.3	19	3.1	1.55	0.31	1.10	0.27	2.65	0.6
$\text{CaCO}_3$	6	19.2	3.3	6.2	1.1	28	9.4	1.68	0.58	1.17	0.50	2.85	1.1
$\text{CaSO}_4$	6	13.2	0.8	6.3	0.3	19	5.5	1.11	0.33	0.76	0.20	1.87	0.5
<i>expérience 4</i>													
Témoin	11	15.1b	2.2	4.2b	0.6	13b	2.3	1.06b	0.24	0.72b	0.22	1.78b	0.5
$\text{CaCO}_3$	10	25.0a	2.6	6.3a	0.5	21a	1.9	2.48a	0.46	1.53a	0.25	4.00a	0.7
$\text{CaSO}_4$	8	18.5ab	1.3	4.4b	0.3	12b	1.1	1.29b	0.21	0.88ab	0.14	2.16b	0.3

erreur standard en italique ; les lettres indiquent une différence significative au seuil de  $p < 0.05$ .

La figure 5.9 présente les rapports 'parties aériennes/racines' pour les 3 traitements ; à gauche la moyenne générale des 4 expériences. Les valeurs de la croissance ne sont pas du même ordre de grandeur du fait d'une durée inégale des expérimentations, provoquant une forte variabilité de la moyenne. La moyenne générale du rapport 'parties aériennes/racines' est plus élevée pour le  $\text{CaCO}_3$  mais non significative globalement. Les résultats sont significativement différents ( $p < 0.05$ ) par rapport au témoin dans l'expérience 4.

C'est la raison pour laquelle les valeurs sont pondérées par la moyenne de chaque expérience, réduisant la variance sur la moyenne générale. Le rapport est alors significativement plus élevé dans le traitement  $\text{CaCO}_3$  que dans le témoin ( $p < 0.054$ ).

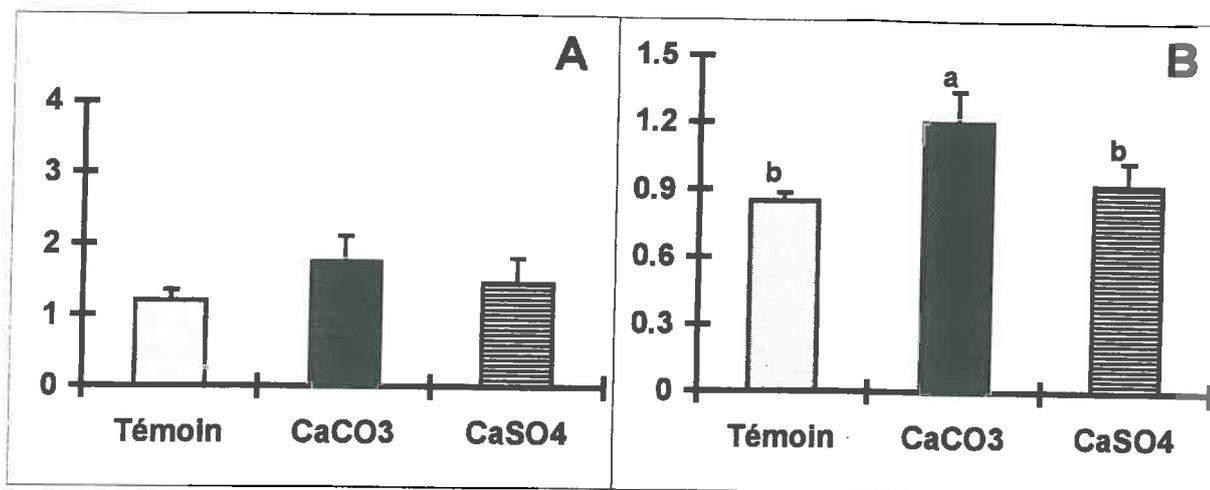


Figure 5.9 Rapport biomasse aérienne moyenne / biomasse racinaire moyenne : A) valeurs non standardisées et B) valeurs pondérées sur la moyenne de chaque expérience ( $a > b$  au seuil de  $p < 0.054$ ).

L'analyse foliaire (Tableau 5.9) montre la stimulation significative de la nutrition en Ca et non significative du rapport Ca/Al par le traitement carbonate. Par contre, le sulfate diminue significativement la teneur en Mg et augmente significativement la teneur en N par rapport au traitement carbonate. Par contre, ces effets ne sont pas significatifs par rapport au témoin.

Tableau 5.9 Effets des traitements carbonate et sulfate sur la composition foliaire pour les expériences de laboratoire.

n	N	S	P	K	Ca	Mg	Mn	Al	Ca/Al										
$\text{g kg}^{-1}$																			
Témoin	17	25.7 <sup>ab</sup>	0.10	1.89	0.12	1.15	0.19	9.03	1.15	4.50 <sup>b</sup>	0.34	1.45 <sup>a</sup>	0.08	3.40	0.43	0.13	0.02	18.6	3.4
$\text{CaCO}_3$	16	25.2 <sup>b</sup>	0.08	1.80	0.06	1.38	0.09	7.88	0.26	6.13 <sup>a</sup>	0.53	1.43 <sup>a</sup>	0.07	3.26	0.28	0.10	0.01	29.2	4.3
$\text{CaSO}_4$	13	28.7 <sup>a</sup>	0.12	1.90	0.11	1.05	0.14	6.34	0.37	4.79 <sup>b</sup>	0.33	1.03 <sup>b</sup>	0.10	3.41	0.45	0.15	0.02	17.9	3.6

erreur standard en italique ; les lettres différentes indiquent une différence significative au seuil de  $p < 0.05$ .

Le tableau 5.10 présente, pour l'expérience de 1996, les teneurs en éléments majeurs dans les différents compartiments des plants. Ce tableau montre les effets déjà constatés pour les feuilles (Tab. 5.9 : plusieurs expériences regroupées), mais aussi la baisse significative de l'Al dans le traitement  $\text{CaCO}_3$ . Le carbonate a significativement réduit la teneur en Mn et en Mg, et significativement augmenté la teneur en Ca dans les tiges. Le sulfate a lui significativement augmenté le S et réduit le Mg. Dans les racines fines le carbonate a significativement augmenté la teneur en Ca dans les deux horizons, et le sulfate y a augmenté le S ainsi que le Mn dans l'horizon A mais a réduit sa valeur dans l'horizon B. Pour les grosses racines, les deux traitements ont significativement réduit la teneur en Al, surtout dans l'horizon B, et le sulfate a augmenté significativement le S.

**Tableau 5.10** Concentrations moyennes en éléments minéraux en g kg<sup>-1</sup> dans des différentes parties des semis de chêne après 5 mois de croissance (expérience de laboratoire de l'été 1996), pour n = nombre de semis ou nombre de minirhizotrons (en cas de racines).

traitement	n	compartiment	élément							
			N	S	P	K	Ca	Mg	Mn	Al
Témoin	11	feuilles	25.7ab	1.92	1.22	10.11	5.20b	1.48a	4.22	0.17a
CaCO <sub>3</sub>	10		25.2b	1.71	1.27	7.87	6.97a	1.26a	3.97	0.13b
CaSO <sub>4</sub>	8		28.7a	2.03	0.80	6.01	5.33b	0.87b	4.43	0.20a
Témoin	11	tiges et	12.7	0.80ab	0.85	5.74	5.19b	1.30a	2.01a	0.09
CaCO <sub>3</sub>	10	branches	10.2	0.63b	0.75	4.53	8.08a	1.02b	1.16b	0.03
CaSO <sub>4</sub>	8		13.0	0.99a	0.60	4.57	6.61ab	1.06b	2.42a	0.07
Témoin	4	racines	12.1	1.79B	1.32	7.25	3.07bB	1.39	0.64aA	4.31
CaCO <sub>3</sub>	4	< 2 mm	16.9	1.88B	1.48	7.42	4.35aA	1.59	0.52abAB	7.62
CaSO <sub>4</sub>	4	A horizon	*	2.78A	1.50	7.13	3.25bAB	1.61	0.43bB	6.45
Témoin	4	racines	14.4	1.65bB	0.84	7.41	2.30B	1.47	0.83A	8.77
CaCO <sub>3</sub>	4	< 2 mm	15.7	1.46bB	0.86	4.34	2.96A	1.36	0.77AB	10.67
CaSO <sub>4</sub>	4	B horizon	16.2	2.56aA	1.21	4.97	3.03AB	1.58	0.66B	10.08
Témoin	4	racines	14.8b	0.99	0.60	5.73	2.66	0.99	1.03	1.81A
CaCO <sub>3</sub>	3	2-5 mm	14.2b	0.94	0.71	5.69	3.33	1.10	0.84	1.28AB
CaSO <sub>4</sub>	4	A horizon	19.2a	1.76	0.63	5.03	2.55	1.04	0.82	1.05B
Témoin	4	racines	13.1	0.90b	0.46	7.64	1.57	0.89	1.15	2.13aA
CaCO <sub>3</sub>	4	2-5 mm	14.5	0.68b	0.60	8.36	2.72	1.01	0.89	1.36bAB
CaSO <sub>4</sub>	4	B horizon	14.8	1.47a	0.47	7.12	2.22	1.03	0.89	1.05bB
Témoin	2	racines	12.9b	0.83B	0.66	4.40	3.34	0.79	0.81	0.46
CaCO <sub>3</sub>	4	5-10 mm	12.4b	0.72B	0.81	4.85	3.86	0.81	0.58	0.80
CaSO <sub>4</sub>	3	A horizon	15.2a	1.44A	0.79	4.01	3.43	0.97	0.94	1.04
Témoin	1	racines	12.2b	0.73B	0.65	6.75	2.33	0.95	1.31	0.65
CaCO <sub>3</sub>	1	5-10 mm	*	0.77B	0.77	8.66	1.46	0.71	0.93	0.65
CaSO <sub>4</sub>	1	B horizon	16.2a	1.55A	0.68	8.42	3.87	1.00	0.89	0.96

les petites lettres indiquent une différence significative au seuil p<0.05 entre traitements dans un compartiment donné et les grandes lettres (A et B) indiquent une différence significative au seuil p<0.05 pour les effets traitements pour l'horizon A et B regroupés (n = 8).

Ces chiffres ont permis de calculer la quantité totale d'éléments minéraux immobilisés dans les semis au bout de 5 mois de croissance. Pour corriger l'effet du nombre inégal des plants, la quantité immobilisée est pondérée par le nombre d'arbres, avant d'appliquer les tests statistiques. Les résultats sont présentés dans le tableau 5.11. L'azote n'y est pas présenté, car il n'est pas analysé dans tous les compartiments. Ainsi, le carbonate a augmenté significativement les quantités de S, P, Mg, Ca et K prélevées, par rapport au témoin. Le sulfate a eu un effet significatif et positif uniquement sur la quantité de S prélevée par les semis.

**Tableau 5.11** Quantité totale d'éléments immobilisés par semis en mg, après 5 mois (expérience de laboratoire ; valeurs pondérées sur le nombre des semis par minirhizotron).

traitement	S		P		K		Ca		Mg		Mn		Al	
Témoin	<b>5.0b</b>	<i>0.95</i>	<b>3.1b</b>	<i>0.82</i>	<b>27b</b>	<i>6.1</i>	<b>16b</b>	<i>4.1</i>	<b>5.0b</b>	<i>1.1</i>	<b>8.7</b>	<i>2.5</i>	<b>8.9</b>	<i>2.8</i>
CaCO <sub>3</sub>	<b>9.3a</b>	<i>0.63</i>	<b>8.2a</b>	<i>0.67</i>	<b>52a</b>	<i>6.0</i>	<b>42a</b>	<i>5.4</i>	<b>9.6a</b>	<i>0.81</i>	<b>15.2</b>	<i>3.0</i>	<b>14.2</b>	<i>1.8</i>
CaSO <sub>4</sub>	<b>10.1a</b>	<i>1.3</i>	<b>4.4b</b>	<i>0.87</i>	<b>31b</b>	<i>5.3</i>	<b>23b</b>	<i>4.4</i>	<b>6.4ab</b>	<i>1.2</i>	<b>10.3</b>	<i>2.2</i>	<b>11.4</b>	<i>2.8</i>

erreur standard en italique ; les lettres différentes indiquent une différence significative au seuil de  $p < 0.05$ .

Des indicateurs, tels que les rapports Ca/Al et Mg/Al, servent pour l'évaluation des conditions nutritives (Tableau 5.12). Le traitement carbonate augmente significativement la valeur du rapport Ca/Al comparé au témoin pour les parties aériennes, les feuilles et les tiges, tandis que celle du rapport Mg/Al dans les feuilles est significativement plus faible après le CaSO<sub>4</sub> comparée au témoin et CaCO<sub>3</sub>. Les traitements ne modifient pas significativement ces rapports pour les racines de l'horizon A. Par contre dans l'horizon B on observe des valeurs Ca/Al et Mg/Al significativement plus faibles pour le témoin par rapport à celles des deux traitements calciques. Cela pourrait indiquer que le prélèvement est moins favorable, et donc moins efficace, dans le témoin.

**Tableau 5.12** Effet du traitement sur la valeur des rapports molaires Ca/Al et Mg/Al dans les tissus des compartiments des semis après 5 mois d'expérimentation de laboratoire (expérience 4).

traitement	n	feuilles	tige et branches	Racines horizon A			Racines horizon B		
				< 2mm	2-5 mm	5-10 mm	< 2mm	2-5 mm	5-10 mm
		Ca/Al							
Témoin	11	<b>22.7 b</b>	<b>153 b</b>	<b>0.54</b>	<b>1.67</b>	<b>8.73</b>	<b>0.18</b>	<b>0.51b</b>	<b>2.40</b>
CaCO <sub>3</sub>	10	<b>39.9 a</b>	<b>441 a</b>	<b>0.45</b>	<b>1.82</b>	<b>3.78</b>	<b>0.20</b>	<b>1.40a</b>	<b>1.52</b>
CaSO <sub>4</sub>	8	<b>18.5 b</b>	<b>99 b</b>	<b>0.36</b>	<b>1.79</b>	<b>2.72</b>	<b>0.21</b>	<b>1.41a</b>	<b>2.73</b>
		Mg/Al							
Témoin	11	<b>10.2 a</b>	<b>57.5</b>	<b>0.39</b>	<b>0.96</b>	<b>3.06</b>	<b>0.20</b>	<b>0.47c</b>	<b>1.62</b>
CaCO <sub>3</sub>	10	<b>12.3 a</b>	<b>93.0</b>	<b>0.29</b>	<b>1.10</b>	<b>1.49</b>	<b>0.15</b>	<b>0.84b</b>	<b>1.20</b>
CaSO <sub>4</sub>	8	<b>4.98 b</b>	<b>26.6</b>	<b>0.29</b>	<b>1.23</b>	<b>1.14</b>	<b>0.18</b>	<b>1.08a</b>	<b>1.16</b>

les lettres différentes indiquent une différence significative au seuil de  $p < 0.05$ .

Le tableau 5.13 présente l'allocation des éléments par compartiment. Le carbonate a augmenté significativement l'allocation de S, P, et K vers les feuilles, par rapport au témoin, et de Mn et Mg par rapport au sulfate. L'allocation dans les tiges et les racines n'est pas modifiée significativement par les traitements. L'augmentation du pourcentage de Ca dans la partie aérienne par rapport au témoin, n'est pas significative.

**Tableau 5.13** Pourcentage moyen de la répartition des éléments minéraux entre les compartiments dans la biomasse des semis (expérience de laboratoire de l'été 1996 avec le nombre de répétitions de 4 minirhizotrons).

traitement	élément	S	P	K	Ca	Mg	Mn	Al
<i>feuilles</i>								
Témoin		34b	29b	31b	36	27ab	57ab	2
CaCO <sub>3</sub>		47a	44a	40a	39	37a	68a	2
CaSO <sub>4</sub>		25b	21b	24c	29	18b	52b	3
<i>tige et branches</i>								
Témoin		9	11	11	23	15	16ab	0.4
CaCO <sub>3</sub>		9	13	13	25	14	11b	0.3
CaSO <sub>4</sub>		8	12	13	24	14	19a	0.5
<i>racines &lt; 2 mm</i>								
Témoin		26	27	21	13	23	7	66
CaCO <sub>3</sub>		19	15	11	9	17	5	74
CaSO <sub>4</sub>		20	21	13	11	2	5	66
<i>racines 2-5 mm</i>								
Témoin		25	24	30	22	28	16	29
CaCO <sub>3</sub>		11	10	18	11	16	8	14
CaSO <sub>4</sub>		30	26	34	20	31	14	21
<i>racines 5-10 mm</i>								
Témoin		7	9	6	7	7	4	3
CaCO <sub>3</sub>		14	19	18	17	16	8	10
CaSO <sub>4</sub>		17	19	17	17	17	10	11

les lettres différentes indiquent une différence significative au seuil de  $p < 0.05$ .

*L'évaluation de la croissance et de la nutrition montre que seul le traitement CaCO<sub>3</sub> améliore d'une façon significative la croissance aérienne des semis. Le CaSO<sub>4</sub> ne se différencie pas du témoin, mais il présente une tendance négative sur la croissance à plus long terme. Le rapport 'parties aériennes/racines' augmente après l'apport de carbonate par rapport au témoin.*

*La nutrition en Ca et le rapport Ca/Al dans les feuilles augmentent significativement dans le traitement carbonate, l'N dans le traitement sulfate. La nutrition en Mg est réduite par le sulfate. La quantité totale immobilisée par plante est significativement augmenté par le carbonate pour S, P, Mg, Ca et K et pour le sulfate pour S, par rapport au témoin. L'allocation vers les feuilles augmente significativement pour le S, P et K, dans le traitement carbonate par rapport au témoin, et le Mn et Mg par rapport au traitement sulfate.*

6

DISCUSSION

## 6 Discussion

Dans ce chapitre nous discutons les résultats obtenus et décrits dans les chapitres précédents. La structure des paragraphes est maintenue pour simplifier la lecture. Ainsi sont discutés en :

- § 6.1 le sol ;
- § 6.2 la solution du sol ;
- § 6.3 les racines ;
- § 6.4 les mycorhizes ;
- § 6.5 la croissance et nutrition des arbres.

### 6.1 Le sol

#### 6.1.1 Le sol brut

Les concentrations en éléments échangeables sont stables à court terme (à la variation saisonnière près) dans les sites 1 et 2 de la Croix-Scaille. Elles sont comparables à celles décrites pour un site voisin (Belkacem et Nys 1997). Les effets de l'amendement carbonate sur le sol brut sont similaires pour l'ensemble des sites et peuvent se résumer en une augmentation de la concentration du Ca échangeable, de la CEC, du taux de saturation et du pH, tandis que l'Al échangeable diminue. Seul la présence d'un niveau calcaire en profondeur sur le site de Fontainebleau (3) et un enrichissement profond en calcium au Gaie Mariée (5) troublent cette loi générale.

Les effets du carbonate dans les expériences de laboratoire, avec le même sol provenant de la Croix-Scaille, sont similaires à ceux observés *in situ*. Les effets du traitement sulfate sur le sol *in situ* (sites 1 et 2) et en laboratoire, sont également similaires.

L'augmentation de la CEC après  $\text{CaCO}_3$  ou  $\text{CaSO}_4$  (sites (1) et (2)) peut être liée à la dépendance de la CEC au pH (Grove *et al.* 1981, Pavan *et al.* 1984, Shamshuddin *et al.* 1991). Une autre explication pour l'augmentation de la CEC est une accumulation de matière organique (Derome 1990/91) suite à la réduction à court terme de la minéralisation de l'azote, amplifiée ou non par des apports en plus des débris organiques suite aux traitements. Finalement cette augmentation de la CEC peut aussi être l'artefact des particules de  $\text{CaCO}_3$  ou de  $\text{CaSO}_4$  non dissoutes, au moins en partie. Cette dernière hypothèse est peu probable dans notre cas, car l'augmentation de la CEC après  $\text{CaCO}_3$ , ou  $\text{CaSO}_4$ , est moins élevée dans le site récent (2) que dans le site ancien (1). Une simple comparaison entre la quantité apportée (environ 1000 kg de Ca  $\text{ha}^{-1}$ ) et la quantité sur le complexe d'échange cationique du sol (selon l'annexe 4.1 : dans l'horizon de surface une augmentation de Ca échangeable généralement comprise entre 4.5 et 7  $\text{cmol}_c \text{ kg}^{-1}$  de sol soit 300 et 500 kg Ca) montre qu'environ la moitié se retrouve déjà incorporée dans le sol. Par ailleurs, une évaluation pour l'ensemble du profil (papier IV ; site 1) a permis d'estimer l'augmentation du stock de calcium (en équivalent CaO) suite au traitement de 1400 kg CaO  $\text{ha}^{-1}$  à 900 kg CaO  $\text{ha}^{-1}$ . Les augmentations du pH- $\text{H}_2\text{O}$ , du taux de saturation, et la stimulation de la minéralisation observée après le traitement  $\text{CaCO}_3$  dans la litière et l'humus de notre étude et dans un site voisin (Belkacem et Nys 1995 et 1997), favorisent donc

l'hypothèse d'une augmentation de CEC due principalement à l'augmentation du pH et à la dissociation associée de la matière organique (André 1976).

La confirmation de l'origine de l'augmentation de la CEC est donnée par l'étude des deux sites de St. Anthonis. Les premières années après amendement, les effets sur le pH et la CEC furent limités (Van den Burg 1994), et une accumulation de la matière organique est alors observée dans les 10 premiers centimètres (De Boer *et al.* 1993). Le jeune peuplement (site 10) de St. Anthonis présentait des taux absolus de N plus faibles dans les 10 premiers centimètres, par comparaison au peuplement plus âgé (site 9). L'amendement  $\text{CaCO}_3$  augmente la minéralisation nette de l'azote et la proportion relative de  $\text{NO}_3\text{-N}$  dans le site (9), alors que ce n'est pas le cas dans le site (10). Les auteurs ont associé cet effet à l'impact différent du  $\text{CaCO}_3$  sur la biomasse bactérienne, qui immobilise une partie de l'azote. Dans le site (10), où l'effet sur la minéralisation de N est nul, ils s'attendaient à une augmentation de la décomposition bactérienne par rapport à la décomposition par des champignons (De Boer *et al.* 1993). Des observations similaires ont été décrites par Marschner et Wilczynski (1991), lesquels ont enregistré un changement de la décomposition par des champignons vers une décomposition bactérienne après que le traitement calcique eut augmenté le pH de 3.5 à 5.5 en surface. Au moins à court terme, l'azote est immobilisé d'avantage que le carbone, diminuant le rapport C/N. Dans notre étude, 7 ans après le traitement, l'augmentation de la valeur du pH et de la CEC est beaucoup plus importante que celle observée par Van den Burg (1994). En revanche, le dénombrement, dans cette étude, des ectomycorhizes sur les apex indique plutôt une stimulation de l'activité des champignons, au moins pour ce qui est des espèces ectomycorhiziennes. Que l'augmentation de la CEC soit une fonction du pH et de la dissociation de la matière organique, semble donc également le cas pour les sites expérimentaux de St. Anthonis.

Les études de la Croix-Scaille (sites 1 et 2) montrent, qu'en règle générale, l'effet  $\text{CaCO}_3$  a l'ampleur la plus importante avec des effets plus durables dans le temps. L'effet du  $\text{CaSO}_4$  est plus fugace mais pénètre plus en profondeur dans un premier temps que l'effet  $\text{CaCO}_3$ . La diminution dans l'horizon A des concentrations en Mn, Mg et Al échangeables dans les expériences de laboratoire après  $\text{CaSO}_4$ , et en même temps l'augmentation des concentrations en Mn et Mg dans l'horizon B, mettent en évidence le déplacement de ces cations par le  $\text{CaSO}_4$  (Black et Cameron 1984, Belkacem 1993). Cette différence de réactivité entre les divers amendements reflète les différences de solubilité (Ponette *et al.* 1997).

Les augmentations observées du Mg et Ca échangeables, par  $\text{CaCO}_3$  et aussi par  $\text{CaSO}_4$ , associées aux diminutions de l'Al, du  $\text{H}^+$  et du Mn, s'accordent bien avec les résultats de Haynes et Ludecke (1981), Reiter *et al.* (1986), Andersson et Persson (1988), Ranger *et al.* (1994) et Belkacem et Nys (1997). L'affinité des sites d'échange du sol pour les différents cations augmente dans l'ordre  $\text{Na} < \text{K} < \text{Mg} < \text{Ca} < \text{Al}$  (Haynes et Ludecke 1981). Avec le temps et pour des doses de  $\text{CaCO}_3$  plus importantes, un effet de surdosage peut entraîner une diminution de Mg, K et Na échangeables (Edmeades et Judd 1980, Haynes et Ludecke 1981, Grove et Sumner 1985, Myers *et al.* 1988, Hüttil et Zöttl 1993, Belkacem et Nys 1997). Cet effet, dépendant de la durée et de la dose, est différent selon la profondeur du sol ; certains éléments sont lixiviés des horizons de surface et s'accumulent dans les horizons plus profonds. Dans notre étude, exceptée la concentration du K échangeable qui baisse après le traitement carbonate, celles du Mg et du Na échangeables ne sont pas influencées. Par contre, pour le traitement sulfate, le lixivage d'éléments nutritifs semble un fait pour plusieurs éléments (K, Mg, Mn).

### 6.1.2 Le sol dans la rhizosphère

Les effets des traitements dans la rhizosphère reflètent en premier lieu les effets sur le sol brut, puis l'interaction du traitement avec le fonctionnement de la racine (gradient rhizosphérique).

L'étude de laboratoire avec les minirhizotrons montre qu'en général les éléments échangeables sont plus concentrés dans le sol rhizosphérique que dans le sol brut. Cela s'accorde avec les observations de Guan (1997). Quand le transport vers la racine n'est pas suffisant (souvent pour N, P ou K), un gradient d'appauvrissement se développe, comme dans le cas du K (Hinsinger et Jaillard 1990). Une concentration en nutriments dans le sol rhizosphérique est liée aux concentrations plus élevées d'exsudats, de bactéries et de matière organique; elle dépend aussi du taux de prélèvement, de récréation et de la mobilité des ions dans le sol ainsi que du taux de conversion entre formes assimilables et non-assimilables (Darrah 1993). Dans cette étude, les traitements ont affecté le sol dans sa globalité, mais peu le gradient rhizosphérique. Un des rares effets de baisse de concentration dans le sol rhizosphérique concerne Ca dans l'horizon A après le traitement  $\text{CaCO}_3$ . Cette augmentation du prélèvement indiquerait une demande en Ca non satisfaite dans le Témoin.

L'augmentation du pH du sol près de la racine est plus importante (et sur une longueur plus grande sur l'axe de cette racine) par le traitement  $\text{CaCO}_3$  comparé au  $\text{CaSO}_4$  et au témoin. Puisque l'ammonium et le nitrate sont souvent prépondérants dans le bilan ionique de la solution (aussi dans cette étude), cette augmentation du pH (dépendant de l'ensemble du bilan cation/anion) indiquerait un rapport de prélèvement  $\text{NO}_3^-/\text{NH}_4^+$  plus élevé, et / ou bien que plus d'ions  $\text{OH}^- / \text{HCO}_3^-$  sont excrétés dans le sol (Nye 1981, Keltjens et Van Ulden 1987, Gijsman 1990, Gahoonia et Nielsen 1992, Darrah 1993, George et Marschner 1996). Le fait qu'il y ait une légère baisse de l'augmentation du pH proche de la racine (à 10 mm de l'apex) serait dû au processus d'excrétion des protons, lié à l'élongation des cellules (Häußling *et al.* 1990). Ce processus est généralement un peu plus intense aux environs de l'apex par rapport à la zone au-delà. Häußling *et al.* (1985) ont décrit pour un sol acide (pH 4.5) que le pH de la rhizosphère est augmenté près de l'apex (0 à 5 mm de l'apex), diminué au-delà (entre 10 et 30 mm de l'apex), puis est de nouveau augmenté après cette zone (vers 50 à 100 mm de l'apex). De même Jaillard *et al.* (1996) décrivent pour le maïs dans un sol à pH 4.6 une augmentation du pH dans la zone d'extension proche de l'apex (jusqu'à 10 mm de l'apex), comparé avec une acidification sur 40 à 50 mm dans la zone basale et pas de gradient de pH au-delà. Par contre, Bashan et Levanony (1989), observent, pour un pH plus élevé et pour le blé, un flux net de protons plus important en passant des zones apicales et d'élongation vers les zones basales. Ce type de variation dépend du pH initial du sol brut et des prélèvements en nutriments (la solubilité des éléments nutritifs dépendant du pH).

## 6.2 La solution du sol

### 6.2.1 La solution du sol brut

Les données sur la solution du sol des expériences *in situ* sont trop disparates et ponctuelles pour conclure, de sorte que seules les données de la Croix-Scaille (sites 1 et 2) et celles des expériences de laboratoire ont été prises en compte. Les observations dans les expériences *in situ* à la Croix-Scaille concordent avec celles du laboratoire : augmentation du pH, de la

concentration en Ca et du rapport Ca/Al dans les solutions après traitements. Le CaSO<sub>4</sub> induit des concentrations beaucoup plus élevées pour la plupart des ions étudiés, à l'exception du nitrate, par rapport au CaCO<sub>3</sub> et au témoin. La différence entre les ions ammonium et nitrate est remarquable : les concentrations sont plus élevées en ammonium pour le sulfate et le témoin alors que pour le carbonate c'est plutôt en nitrate. Le sulfate provoque plus de migration d'ions vers le bas du profil, à cause de sa plus grande solubilité.

Les rapports Ca/Al dans la solution du sol atteignent uniquement pour le témoin (site 1 et 2) et pour les périodes de juin (minimum de 0.36) et de septembre (minimum de 0.24) des valeurs qui se situent dans la fourchette de toxicité (de 0.20 à 0.50) généralement acceptée (Rost-Siebert 1985, Cronan et Grigal 1995). Les valeurs des expériences de laboratoire avoisinent 1 pour le témoin. Les traitements carbonate et sulfate augmentent cette valeur et l'effet est plus important au bout de 5 ans (site 1) qu'au bout d'un an (site 2). En laboratoire carbonate et sulfate augmentent significativement ce rapport dans l'horizon A, mais seul le sulfate a un effet dans l'horizon B. En conséquence, des dégâts directs de l'Al sur des racines sont possibles dans le témoin pour les sites expérimentaux *in situ*, mais peu probables dans les traitements CaCO<sub>3</sub> et CaSO<sub>4</sub>. En outre, les valeurs relativement élevées du pH (au moins en mars) suggèrent que l'Al n'est pas présent sous sa forme la plus toxique (Rost-Siebert 1985, Noble *et al.* 1988, Boudot *et al.* 1994)

Comme le montrent clairement les expériences de laboratoire (§ 5.2), les solutions sont plus chargées en ions dans le traitement CaSO<sub>4</sub> que dans le traitement CaCO<sub>3</sub> ou le témoin. *In situ*, le même processus est observé au bout d'un an (site 2), tandis que l'effet est atténué au bout de 5 ans (site 1). Cette hausse des concentrations en Ca par le traitement CaSO<sub>4</sub> dans les expériences de laboratoire, aurait dû augmenter la disponibilité de Ca plus que dans le traitement CaCO<sub>3</sub>. En réalité, le CaSO<sub>4</sub> n'améliore pas vraiment de façon durable la composition chimique de la solution du sol. Une migration des ions Mg<sup>2+</sup> et Ca<sup>2+</sup> de l'horizon A vers l'horizon B est observée, indiquant des pertes potentielles par drainage. De plus, l'augmentation des concentrations en Mn<sup>2+</sup>, NH<sub>4</sub><sup>+</sup> et Al<sup>3+</sup>, dans la solution de ces deux horizons, accroît le risque de phytotoxicité de ces ions (Keltjens et Van Ulden 1987, Keltjens et Van Loenen 1989). La toxicité aluminique est connue pour avoir un effet négatif sur l'élongation des racines et peut mener à des déficits en nutriments, tel le Mg, suite à un prélèvement déséquilibré (Marschner 1991). Un traitement avec du sulfate d'ammonium en Scandinavie (Majdi et Rosengren-Brinck 1994) a également provoqué des concentrations élevées en NH<sub>4</sub><sup>+</sup> et un prélèvement de Mg<sup>2+</sup> et de Mn<sup>2+</sup> réduit. Cet antagonisme entre Mg<sup>2+</sup> et NH<sub>4</sub><sup>+</sup> est confirmé par les concentrations plus élevées en N et plus faibles en Mg dans les feuilles pour le traitement CaSO<sub>4</sub> de cette étude (§ 5.9).

Dans les expériences en laboratoire, le traitement CaCO<sub>3</sub> a une action plus forte sur la minéralisation de N que les deux autres traitements. Cet effet est généralement observé par les auteurs (Curtin et Smillie 1986, Hüttl et Zöttl 1993, Belkacem et Nys 1995, Smolander *et al.* 1996). Parfois, l'effet initial est une immobilisation de l'azote et non la stimulation nette de la décomposition (Derome 1990/91, Marschner et Wilczynski 1991). Dans cette étude, la stimulation apparente de la minéralisation est démontrée par les concentrations plus élevées en nitrate qu'en ammonium dans le traitement CaCO<sub>3</sub> par rapport à CaSO<sub>4</sub>. Le même processus est observé *in situ* (sites 1 et 2), où les concentrations en nitrate dans le carbonate sont - en fonction de l'horizon et le temps écoulé depuis l'amendement - inférieures ou du même ordre de grandeur que celles du témoin, tandis que le sulfate favorise plutôt des concentrations d'ammonium.

Contrairement aux pertes en nitrate par drainage observées par Matzner *et al.* (1983), Schierl et Kreuzer (1989) et Hütthl (1989) après amendements calciques, il n'y a pas d'augmentation des sorties réelles pour nos sites et pour les doses de CaCO<sub>3</sub> ou de CaSO<sub>4</sub> utilisées, comme le montrent les résultats *in situ* et de laboratoire. Néanmoins, les traitements CaCO<sub>3</sub> (voir § 5.7: les solutions rhizosphère et sol brut de l'horizon B) et CaSO<sub>4</sub> (terrain et laboratoire) montrent une légère augmentation dans les horizons les plus profonds de NO<sub>3</sub><sup>-</sup> et SO<sub>4</sub><sup>2-</sup>, respectivement. Ceci correspond bien aux observations de Curtin et Smillie (1983) et Hütthl et Zöttl (1993) et ils sont accompagnés d'Al en concentrations plus élevées. Ainsi, on ne peut pas exclure que ces applications provoquent un transport de l'Al en présence de sulfate et nitrate (Hendershot *et al.* 1991, Robinson 1994).

La stimulation de la minéralisation de la matière organique, dans les horizons de surface, ne se traduit pas forcément par des concentrations élevées en nitrate dans les solutions du sol des horizons plus profonds ; en effet, les racines peuvent être un puits considérable pour le prélèvement de NO<sub>3</sub><sup>-</sup> (Carnol *et al.* 1997). Cela s'accorde bien avec nos observations *in situ* (sites 1 et 2) ainsi que celles faites dans les Vosges et les Ardennes (Laudelout *et al.* 1993, Ranger *et al.* 1994) ; celles-ci montrent qu'il n'y a pas de pertes de nitrate par drainage après traitement CaCO<sub>3</sub>. L'hypothèse du prélèvement renforcé menant à une croissance stimulée, explique cette différence. Derome (1990/1991) rapporte que le CaCO<sub>3</sub> a eu moins d'effet sur la croissance sur les substrats sableux. Seith *et al.* (1996) écrivent qu'un prélèvement plus élevé de NO<sub>3</sub><sup>-</sup> est accompagné d'un prélèvement renforcé en Ca, Mg et Mn. On peut ainsi supposer, que si la croissance peut bénéficier des niveaux plus élevés de nutriments, les pertes par drainage seront faibles. Cela est vrai si le transport de Ca vers les horizons plus profonds est suffisant, provoquant non seulement une stimulation de la croissance racinaire en surface, mais aussi dans les horizons inférieurs (surtout les sites 1 et 2 ; Hütthl et Zöttl 1993). Ces derniers auteurs ont observé que, dans les peuplements endommagés, les pertes par drainage après un amendement CaCO<sub>3</sub> sont plus élevées que dans les peuplements en bonne santé, car les éléments libérés par le CaCO<sub>3</sub> sont davantage prélevés lorsque les arbres disposent d'un système racinaire en bon état. D'ailleurs, le CaCO<sub>3</sub> peut également avoir des effets indirects sur la microflore qui elle-même fait accumuler temporairement ou stimuler d'autres cycles (N, S...).

### 6.2.2 La solution du sol dans la rhizosphère

Une pré-étude et deux expériences ont été mises en place pour déterminer la qualité de la solution du sol dans la rhizosphère. Seuls le traitement carbonate et le témoin sont comparés. Les résultats montrent que, comme pour le compartiment sol, le traitement agit d'abord sur les caractéristiques de la solution du sol brut, puis les équilibres de la solution rhizosphérique sont modifiés par l'activité des racines et les changements éventuels de leur activité induits par le traitement. Les concentrations mesurées dans la rhizosphère sont la résultante de nombreux processus antagonistes (absorption, échanges, libération, altération, minéralisation).

La différence entre les concentrations des deux expériences semble être principalement le résultat d'une différence de qualité de l'arrosage (eau de pluie versus eau déminéralisée) ; l'âge des semis pouvant être une explication additionnelle. La dépendance à la qualité de l'arrosage

est inattendue car l'eau de pluie correspond à une solution peu riche et les apports semblent être négligeables par rapport à la solution du sol (0.01 à 0.03 mmol<sub>e</sub> l<sup>-1</sup>), à l'exception de SO<sub>4</sub><sup>2-</sup> et Ca<sup>2+</sup>, avec des concentrations de 0.04 (± 0.001) et 0.06 (± 0.01) mmol<sub>e</sub> l<sup>-1</sup>, respectivement, soit environ 20 % de la concentration dans la solution du sol.

Dans le témoin, il y a eu concentration pour certains éléments vers la racine dans la première expérience alors qu'il y a un appauvrissement significatif pour beaucoup de nutriments dans la deuxième expérience. Un tel appauvrissement d'ions, tels que Ca, Mg ou K, est généralement observée dans des horizons pauvres et acides (Häussling *et al.* 1988, Hinsinger *et al.* 1992, Dieffenbach *et al.* 1997), et reflète un prélèvement net excédant le transport vers la racine. Peut-être que l'augmentation des concentrations dans la première expérience est le résultat d'une hausse de la minéralisation de la matière organique proche des racines. Dans le traitement CaCO<sub>3</sub>, on n'observe ni gradient d'appauvrissement, ni de concentration.

La formation d'un gradient résulte de la quantité d'ions arrivant par convection ou par transport mycorhizien jusqu'aux racines (Yin *et al.* 1991, Marschner *et al.* 1991). Si le prélèvement excède ce flux par convection, une zone d'appauvrissement se crée autour de la racine et il s'établit un gradient de diffusion vers la racine. L'existence d'un gradient dépend donc de la résultante entre la concentration dans la solution et le besoin des plantes pour ces éléments. Les gradients de concentration sont significatifs dans le témoin pour la première expérience pour Ca, Mg et K et indiquent une accumulation. Ceci suggère que le transport par convection vers la racine est plus élevé que le prélèvement, ou bien que l'accumulation serait due à une stimulation de la minéralisation de la matière organique dans la rhizosphère. Dans la deuxième expérience, les concentrations faibles dans les solutions expliqueraient une moindre disponibilité pour des prélèvements racinaires, créant des zones d'appauvrissement.

Les concentrations plus élevées dans les solutions après traitement CaCO<sub>3</sub>, expliquent pourquoi les gradients dans la rhizosphère du témoin sont neutralisés par ce traitement. Ca et N, qui sont transférés vers la racine, ne sont plus limitant dans la rhizosphère (voir aussi Figure 5.7). Les concentrations d'environ 0.25 et 1.8 mmol<sub>e</sub> l<sup>-1</sup> de Ca et NO<sub>3</sub><sup>-</sup>, respectivement, sont suffisantes et il n'y a plus d'appauvrissement, alors que pour des concentrations de 0.2 et 1.5 mmol<sub>e</sub> l<sup>-1</sup>, respectivement, il y avait un appauvrissement. Cela est corroboré par les résultats de Dieffenbach *et al.* (1997), qui ont montré l'existence d'un appauvrissement dans la solution du sol près de la racine pour des concentrations dans la solution très faibles (0.06, 0.10 et 0.04 mmol<sub>e</sub> l<sup>-1</sup> pour Mg, Ca et K, respectivement).

Gobran et Clegg (1996) suggèrent que les arbres qui poussent sur les sols acides pauvres en nutriments investissent plus de leur énergie, par la création d'un micro-environnement favorable autour de la racine et pour les micro-organismes qui y vivent. Par conséquent, le coût énergétique est plus grand dans le témoin que dans le traitement CaCO<sub>3</sub>. Ainsi, le fonctionnement de la racine se détériore avec l'âge dans le témoin, tandis que cela n'est pas le cas dans le traitement CaCO<sub>3</sub>. La présence de matière organique en solution (entre autre mucilage, exsudats etc) peut aider à réduire la toxicité de l'Al, par la complexation / chélation d'une partie de l'Al (Adams et Moore 1983, Mulder *et al.* 1989, Marschner 1995, Olsthoorn 1998). Une interprétation des rapports molaires Ca/Al devrait donc prendre en compte qu'une partie de l'Al est complexé.

Des rapports molaires Ca/Al < 1.0 dans la solution du sol sont un risque potentiel de dégâts racinaires (Cronan et Grigal 1995). Cela peut se traduire par des taux de turnover racinaires plus importants, comme observé *in situ* pour les sites de la Croix-Scaille. Les rapports Ca/Al plus faibles dans le témoin de la première expérience indiquent des conditions défavorables pour le prélèvement ; on peut supposer un lien avec un prélèvement perturbé lequel se trouve à un niveau inférieur au potentiel arrivant par convection, créant ainsi un gradient de concentration. Le rôle de la matière organique et les complexants potentiels de l'Al dans la rhizosphère reste, pourtant, à déterminer, et pourrait modifier cette interprétation. En comparaison, le traitement CaCO<sub>3</sub> augmente les concentrations dans la solution, et il n'y a plus de gradients de concentration près de la racine, et cela correspond aux rapports Ca/Al plus favorables dans ce traitement. Pour des racines physiologiquement plus âgées (moins actives), il est souvent souligné qu'elles prélèvent principalement l'eau et moins les éléments nutritifs. Ceci est un argument supplémentaire pour expliquer le moindre prélèvement dans le témoin de la première expérience, menant à des gradients de concentrations des éléments arrivant par convection.

L'augmentation du nitrate, anion accompagnateur, aux dépens du sulfate après traitement carbonate, comme cela a aussi été observé pour la solution du sol brut (§ 5.2), est lié à la stimulation de la nitrification par ce traitement CaCO<sub>3</sub> (Andersson et Persson 1988, Belkacem et Nys 1997). La nutrition azotée se fait alors sous la forme de nitrate au lieu de la forme ammonium (§ 5.7). Bien que le traitement CaCO<sub>3</sub> ait stimulé à la fois la production de nitrate et d'ammonium, le nitrate est dominant et le rapport NO<sub>3</sub><sup>-</sup>/NH<sub>4</sub><sup>+</sup> dans la solution du sol plus élevé, ce qui est favorable au bon fonctionnement racinaire (Callot *et al.* 1982, Gijsman 1990). Il a été montré, dans des expériences en solution nutritive pour des différents dosages de NO<sub>3</sub><sup>-</sup>/NH<sub>4</sub><sup>+</sup> que le chêne pédonculé (*Quercus robur* L.), malgré une préférence pour le NH<sub>4</sub><sup>+</sup> pour la plupart des mélanges nutritifs où il y avait une quantité importante de NH<sub>4</sub><sup>+</sup>, pouvait s'adapter facilement au NO<sub>3</sub><sup>-</sup> comme source d'azote (Keltjens et Van Loenen 1989). Cela est important compte tenu du plus grand potentiel de mobilité du NO<sub>3</sub><sup>-</sup> dans le sol par comparaison au NH<sub>4</sub><sup>+</sup>, expliquant la diffusion plus importante du NO<sub>3</sub><sup>-</sup> vers les racines (Olsthoorn *et al.* 1991). Le NH<sub>4</sub><sup>+</sup> en échange, est plus présent sur le complexe d'échange cationique du sol ou encore sous des formes non-échangeables. Cette flexibilité vis-à-vis de la nutrition azotée et du rôle du nitrate valent probablement aussi pour le chêne sessile.

L'observation de l'augmentation du pH rhizosphérique par le traitement CaCO<sub>3</sub> confirme le fait d'un rapport de prélèvement de NO<sub>3</sub><sup>-</sup>/NH<sub>4</sub><sup>+</sup> plus élevé (Keltjens et Van Ulden 1987, Gijsman 1990), et ou l'excrétion supplémentaire d'OH<sup>-</sup> / HCO<sub>3</sub><sup>-</sup> dans le sol. Car dans le bilan des cations/anions ces deux ions N ont le plus de poids. Gijsman (1990) conclue que la proportion de NO<sub>3</sub><sup>-</sup> prélevée est très importante pour la croissance racinaire du Douglas (*Pseudotsuga menziesii*) et un bon fonctionnement de ces racines. Quand la proportion de N-NO<sub>3</sub><sup>-</sup> est supérieure à 65 %, la croissance racinaire est favorisée par l'excrétion de carboxylates et de OH<sup>-</sup> ; entre 20 et 65 % de N-NO<sub>3</sub><sup>-</sup>, ce processus est limité à la zone de l'apex, et en dessous de 20 % de N-NO<sub>3</sub><sup>-</sup> il y a des perturbations physiologiques (Gijsman 1990).

Il semble donc que la présence ou l'absence d'un gradient de concentration soient liées soit à un fonctionnement dégradé de la racine dû à l'accumulation d'Al dans son environnement proche (concrétisé par un rapport Ca/Al très faible), soit au contexte ionique général de la solution (concentrations moyennes élevées), ou les deux.

## 6.3 Les racines

### 6.3.1 Les racines fines vivantes

Les observations détaillées sur les deux sites de la Croix-Scaille sont bien dans la ligne générale des dix sites *in situ* étudiés. Le carbonate stimule la biomasse des racines fines et, dans une moindre mesure, leur longueur. La longueur spécifique a tendance à diminuer. Ces effets sont durables jusqu'au moins 20 à 25 ans après l'amendement. Les expériences de laboratoire montrent des résultats comparables mais légèrement différents : la longueur des racines fines y est stimulée plus que la biomasse, de sorte que la longueur spécifique augmente. Le sulfate a des effets comparables *in situ* entre les stations de la Croix-Scaille, mais n'a pas eu d'effet, voire a un effet négatif, dans l'expérience de laboratoire.

#### *Distribution des racines fines et biomasse totale*

La distribution verticale des racines fines, sites 1 et 2, est comparable à celle souvent décrite (Meyer 1967, Vogt *et al.* 1981, Olsthoorn 1991). Mais ici, l'importance relative de la couche d'humus est plutôt limitée. D'autres auteurs (Büttner et Leuschner 1994) ont décrit un système racinaire beaucoup plus superficiel avec la moitié des racines fines localisée dans l'humus (Ol, Of et Oh) pour un peuplement mélangé hêtres et chênes sur un sol très acide. La longueur spécifique (SRL) des racines est minimale dans l'horizon 5 à 15 cm (sites 1 et 2), transition entre l'horizon A et l'horizon B avec une discontinuité structurale inhibant une pénétration facile. L'augmentation de la longueur spécifique vers la base du profil suggère, soit une prolifération des racines à partir du printemps (croissance de petites racines), soit un environnement structurel différent. En accord avec ceci, Makkonen (1995) différencie, par horizon de sol, la croissance des racines fines du pin sylvestre. Il trouve un pic de croissance vers 0-10 cm en juillet et vers 10-20 cm en septembre, indiquant que le maximum de croissance des racines fines se déplace vers la base du profil au cours de la saison de végétation.

La biomasse totale de racines fines (2.3 à 7.7 t ha<sup>-1</sup>, le plus souvent compris entre 3 et 4 t ha<sup>-1</sup>) correspond à 1.45 t ha<sup>-1</sup> pour le chêne sessile, à 4.09 t ha<sup>-1</sup> pour le hêtre dans une forêt mélangée (Büttner et Leuschner 1994), et à 6 t ha<sup>-1</sup> pour un peuplement de chêne pédonculé (Santantonio *et al.* 1977) ; les valeurs bibliographiques varient entre 1 et 6 t ha<sup>-1</sup> pour des espèces feuillues différentes (McClougherty et Aber 1982, Santantonio et Hermann 1985, Van Praag *et al.* 1988, Burke et Raynal 1994). La quantité moins importante de racines fines au cours de la deuxième année de croissance à La Croix-Scaille (sites 1 et 2) correspond aux observations sur une mortalité causée par une sécheresse estivale, comme l'ont observé également Deans (1979) et Olsthoorn (1991). Cette variation entre les deux années souligne l'importance des observations multiples plutôt que ponctuelles. Les augmentations légères de la longueur spécifique observées dans les horizons les plus profonds en septembre 1995 correspondent à la période de sécheresse de l'été 1995 entraînant une mortalité des racines fines en surface et une augmentation de la fraction des racines fines en dessous de 30 cm (d'en moyenne 20 % vers en moyenne 28 %), suggérant une stimulation de la croissance racinaire en profondeur pour les prélèvements d'eau.

### *Les effets des traitements CaCO<sub>3</sub> et CaSO<sub>4</sub> sur les racines fines*

Le pourcentage de la biomasse des racines fines localisées en dessous de 30 cm est plus élevé pour le traitement CaCO<sub>3</sub> que pour le témoin ; ces résultats contredisent les observations de Murach et Schünemann (1985) et de Hüttl et Zöttl (1993) montrant, après traitement CaCO<sub>3</sub>, un enracinement plus superficiel. Ceci est généralisable à l'ensemble des sites et des expériences de laboratoire : une stimulation du développement racinaire en profondeur plus qu'en surface. Cela signifierait une distribution suffisante du produit appliqué vers le bas du profil, le plus souvent obtenue avec des produits hautement pulvérisés, plus solubles à l'eau ou en suspension (Schüler et Zwick 1992, Hüttl et Zöttl 1993, Majdi et Nylund 1996, Ponette *et al.* 1997), ou bien une réponse indirecte à l'amendement (Raspe 1992). Majdi et Nylund (1996) rapportent que, due à la forme liquide de l'apport, la production des racines fines a augmenté à la profondeur de 41-85 cm, induisant une augmentation de la production aérienne de 57 %, malgré une diminution de la production des racines fines à 0-20 cm. Raspe (1992) décrit ce phénomène en termes de réponses directes et indirectes à l'application, c'est-à-dire une stimulation directe et chimiotropique de la croissance des racines fines après la dissolution d'un amendement riche en Mg dépendant de la profondeur du sol, suivie par une stimulation indirecte de la croissance racinaire dans des horizons plus profonds à cause d'une photosynthèse et d'un flux de translocation d'assimilats plus importants vers les racines. Ce dernier point correspond avec l'observation, dans cette étude, d'une stimulation de la croissance des racines fines dans les horizons plus profonds.

A court terme, les effets d'un traitement calcique sur le développement racinaire sont positifs (Safford 1974, Squire *et al.* 1978, Gehrmann 1984, Rost-Siebert 1985, Murach et Schünemann 1985, Matzner *et al.* 1986, Glatzel *et al.* 1986, Noble *et al.* 1988, Persson et Ahlström 1990/91, Schüler et Zwick 1992, Raspe 1992, Clemensson-Lindell et Persson 1993). Persson et Ahlström (1990/91) et Clemensson-Lindell et Persson (1993) montrent une augmentation du développement des racines fines pour l'Épicéa commun et le Pin sylvestre 2 à 3 ans après l'application de doses modérées de dolomie broyée (1.55 t ha<sup>-1</sup>), et une tendance vers une longueur spécifique (SRL) plus élevée (racines plus fines) 5 à 18 ans après l'application. Cependant, 8 à 10 ans après l'application, les effets sur le développement racinaire semblent disparaître ou devenir négatifs. De plus, des doses plus élevées ne stimulent pas le développement des racines fines et il y a même des effets négatifs lorsqu'elles sont combinées avec des dépôts azotés importants. Squire *et al.* (1978) ont observé, qu'après un traitement calcique, l'élongation des racines pouvait diminuer et la taille des racines grossir, conduisant à une diminution générale du nombre des racines fines.

La longueur spécifique est parfois stimulée (effet à court terme, pour certains horizons), mais en général tend à diminuer après le traitement carbonate. Pour les deux sites de St. Anthonis il y a une réponse différente aux traitements entre les deux sites. Dans le jeune peuplement (site 10) où les concentrations dans les feuilles pour N, P, Mg, Zn et Fe sont insuffisantes, ou basses avant le traitement CaCO<sub>3</sub>, la réponse du système racinaire est une augmentation de la longueur spécifique dans les premiers 30 cm, un nombre plus élevé des mycorhizes par cm de racines fines et une stimulation de la proportion des morphotypes poilus. Dans le peuplement plus âgé (site 9) où les concentrations foliaires sont d'un niveau acceptable (sauf pour le Zn), il y a une augmentation faible de la biomasse et de la longueur des racines fines, sans augmentation du nombre des mycorhizes. Cette différence pourrait être liée au fait que le sol est plus acide dans le jeune peuplement (10), inhibant la croissance racinaire, ou la régulation

de la surface absorbante du système racinaire à travers l'allocation des photosynthates vers les mycorhizes.

En comparaison, le sulfate a stimulé la biomasse et la longueur des racines fines sur les deux sites de la Croix-Scaille, mais n'a pas eu d'effet sur la croissance racinaire pour les expériences *in situ*. Carvalho et Van Raij (1997) rapportent que  $\text{CaSO}_4$  stimule la croissance autant sinon plus que  $\text{CaCO}_3$  par rapport au témoin.

Les 10 stations ont en commun des taux élevés d'Al échangeable et des déficits ou teneurs faibles pour N, P, Ca et Mg. Dans les situations où la croissance racinaire est limitée par l'acidification du sol minéral – c'est-à-dire une déficience en Mg ou Ca – une amélioration de la fertilité, ou une réduction de l'acidité, peut augmenter la croissance des racines fines (Hüttil 1989). Plus généralement l'allocation des assimilats vers les racines fines est la plus élevée sur les sites pauvres (Olsthoorn et Tiktak 1991). Pour une déficience en N, P ou S, la croissance racinaire est stimulée, relativement à la croissance aérienne, par une translocation intensive de carbohydrates (Hüttil 1991, Ericsson 1995). Pour l'ensemble des sites, il y a généralement un déficit en P, parfois en N; la stimulation de la capacité d'absorption des racines après carbonate et correction de la carence en Ca peut aussi refléter des niveaux faibles en P ou N.

La longueur spécifique diminue dans les traitements  $\text{CaCO}_3$  et  $\text{CaSO}_4$ . Les racines sont alors classées par leur diamètre dans la fraction supérieure des racines fines (0.5 à 2.0 mm au lieu de < 0.5 mm). Cela confirme l'hypothèse de stockage supplémentaire et renforce l'observation d'un turnover moins important dans ces traitements. Dans le témoin, les arbres ont besoin d'investir plus dans la prolifération des racines, développant beaucoup de nouvelles racines dans la fraction la plus fine des racines fines. Un tel processus peut être lié aux contraintes toxiques ou mécaniques. Cela peut être aussi une adaptation à l'exploration du sol. Mou *et al.* (1997) montrent que les racines fines colonisent les zones localement enrichies par des nutriments, en formant des racines plus fines et en stimulant l'élongation des racines. Comparé aux traitements anciens (1), les nouveaux traitements (2) présentent les mêmes tendances et on peut s'attendre à ce qu'ils donnent des résultats identiques à moyen terme. La réaction plus rapide des traitements contenant du  $\text{CaSO}_4$ , comparé au  $\text{CaCO}_3$  seul, reflète, à nouveau, la solubilité plus élevée de ce produit.

La nutrition a une influence sur la longueur spécifique des racines. Si la forme dominante d'azote prélevé par les racines est le  $\text{NO}_3^-$ , donc augmentation du pH de la rhizosphère (Gijssman 1990), l'inhibition de l'élongation des cellules due à un pH trop acide peut être atténuée, l'inverse avec  $\text{NH}_4^+$ . Les valeurs inférieures du pH et la longueur spécifique en général plus faible pour le site 10 comparées au site 9 à St. Anthonis, suggèrent que l'inhibition de l'élongation des cellules peut être élevée dans le peuplement de site 10. Cela expliquerait pourquoi en réponse à l'atténuation directe de ce stress (pH du sol brut plus élevé et disponibilité plus importante de  $\text{NO}_3^-$ , Ca et Mg), l'élongation des cellules racinaires et l'infection mycorhizienne ont été stimulées par le traitement  $\text{CaCO}_3$  dans le peuplement de site 10. Pour le peuplement du site 9, qui souffre moins des problèmes d'acidification du sol et d'inhibition de la croissance racinaire, le traitement  $\text{CaCO}_3$  est plutôt une fertilisation qu'un amendement, stimulant significativement la longueur et la biomasse des racines fines dans les horizons de surface, avec une tendance à une longueur spécifique réduite dans les horizons plus profonds. Là, cette longueur spécifique moins importante indiquerait un stockage plus important dans la fraction plus grosse des racines fines.

### 6.3.2 Les racines fines mortes

Les traitements n'ont pas, en général, d'influence significative sur la quantité totale des racines mortes (masse ou longueur) dans les expériences *in situ*. Dans les minirhizotrons la quantité des racines mortes n'a été établie qu'accessoirement, car ces observations sur une courte durée de la mortalité seraient biaisées. Le rapport racines vivantes/racines mortes augmente dans la phase initiale qui suit l'amendement, puis la tendance s'inverse avec les années.

Dans les peuplements en mauvaise santé ou en cas de dégâts sur les racines, le rapport vivant/mort est inférieur à celui des peuplements bien portants (Schulte-Bisping et Murach 1984, Matzner *et al.* 1986, Persson et Ahlström 1990/91). Un traitement calcique augmente ce rapport (Matzner *et al.* 1986, Schüler et Zwick 1992) et réduit la mortalité des racines fines (Murach et Schünemann 1985). Dans ce travail, pour les sites de la Croix-Scaille (sites 1 et 2) les différences du rapport vivant/mort entre les traitements ne sont pas significatives. Cependant, la tendance générale est une stimulation par les traitements (voir Tableau 4.9) ; la quantité des racines fines mortes est plus faible que celle des vivantes, mais dans les horizons plus profonds, où la décomposition et la minéralisation sont plus lentes, les quantités des racines fines mortes sont du même ordre de grandeur ou même supérieures à celles des racines fines vivantes. En septembre 1995, dans la moitié des parcelles, les rapports vivant/mort ont augmenté dans les horizons les plus profonds, soulignant la relation entre sécheresse et racines explorant le sol pour l'eau.

En général sur l'ensemble des dix sites, le rapport vivant/mort des racines fines augmente après traitement calcique et cette augmentation est continue au moins les premières années. Dans la littérature, on constate que les rapports vivant/mort sont inférieurs dans les sites pauvres et ou acidifiés (Persson 1993) et que le turnover des racines est plus élevé en réponse à la toxicité de l'Al (Gobran *et al.* 1993, Persson *et al.* 1995, Helmisaari 1997), ou bien à une addition de sulfate d'ammonium (Persson *et al.* 1995), induisant une masse de racines mortes plus importante (Majdi et Rosengren-Brinck 1994). Dans les expériences de laboratoire, le traitement  $\text{CaCO}_3$  augmente d'une façon significative le rapport vivant/mort des racines fines. Le traitement  $\text{CaSO}_4$  est moins favorable à la survie des racines : il n'y a pas de stimulation du rapport vivant/mort des racines, la survie des semis est inférieure à celle des autres traitements, et en plus la croissance nette des racines est moins importante. Sur le terrain, cependant, il n'y a pas de différence significative entre traitements  $\text{CaSO}_4$  et  $\text{CaCO}_3$  en ce qui concerne la mortalité des racines fines ; pour les deux traitements, la mortalité est inférieure à celle du témoin. Dans l'ordre décroissant, la mortalité est la plus grande dans le témoin, suivi par le sulfate, puis le carbonate.

L'augmentation du rapport des racines vivantes / racines mortes par  $\text{CaCO}_3$  dans cette étude, est interprétée en termes de meilleure santé et de survie plus importante. Cette augmentation de la survie peut être accompagnée d'une production plus faible de racines fines, comme cela a déjà été observé après l'application d'un fertilisant sans azote (Persson *et al.* 1995), mais cela peut être aussi le résultat d'une longévité des racines plus grande dans une zone riche en nutriments (Robinson 1994).

On peut spéculer sur l'origine de la mortalité plus élevée des racines fines dans les traitements  $\text{CaSO}_4$  et témoin par rapport à  $\text{CaCO}_3$  : cela pourrait être une adaptation à la toxicité aluminique, par immobilisation d'Al dans des tissus racinaires (Al accumulateurs ; Marschner 1991) et ensuite évacuation d'Al par les racines mourantes ('root-pruning'). On peut

l'interpréter aussi dans le contexte d'une différence en longévité, qui est liée aux coûts et bénéfices d'élaboration et prélèvements des racines fines (Eissenstat 1991, Eissenstat et Yanai 1997). Ainsi, la longévité optimale est différente selon les environnements et les traitements peuvent modifier celui-ci. Un milieu peu optimal (acide, toxicité aluminique) dans le témoin, favoriserait une stratégie de faibles coûts pour des racines qui poussent rapidement (turnover élevé), tandis que pour l'amendement  $\text{CaCO}_3$  ces racines peuvent être fonctionnelles plus longtemps.

### 6.3.3 Turnover des racines fines

La production et le turnover ont été estimés uniquement pour les sites (1 et 2) de la Croix-Scaille, la généralisation n'est donc pas possible malgré les indications secondaires, donnant de l'information sur la mortalité et la longévité des racines.

En accord avec McClaugherty et Aber (1982) et Fogel (1983), les estimations du turnover sont basées sur tous les accroissements et réductions de racines fines. Les tests statistiques sont nécessaires que dans le cas d'un échantillonnage fréquent pour distinguer les variations aléatoires des changements réels (Vogt *et al.* 1986). Nos estimations de production et de turnover des racines fines sont faibles comparées aux valeurs d'autres travaux. Pour des espèces de chêne, les estimations de production varient de 2 à 6 t ha<sup>-1</sup> an<sup>-1</sup> (Nadelhoffer *et al.* 1985, Joslin et Henderson 1987, Kummerow *et al.* 1990, Vogt *et al.* 1996). Les taux de turnover pour des espèces feuillues varient de 0.8 à 2.2 fois an<sup>-1</sup> (McClaugherty et Aber 1982, Nadelhoffer *et al.* 1985, Van Praag *et al.* 1988, Burke et Raynal 1994). Nos faibles valeurs peuvent être expliquées par le choix de la classe de diamètre utilisée (< 2 mm au lieu de < 5 mm dans une partie des autres travaux) et par le nombre limité d'échantillons, menant généralement à des sous-estimations (Kurz et Kimmins 1987, Publicover et Vogt 1993, Majdi et Nylund 1996). Une telle sous-estimation peut atteindre 50 à 60% selon l'étude de Publicover et Vogt (1993) pour un échantillonnage séquentiel de périodicité de 3 à 6 mois. En outre, les conditions météorologiques en 1995 ne furent pas favorables à une bonne croissance, de sorte que les estimations de la production furent faibles. Néanmoins, notre objectif reste la comparaison entre témoin et traitements calciques.

A la Croix-Scaille, le taux de turnover est plus faible dans  $\text{CaCO}_3$  ancien et  $\text{CaSO}_4$  ancien que dans le témoin et plus marqué en 1994 qu'en 1995. Cela concorde avec les travaux de Meyer (1985), Matzner *et al.* (1986) et Murach (1988). Matzner *et al.* (1986) ont observé que le pourcentage des racines mortes dans des 'ingrowth cores' est de 25% dans les 'carottes' du traitement Ca par rapport au 60 à 70 % du témoin, indiquant que la longévité est plus importante et que le taux de turnover est plus faible après le traitement Ca. Murach et Schünemann (1985) ont trouvé une accumulation de l'Al dans les racines fines du témoin (comparé au traitement Ca), menant à des rapports Ca/Al défavorables dans les racines fines suivi par une mortalité plus élevée de ces racines fines. Une telle accumulation d'Al peut augmenter la sénescence des racines et le turnover (Vogt *et al.* 1987). Eissenstat (1991) décrit l'investissement en croissance opportuniste des racines avec une densité de tissu plus faible et une longueur spécifique grande sur des sites pauvres en nutriments. Un turnover plus élevé serait, dans ce cas, un bon compromis dans la compétition pour des ressources alimentaires limitées. D'autres auteurs (Keyes et Grier 1981, Eissenstat et Yanai 1997, Ryan *et al.* 1997, Finér *et al.* 1997) ont également observé un turnover plus élevé sur des sites de faible fertilité. Les nouveaux traitements (site 2) ont un turnover plus élevé que le témoin en 1995, en accord

avec une croissance relative de la biomasse racinaire comme réponse à court terme aux changements de fertilité du sol après traitement. Ces traitements calciques ont donc d'abord provoqué la stimulation de la production des racines fines (et du turnover), puis une période où une biomasse élevée est maintenue par une mortalité inférieure (longévité plus grande).

L'augmentation de la biomasse racinaire vivante et la diminution de la nécromasse racinaire après  $\text{CaCO}_3$  est donc plutôt due à une plus grande longévité qu'à une décomposition accrue. Généralement, un pH acide est considéré comme un des facteurs limitants de la décomposition (Ulrich 1983) ; on peut ainsi supposer qu'une augmentation du pH, suite à l'amendement carbonate, favoriserait la décomposition. Toutefois, d'autres auteurs rapportent l'absence d'effets significatifs de traitements calciques sur la décomposition (Marschner et Wilczynski 1991, Smolander *et al.* 1996). En accord avec l'hypothèse de longévité plus grande, Helmisaari (1997) décrit un turnover plus élevé en réponse à une toxicité de l'Al, et des additions de sulfate d'ammonium augmentent ce turnover en réduisant la longévité (Persson *et al.* 1995), tandis que des additions sans azote auraient l'effet inverse. Santantonio et Hermann (1985) observent une quantité de racines plus importante sur des sites plus humides et un turnover moins élevé, comparé à des sites plus secs.

#### 6.3.4 La capacité d'échange racinaire

Les traitements carbonate et sulfate ont affecté de la même façon l'occupation des sites de la CEC racinaire, que les échantillons proviennent du terrain ou des expériences de laboratoire. La présence sur la  $\text{CEC}_{\text{rac}}$  de Ca est augmentée, et celle de l'Al, et dans une moindre mesure celle de Mg, a diminué.

Les différences de pH des effluents des extractions sont, dans certains cas, significatives, mais de peu d'amplitude ; il est donc improbable qu'elles puissent expliquer les différences de  $\text{CEC}_{\text{rac}}$  en fonction du traitement ou de l'âge des racines. L'influence des horizons du sol (horizon organique A ou l'horizon 0 à 5 cm) comparée à l'horizon minéral B (ou les horizons de 5 à 45 cm) sur la  $\text{CEC}_{\text{rac}}$ , concorde avec l'étude de Dufey *et al.* (1991). L'occupation relative de l'Al a diminué, celle de Ca a augmenté dans les horizons organiques par comparaison aux horizons minéraux. Les effets traitement sur la  $\text{CEC}_{\text{rac}}$  sont beaucoup plus prononcés que ceux sur la composition racinaire. Cela reflète probablement leur différence fonctionnelle : du stockage dans les racines fines (§ 4.1.3.6 et 6.3.5) et du prélèvement sur la  $\text{CEC}_{\text{rac}}$ . Le premier intègre toute la période de prélèvement, tandis que le dernier correspond à l'environnement actuel du prélèvement. Dans notre étude, les valeurs de la  $\text{CEC}_{\text{rac}}$  sont inférieures mais du même ordre de grandeur que celles rapportées pour le ray-grass et le trèfle (Dufey et Braun 1986), obtenues par la même méthode. Une explication pour ces valeurs plus élevées dans leur étude serait que ces auteurs ont travaillé uniquement sur des racines blanches fraîchement échantillonnées. Enfin pour comparer, la  $\text{CEC}_{\text{rac}}$  totale (CEC en  $\text{mmol}_c \text{g}^{-1}$  fois le nombre de g de racines fines  $\text{ha}^{-1}$ ) n'est qu'une fraction (ordre de grandeur pour mille) de la CEC du sol ( $\text{cmol}_c \text{kg}^{-1}$  de sol fois le nombre de  $\text{kg ha}^{-1}$ ).

La  $\text{CEC}_{\text{rac}}$  est plus élevée dans les racines blanches (jeunes, non-subérisées) que dans les racines brunes (plus vieilles, subérisées) ; ce sont surtout les niveaux absolus de Mg et K qui sont significativement plus élevés, adsorbés sur la  $\text{CEC}_{\text{rac}}$  des racines jeunes. Ce résultat est logique, puisque avec l'âge, la taille et le poids des racines augmentent, mais pas pour autant le nombre des sites (surface d'échange racinaire dans l'apoplast), baissant relativement la valeur

de la  $CEC_{rac}$  exprimée en charge par gramme de racine fine (Chamuah et Dey 1982, Dufey *et al.* 1985).

La quantité relative de K, qui varie de 50 à 60 % de la  $CEC_{rac}$  dans l'expérience de laboratoire, diminue significativement avec l'âge. Cet effet est davantage prononcé quand on compare ces racines jeunes avec les racines du terrain (plus vieilles en moyenne), où le K n'occupe plus que 10% de la  $CEC_{rac}$ . Le Mg augmente faiblement mais significativement avec l'âge, tandis que le Ca est présent dans les mêmes proportions sur des racines jeunes et âgées. Bien que l'augmentation avec l'âge des racines de l'Al et de sa proportion relative sur la  $CEC_{rac}$  ne soit pas significative, cette tendance vers une adsorption plus importante d'Al sur la  $CEC_{rac}$  est logique et correspond à l'efficacité réduite du système pour le prélèvement et à une longévité diminuée (Murach et Schünemann 1985). Des concentrations élevées d'Al sur la  $CEC_{rac}$  concurrencent les cations basiques et le potentiel de prélèvement de ces cations (Rengel 1992). Cette diminution de l'efficacité de prélèvement mènerait à la formation des racines latérales, c'est-à-dire à une réaction de compensation créant plus de nouveaux sites (Marschner 1991). Cela s'accorde avec les observations faites sur le turnover et la longévité (§ 6.3.2 et 6.3.3).

Les traitements de  $CaCO_3$  et  $CaSO_4$  ont réussi à augmenter la proportion relative de  $Ca^{2+}$  sur la  $CEC_{rac}$  comparé au témoin, bien que ce ne soit pas significatif dans tous les cas. Cet effet est plus important dans les horizons de surface (0 à 5 cm). De manière comparable aux travaux de Dufey *et al.* (1991) et Ericsson *et al.* (1995), le  $CaCO_3$  a donc provoqué une occupation plus importante de la  $CEC_{rac}$  par Ca et inversement une occupation plus faible par l'Al, mais aussi par le Mg. Il en résulte que le rapport Ca/Al sur la  $CEC_{rac}$  a été stimulé *in situ* et dans les expériences de laboratoire. Cela veut dire que l'environnement du prélèvement est meilleur après des traitements  $CaCO_3$  ou  $CaSO_4$ . Car une accumulation de l'Al dans la  $CEC_{rac}$  bloque le prélèvement d'autres cations. En outre, comme l'augmentation d'Al sur la  $CEC_{rac}$  avec l'âge ne se fait pas (ou pas aussi rapidement) dans les traitements calciques, cela voudrait dire que le bon fonctionnement racinaire, pour une racine donnée sera plus longtemps maintenu que dans le témoin. L'amendement  $CaCO_3$  et à moindre degré le  $CaSO_4$ , agissent donc contre le vieillissement physiologique des racines.

Selon Dufey *et al.* (1985), les teneurs foliaires en Na, K, Mg et Ca seraient une fonction de la  $CEC_{rac}$ . En effet, pour une  $CEC_{rac}$  qui augmente, le pourcentage des ions divalents ( $Ca^{2+}$ ,  $Mg^{2+}$ ) devrait augmenter au détriment des ions monovalents ( $K^+$ ,  $Na^+$ ). Dans notre étude, le  $CaCO_3$  n'a pas eu d'effet significatif sur la valeur totale de la  $CEC_{rac}$ , mais les niveaux du Ca (*in situ*, et en laboratoire), Mg (en laboratoire) ont été augmentés, suggérant que la proportion relative de Ca et le rapport Ca/Al sur la  $CEC_{rac}$ , correspondraient effectivement à un prélèvement plus élevé (voir § 5.9 et 6.5).

### 6.3.5 La teneur en éléments minéraux dans les racines fines

Les effets des traitements sont comparables entre les expériences *in situ* et celles de laboratoire. Le carbonate augmente le rapport Ca/Al, la teneur en Ca et parfois Mg. En même temps la teneur en Mn diminue. Le sulfate augmente surtout la concentration de S et de P. Pour le P, cela pourrait être le résultat d'une compétition entre sulfate (apporté par le traitement) et phosphate sur les sites d'adsorption dans le sol, augmentant la biodisponibilité du P (Geelhoed *et al.* 1997).

Les concentrations moyennes des éléments minéraux dans les racines fines, pour les expériences *in situ* et de laboratoire, sont dans la fourchette des valeurs rapportées (Gehrmann 1984, Murach et Schünemann 1985, Kelly et Joslin 1989, Yin *et al.* 1991, Raspe 1992, Majdi et Rosengren-Brinck 1994, Persson *et al.* 1995, George *et al.* 1997). Les effets  $\text{CaCO}_3$  et  $\text{CaSO}_4$  sur les concentrations en Mn, Ca, Mg et sur le rapport Ca/Al sont comparables avec ceux décrits par Safford (1974), Gehrmann (1984) et Murach et Schünemann (1985), bien que les effets sur Mg et sur le rapport Ca/Al ne soient significatifs que dans quelques cas. Comme pour les teneurs foliaires, le traitement  $\text{CaSO}_4$  n'a pas modifié significativement la teneur en Ca dans les racines fines, et a augmenté la teneur en N en baissant la teneur en Mg. Cela s'explique par des concentrations plus élevées en  $\text{Al}^{3+}$  et en  $\text{NH}_4^+$  dans la solution du sol et sur les sites d'adsorption sur l'apoplaste de la racine, réduisant le prélèvement en  $\text{Ca}^{2+}$ ,  $\text{Mg}^{2+}$  et  $\text{K}^+$  (Keltjens et Van Ulden 1987, Keltjens et Van Loenen 1989, Majdi et Rosengren-Brinck 1994, Ljungström et Nihlgård 1995, Ericsson *et al.* 1995, Kölling *et al.* 1997). Des effets négatifs du  $\text{NH}_4^+$ , ou généralement des niveaux élevés en N, sont couramment observés sur le prélèvement de Mg, P et K (Gobran *et al.* 1993, Seith *et al.* 1996, Kölling *et al.* 1997), bien que le nitrate puisse stimuler le prélèvement de cations (Seith *et al.* 1996).

Les rapports Ca/Al ont des valeurs proches du risque 50 % d'un stress Al probable (Cronan et Grigal 1995) mais ces rapports sont en général plus élevés dans les traitements  $\text{CaCO}_3$  que dans le témoin. Des rapports de moins de 0.10 à 0.20 sont considérés 'toxiques' (Puhe *et al.* 1986, Cronan et Grigal 1995), ils sont atténués par le traitement  $\text{CaCO}_3$  jusqu'à la profondeur de 30 à 45 cm où la différence est plus marquée, et qui correspond à des racines plus grosses (longueur spécifique plus faible), séquestrant moins d'Al. Cela est remarquable, car les racines les plus 'vitales' selon leur rapport Ca/Al se trouvent souvent dans les horizons organiques de surface, où l'Al est complexé avec la matière organique (Rost-Siebert 1985).

Après amendement, le rapport Ca/Al dans la racine augmente moins que celui dans la solution du sol. Ce phénomène est décrit par Murach et Schünemann (1985), qui attribuent ceci à une sélectivité plus importante pour l'Al par les composants acides des structures de la paroi cellulaire. En conséquence, avec l'augmentation de la longévité par le traitement calcique, l'immobilisation de l'Al augmente aussi dans ces racines fines, réduisant avec le temps le rapport Ca/Al des racines comparé à son augmentation dans la solution du sol. Malgré des valeurs Ca/Al basses dans les racines fines du témoin, il n'y a pas eu d'observations directes de dégâts de l'Al sur les racines. Néanmoins, une mortalité et un turnover plus élevée dans le témoin, menant à la formation des racines nouvelles, peut masquer les dégâts visuels sur les racines.

Le stock total d'éléments minéraux dans les racines fines *in situ* est comparable à celui trouvé par Raspe (1992). Safford (1974), Kelly et Joslin (1989) et Vogt *et al.* (1987) rapportent un stock total beaucoup plus important, mais cela est dû au biais de la définition des 'racines fines' (incluant les racines > 2 mm) qui induit donc une biomasse des racines 'fines' plus importante.

Comparées aux teneurs dans les feuilles, celles des racines fines sont relativement plus élevées pour l'Al et le Mn, indiquant leur rétention dans ces racines fines.

### 6.3.6 Les grosses racines

La méthode utilisée (la tarière) n'est pas une bonne technique pour obtenir de façon représentative un nombre suffisant d'échantillons pour les grosses racines. Pour cette raison, peu de différences entre traitements ont été établies pour les expériences *in situ*. De même, la durée des expériences en laboratoire étant courte, peu de grosses racines se sont formées. En règle générale la biomasse totale des grosses racines est voisine de celle des racines fines, tandis que leur longueur est négligeable par rapport à celle des racines fines. L'analyse des teneurs en éléments minéraux montre que les grosses racines ont des concentrations en Al qui diminuent après les traitements carbonate et sulfate. Apparemment l'Al est stocké dans des quantités plus importantes dans les grosses racines pour le témoin. Ceci est peut-être une adaptation à un stress aluminique (Marschner 1991).

### 6.4 Les mycorhizes

L'étude des mycorhizes tout au long d'une année (mars à mars) montre que les changements de l'occupation des apex par les ectomycorhizes ne dépendent pas principalement de la saison, mais plutôt de l'année : les différences les plus importantes étaient celles entre les deux prélèvements de mars 1995 et de mars 1996. Les effets des traitements sur les morphotypes ectomycorhiziens sont comparables pour l'ensemble des stations. Il y a généralement une augmentation du type A2, un type poilu, aux dépens du type C2tot, un type plus lisse. Le comptage des morphotypes a été limité aux racines provenant du terrain, car la présence de l'ensemble des espèces mycorhiziennes ne semblait pas garantie dans chacun des minirhizotrons.

A la Croix-Scaille, les variations saisonnières de la communauté mycorhizienne se sont avérées moins importantes pour CaCO<sub>3</sub> ancien, CaSO<sub>4</sub> ancien et témoin, comparés aux nouveaux traitements. Cela s'explique par la relation avec le turnover des racines fines, qui est maximum dans les nouveaux traitements. En outre, la longueur spécifique est plus faible (changement de classe des racines fines) pour CaCO<sub>3</sub> et CaSO<sub>4</sub> anciens. Les changements saisonniers, plus importants pour les nouveaux traitements au cours de la première année suivant l'amendement, seraient une réponse directe aux changements dans la fertilité du sol, ou indiqueraient un turnover plus élevé à la fois pour les racines et les mycorhizes. On peut spéculer que le renouvellement continu des racines fines (< 0.5 mm diamètre, SRL élevée) dans les nouveaux traitements et dans le témoin, offre plus d'opportunités de s'établir pour des symbiotes de début de succession. Par contre, une mortalité plus grande, liée à ce turnover plus élevé, défavoriserait les espèces de fin de succession. L'hypothèse est alors que le type A2, qui augmente après traitements calciques, est un type de fin de succession. Cela est en contradiction avec le fait que ce type est aussi stimulé dans les nouveaux traitements. Le nombre plus important d'apex mycorhizés observé après les traitements calciques correspond mieux avec l'hypothèse d'un nombre plus important grâce à un système racinaire d'une plus grande longévité. Dans ce contexte, Kårén et Nylund (1997) avancent qu'un changement relativement petit de la capacité de colonisation des champignons mycorhiziens provoquerait des changements de la structure de la communauté mycorhizienne à un terme relativement court, c'est-à-dire une augmentation de la proportion de ces espèces ayant une plus grande capacité de colonisation. La mortalité des racines fines augmente, en réponse à une disponibilité accrue en eau et en azote (Majdi et Nylund 1996, Termorshuizen 1993). Dans notre travail, il n'y a pas d'indication d'une augmentation de la mortalité après traitements. Par

conséquent, l'augmentation relative du type A2 doit être interprétée comme la résultante d'une capacité de colonisation plus élevée, associée à une longévité plus grande de ces racines fines et de leurs symbiotes.

A la Croix-Scaille, les effets saisonniers sont identiques entre les traitements ; une analyse plus générale des effets des traitements sur l'ensemble des sites (échantillonnés à des périodes différentes) est donc justifiée. On observe une augmentation relative des types poilus (A2) alors que les types lisses (types C) diminuent, et parmi ces derniers une diminution du type C1 en faveur des types C2 (C2 et C2X). L'augmentation de ces types correspond à un mycélium plus abondant (Voiry 1981), et renforce la stimulation de la surface d'absorption par l'augmentation de la biomasse et de la longueur des racines fines. La réponse la plus forte est observée pour les type A2 (↗) et Ctot (↘) pour le site de Tronçais (traitement NPKCa), et le site de Fontainebleau et celui de la Croix-Scaille confirment que les traitements les plus riches (ou les plus réactifs) ont une réponse plus importante du type A2 qu'un traitement CaCO<sub>3</sub> seul.

Dans notre étude, la stimulation, par les traitements calciques, des mycorhizes est en contradiction avec les observations de Vogt *et al.* (1983) et Blaise et Garbaye (1983) qui ont observé soit une exploration plus importante du sol par les racines et les mycorhizes pour des stations moins fertiles, soit l'absence de cette stimulation après un enrichissement du site par des fertilisants. Ces derniers observent, en appliquant la même méthodologie dans un peuplement de hêtres de 9 ans des réactions opposées entre des traitements Ca seul ou NPKCa ; cependant, les mêmes morphotypes, A2 et C1, répondent aux traitements calciques. Dans leur travail, le nombre des racines fines par m<sup>2</sup>, et donc le nombre des apex, diminue tandis que la croissance du peuplement augmente. Squire *et al.* (1978) suggèrent que la formation des mycorhizes dépend de la disponibilité des nutriments et peut être inhibée par une nutrition déséquilibrée. Termorshuizen et Ket (1991) observent une augmentation de la quantité de racines fines après un apport d'azote mais une diminution du nombre de mycorhizes ; plutôt avec la forme ammonium que nitrate. Le Tacon *et al.* (in prep.) trouvent des résultats similaires à ceux de notre étude dans une expérience sur hêtre, où les types poilus augmentent relativement aux types lisses après amendement ; mais dans ce cas, la biomasse racinaire n'est pas modifiée, seul le nombre d'apex mycorhiziens est significativement réduit par le traitement Ca. En comparaison, Godbold *et al.* (1997) observent que les types poilus (~type A2) augmentent après un enrichissement en CO<sub>2</sub>. Wallander *et al.* (1997) observent une diminution de l'abondance relative d'un morphotype blanc et lisse après un traitement calcique.

Löhmus *et al.* (1989) trouvent que la surface absorbante de l'Epicéa commun est un bon indice ecomorphologique des conditions du sol et mentionnent une augmentation du pourcentage des racines très fines (< 0,6 mm) quand les conditions du sol se détériorent, ce qui provoque une hausse de l'investissement énergétique et une baisse de son efficacité. Newton et Pigott (1991), Wallander (1992) et Arnebrant et Söderström (1992) soulignent l'effet négatif de N sur l'infection mycorhizienne. Par contre, Boiffin (1997) observe pour une nutrition croissante en azote, que 25 à 30 % de plus de C est alloué aux racines quand elles sont associées à des symbiotes. Dans le cas d'un enrichissement en CO<sub>2</sub> (Godbold *et al.* 1997), les types poilus sont particulièrement favorisés, de sorte que l'on peut supposer qu'une allocation plus élevée de C est corrélée à l'abondance relative plus élevée des morphotypes poilus. Wallander (1992) conclue que, selon la théorie puits-source ou bien celle des hormones, la mycorhize a besoin de créer ou maintenir un puits pour recevoir des photosynthates. Wallander *et al.* (1997) trouvent un changement après traitement calcique dans la communauté ectomycorhizienne des racines du Pin sylvestre, favorisant les morphotypes qui utilisent principalement des sources

inorganiques d'azote (surtout  $\text{NH}_4^+$ ) sur ceux qui utilisent surtout de l'azote organique (alanine, protéine) ; la présence d'un nouveau morphotype, absent dans le témoin, apparaît et est liée à un prélèvement important de  $\text{NH}_4^+$ . Il serait intéressant de déterminer si la stimulation des types poilus (A2), plus forte après le traitement  $\text{CaSO}_4$ , va avec un prélèvement important de  $\text{NH}_4^+$  (là où près des racines le prélèvement de la forme  $\text{NO}_3^-$  semble dominer).

Le pH (Garbaye *et al.* 1986, Erland et Söderström 1990, Thomson *et al.* 1996, Aggangan *et al.* 1996) se révèle être systématiquement un facteur important. Dans leur travail, Erland et Söderström (1990), montrent que l'infection mycorhizienne augmente pour un pH- $\text{H}_2\text{O}$  du sol entre 4.0 et 5.2, puis diminue graduellement pour atteindre des taux très faibles vers pH 7.5 ; les valeurs absolues de ces optima varient selon le site et la saison.

Les changements entre les types A2 et Ctot, et entre C1 et C2 dans notre travail, sont examinés plus en détail. Le seul facteur dépendant du temps est la durée depuis l'application de l'amendement, pour les types A2 et Ctot ; les quantités d'amendements appliquées étant modérées, l'hypothèse est que l'effet diminue avec le temps. Le pH- $\text{H}_2\text{O}$  du sol peut en partie expliquer les changements en type C1 et C2 (§ 4.2.4), mais curieusement le type A2 n'est pas clairement dépendant du pH. Cela voudrait dire que ce n'est pas le pH qui causait l'augmentation en abondance du type A2, mais plutôt un changement dans le statut chimique et nutritif du sol ( $\text{Ca}^{2+}$ ,  $\text{NO}_3^-$ ,  $\text{NH}_4^+$ ?). Toutefois, une déficience en Mg et Ca ne semble pas augmenter la fréquence des mycorhizes, tandis qu'une déficience en P stimule la formation de mycorhizes (Rapp et Jentschke 1994). Les associations mycorhiziennes ont prouvé qu'elles étaient adaptées aux sols minéraux acides avec une disponibilité faible en P (Marschner 1995), ce qui est le cas pour la plupart des sites.

Nous avons trouvé, comme Wallander (1992), une relation positive entre la teneur en Ca et en Mg dans les feuilles et le nombre d'apex avec mycorhizes. Cela suggère que ces morphotypes (plus de mycelium) contribuent probablement plus au prélèvement que les types lisses. D'autre part le type C2X (Cenococcum) semble augmenter la résistance à la sécheresse (Garbaye et Churin 1997).

## 6.5 Croissance et nutrition des arbres

Les effets des amendements sur la croissance et la nutrition se maintiennent à moyen terme. Le carbonate a généralement stimulé la croissance de l'arbre (ensemble des 10 sites et expériences de laboratoire), tandis qu'il y a contradiction entre les observations *in situ* à la Croix-Scaille (augmentation) et les expériences de laboratoire (diminution de croissance) pour le sulfate. La nutrition foliaire est améliorée plus par le carbonate (Ca et Mg ↗) que par le sulfate.

### *La croissance des arbres*

La détermination de la croissance par la méthode dendrochronologique s'est révélée beaucoup plus précise pour détecter les effets traitements sur la croissance radiale que les mesures classiques.

6 des 10 sites présentent des effets positifs ( $p < 5\%$ ) sur la croissance aérienne après traitement calcique (9 au seuil de probabilité  $p < 10\%$ ). Cette stimulation de croissance par un traitement calcique est aussi observée par Andersson et Persson (1988). Le gel a causé des dégâts à un certain nombre d'arbres pour le site 9 (Van den Burg 1994), rendant impossible l'évaluation

correcte de l'effet du traitement sur la croissance des arbres. La stimulation de la croissance est interprétée comme une réponse nutritive : l'amendement corrige le déficit en Ca et, par sa stimulation de la minéralisation et la meilleure compétitivité vis à vis de l'Al, augmente aussi la disponibilité d'autres éléments nutritifs.

Pour les expériences de laboratoire, le traitement  $\text{CaCO}_3$  a stimulé significativement la croissance aérienne des semis. Les niveaux de  $\text{Ca}^{2+}$  et  $\text{Mg}^{2+}$  étaient très faibles et de  $\text{K}^+$  faibles dans le sol utilisé pour ces expérimentations. Une stimulation par l'addition de Ca, un des éléments limitants, est donc attendu (Hüttl 1989, Hüttl et Zöttl 1993, Gobran *et al.* 1993, Belkacem et Nys 1995). Le rapport tige/racine augmente après le traitement  $\text{CaCO}_3$  comme cela a déjà été observé par Gobran *et al.* (1993) et Tagliavini *et al.* (1995), mais ceci doit être considéré comme un effet indirect du  $\text{CaCO}_3$  par stimulation de la minéralisation de l'azote (Belkacem et Nys 1995 et 1997) qui augmente ce rapport tige/racine (Seith *et al.* 1996, Beck 1996). Si la disponibilité en eau et en nutriments est limitée, ce rapport tige/racine diminue (Canadell et Roda 1991). Le  $\text{CaSO}_4$  qui avait stimulé la croissance sur les deux sites de la Croix-Scaille autant que le  $\text{CaCO}_3$ , n'a pas stimulé significativement la croissance des racines ni la croissance des tiges dans les expériences de laboratoire, et semble même provoquer une survie moindre dans l'expérience de 13 mois.

#### *La nutrition*

Les augmentations relatives de plusieurs éléments pour le site (1) de la Croix-Scaille en 1992 mais pas en 1993, suggèrent que l'effet du  $\text{CaSO}_4$  est rapide mais éphémère. La différence significative pour N, entre  $\text{CaCO}_3$  et les autres traitements, confirme l'effet carbonate sur la minéralisation de la matière organique (Hüttl et Zöttl 1993, Belkacem et Nys 1995).

Les valeurs mesurées, comparées aux seuils critiques (Bonneau 1995), montrent que les nutriments en N, P, Mn et K sont satisfaisantes mais pauvres pour le Mg à la Croix-Scaille. La nutrition en Ca – pauvre dans le témoin – est correcte dans les parcelles ayant reçu  $\text{CaCO}_3$  ou  $\text{CaSO}_4$ . Cette richesse relative en P et cette pauvreté en Mg et Ca concordent avec les observations du statut nutritif du sol. Pour l'ensemble des sites, la nutrition foliaire est améliorée. Ce résultat, associé avec l'augmentation de la croissance, suggère que non seulement les racines mais aussi leur fonctionnement sont stimulées par les traitements calciques.

Dans les expériences de laboratoire, les concentrations d'éléments dans les feuilles sont dans la fourchette des valeurs couramment observées (Keltjens et Van Loenen 1989, Ljungström et Nihlgård 1995) ; les concentrations foliaires en Ca, Mg et P sont faibles, particulièrement pour Mg et P après  $\text{CaSO}_4$  (Bonneau 1995). L'augmentation significative de Ca dans les racines et les feuilles était attendue car cela est souvent observé après traitement (Ljungström et Nihlgård 1995, Van Praag *et al.* 1997, Long *et al.* 1997, Hüttl et Zöttl 1993, Bonneau 1995), de même que la réduction du Mn, alors que les effets sur K, N et P sont plus aléatoires.

Pour l'ensemble des dix sites, les teneurs en éléments dans les racines fines sont différentes de celles des feuilles. L'effet général d'un traitement calcique peut être renforcé ou réduit selon le compartiment. Le changement est plus fort dans les feuilles pour Mg ( $\nearrow$ ) et Mn ( $\searrow$ ) que dans le sol, tandis qu'il est plus faible pour Ca ( $\nearrow$ ), Al ( $\searrow$ ) et K ( $\searrow$ ), K et Mn montrant des comportements opposés. Ceci suggère un prélèvement préférentiel et une allocation vers les

feuilles pour Mg et K ; et une rétention pour Al et Mn dans les racines, ou un prélèvement en dessous du potentiel du Ca.

Le  $\text{CaCO}_3$  stimule le prélèvement total de S, P, Mg, Ca et K et le pourcentage d'allocation de S, P et K vers la tige comme cela a été montré par Bengtsson *et al.* (1988) ; ils ont observé que l'Al réduisait le prélèvement de Ca, Mg et P, mais augmentait celui de K. Par contre, le  $\text{CaSO}_4$  stimule uniquement l'immobilisation totale de S, mais n'augmente pas son allocation relative vers la tige.

Cette augmentation de l'allocation vers la tige après  $\text{CaCO}_3$  confirme les observations de Gobran *et al.* (1993) pour le P vers la tige, ou en général l'allocation du carbone quand la disponibilité en nutriments augmente (Ericsson 1995), répondant à un enrichissement local (Robinson 1994). L'allocation de carbone vers les racines peut être augmentée, mais seulement en cas de déficience de N, P ou S, non pas pour le K ou le Mg (Ericsson 1995). Une telle hausse d'allocation a aussi été décrite en cas de toxicité aluminique (Seith *et al.* 1996), ou sur substrat pauvre (Olsthoorn et Tiktak 1991). Les plants limités en nutriments dépensent plus de carbone par unité d'acquisition de nutriments, car le carbone a une valeur moindre que ces nutriments limitants (Eissenstat et Yanai 1997).

7

CONCLUSION

## 7 Conclusion

Ce travail a permis d'établir des effets significatifs des traitements  $\text{CaCO}_3$  ou  $\text{CaSO}_4$  sur le système racinaire du chêne (*Quercus petraea* (M.) Liebl.). Les effets des traitements varient selon la saison et la station. Cependant, l'ensemble des expériences *in situ* et de laboratoire, nous permet de définir des lois générales et de décrire les mécanismes mis en oeuvre.

### 7.1 La généralisation

Pour répondre au premier objectif : - "Déterminer les effets d'un amendement dans la zone d'enracinement du chêne (*Quercus petraea* (M.) Liebl.), leurs évolutions dans le temps en fonction de l'âge du peuplement et des stations forestières." - six hypothèses de travail avaient été formulées au début de ce travail. Les réponses à ces questions sont les suivantes.

- 1) Première hypothèse : ce travail permet de conclure affirmativement : l'amendement augmente la valeur du pH du sol et la teneur en Ca échangeable, réduit l'Al échangeable, et stimule la minéralisation. Ceci est vrai pour l'ensemble des expériences *in situ* et de laboratoire.
- 2) Deuxième hypothèse : la réponse est aussi affirmative. La quantité de racines est augmentée en surface, et également en profondeur. Cet accroissement en profondeur est interprété comme une stimulation secondaire et serait dus aux prélèvements renforcés d'eau et de nutriments liés à une augmentation de la croissance des arbres, après que les changements chimico-physiques aient créé un environnement plus favorable pour l'activité de la faune et la microflore du sol, et la croissance racinaire.
- 3) Troisième hypothèse : l'interprétation se révèle plus complexe. La retenue du carbonate en surface et la mobilisation rapide du sulfate en profondeur se confirment. Par contre, le sulfate ne provoque pas d'accroissement de la quantité des racines à une profondeur plus importante que celle du carbonate, bien au contraire. Cela s'explique par le fait qu'il faut considérer à la fois les effets primaires et secondaires. Les effets primaires du  $\text{CaSO}_4$  sont dispersés sur toute la profondeur de 0 à 30 cm avec peu d'effets secondaires, tandis que le  $\text{CaCO}_3$  a des effets primaires en surface et secondaires à une plus grande profondeur (30 à 45 cm). Par ailleurs, ces résultats semblent différents de ce qui est le plus souvent observé en Allemagne ou en Scandinavie (diminution de la biomasse racinaire après un traitement Ca), mais la différence de produits, de dose et de type de sol ne permettent pas de conclure d'une façon générale.
- 4) Quatrième hypothèse : l'étude ne permet pas d'y répondre avec certitude. Néanmoins, des observations indirectes laissent à penser que cette hypothèse est vraisemblable c'est-à-dire qu'il y a stimulation de l'activité biologique par l'amendement, notamment la décomposition. Les indicateurs qui le montrent sont : la hausse du rapport racines vivantes/racines mortes, la baisse de mortalité de ces racines fines et l'augmentation des concentrations en nitrate au moins en surface, liées à cette stimulation de la minéralisation. Ces indicateurs sont constants dans les expériences *in situ* et celles de laboratoire.

5) Cinquième hypothèse : elle peut être vérifiée au moins pour son premier point. Avec le temps, l'effet positif de l'application des amendements sur la biomasse ou sur la longueur des racines fines disparaît, et la biomasse racinaire devient même plus faible par rapport au témoin. L'effet positif durerait de 20 à 25 ans selon les stations. Cependant, ce travail ne permet de conclure sur le changement éventuel du fonctionnement racinaire. Une analyse dendrochronologique des sites les plus anciens devrait être réalisée pour vérifier si la croissance actuelle est toujours stimulée par rapport au témoin.

Le traitement sulfate montre des réactions plus diverses : une stimulation de la quantité des racines fines *in situ* mais pas d'effet dans les expériences de laboratoire.

6) Sixième hypothèse : il y a changement des morphotypes ectomycorhiziens. Le carbonate stimule les morphotypes poilus aux dépens des types lisses (effet nutritif) et à l'intérieur même de ces types lisses (effet pH). Le sulfate, ou bien le mélange ou encore un traitement NPKCa (traitements plus riches ou plus réactifs) ont eu - d'une façon comparative - plus d'effet encore sur la stimulation des types poilus.

L'objectif 1 est donc atteint.

L'amendement  $\text{CaCO}_3$  a amélioré le contexte chimique des phases solides et solutions du sol. La valeur du pH, le Ca échangeable, la CEC et le taux de saturation en bases ont augmenté et l'Al échangeable est réduit. Ainsi, le carbonate a stimulé d'une façon significative et consistante la biomasse et la longueur des racines fines dans l'ensemble du profil. La biomasse et longueur des racines fines augmentent proportionnellement plus en profondeur, vraisemblablement en raison d'une mobilité suffisante du produit et / ou une stimulation indirecte suite à une photosynthèse plus élevée. La longueur spécifique augmente dans une première phase après amendement, puis tend à diminuer avec le temps (la biomasse étant davantage stimulée que la longueur). La présence des morphotypes ectomycorhiziens poilus augmente et celle des types lisses régresse. Ces effets persistent environ 20 à 25 ans après l'apport de l'amendement. Il en résulte un accroissement de la biomasse des arbres de 10 à 20 % (pour toutes les stations). La nutrition foliaire est améliorée pour le calcium, parfois aussi pour le magnésium.

Le traitement sulfate a moins d'effet sur le sol. Par contre, les concentrations dans la solution du sol notamment dans les expériences de laboratoire, pour la plupart des ions, sont plus élevées que pour le carbonate ou le témoin (à l'exception de  $\text{NO}_3^-$ ). Les racines ont été stimulées 1 à 5 ans après le traitement *in situ*, mais pas pour les expériences de laboratoire 4 à 13 mois après le traitement. La stimulation des racines *in situ* s'observe à une profondeur moins importante que pour le carbonate. L'effet sur les morphotypes ectomycorhiziens est, par contre, semblable : une stimulation des types poilus et une diminution des types lisses. La croissance des arbres n'est significativement augmentée que *in situ*. La nutrition foliaire n'est significativement améliorée que pour le soufre. Le traitement Mélange montre une réponse moyenne entre celles de ses deux composantes : le carbonate et le sulfate.

## 7.2 Les mécanismes

Ce deuxième objectif - "Déterminer dans quelle mesure ces modifications observées dans la zone d'enracinement correspondent à des changements dans la rhizosphère (pH rhizosphérique, capacité d'échange racinaire, sol et solution du sol rhizosphériques), et permettent d'expliquer ces différences observées." - , avait été formulé sous 4 hypothèses de travail.

1) Première hypothèse : elle est démontrée. L'amendement  $\text{CaCO}_3$  provoque une augmentation de la minéralisation enrichissant plutôt en  $\text{NO}_3^-$  les solutions du sol. Le prélèvement azoté par les racines utilise la forme  $\text{NO}_3^-$  et produit donc, en général, une alcalinisation de la zone rhizosphérique par rapport au témoin. Le  $\text{NH}_4^+$  est la forme dominante après  $\text{CaSO}_4$  et la zone d'alcalinisation reste limitée à l'apex.

2) La deuxième hypothèse est presque entièrement vérifiée : la zone racinaire du prélèvement (régime  $\text{NO}_3^-$ ) est plus étendue après  $\text{CaCO}_3$  (comme l'indique l'augmentation du pH de la rhizosphère) et l'occupation des sites d'échanges cationiques racinaires par le Ca est plus élevée, réduisant la part prise par Al et donc le risque de toxicité lié à cet élément. Comme cette différence entre traitements ne se manifeste que pour des racines brunes plus âgées (significativement plus de Ca et moins d'Al après  $\text{CaCO}_3$  ou  $\text{CaSO}_4$ ), cela veut dire que l'augmentation d'Al sur les sites d'échange ne se fait pas à la même vitesse pour tous les traitements en fonction du temps. En fait, les racines doivent être considérées physiologiquement plus jeunes dans les traitements calciques que dans le témoin. Ceci est vérifié aussi bien pour les racines d'origine *in situ* que celles de laboratoire ; mieux pour le carbonate que pour le sulfate.

3) Troisième hypothèse : elle s'est révélée complètement fautive. L'augmentation de la disponibilité en nutriments dans les solutions (notamment  $\text{NO}_3^-$ , Ca) par le carbonate et la meilleure compétitivité des cations basiques vis-à-vis de l'Al, ont pour conséquence que l'augmentation du prélèvement des éléments nutritifs par la racine n'entraîne pas une zone de déplétion rhizosphérique plus grande comparativement au témoin. Le niveau de prélèvement est plus élevé (comme le montre la quantité d'éléments immobilisée), mais la disponibilité d'éléments l'est davantage. Ceci n'a pas été vérifié pour le traitement sulfate. Cette augmentation des concentrations dans la rhizosphère peut provenir - à part le transport accru vers les racines - aussi d'une réaction d'altération et / ou de la minéralisation.

4) Quatrième hypothèse : elle s'est révélée correcte, mais incomplète. Ca et Mg ont augmenté dans les feuilles (*in situ*) ainsi que P, K et N (en laboratoire) après  $\text{CaCO}_3$ . Par contre, le sulfate n'a pas amélioré significativement la nutrition (en laboratoire) ou bien l'effet a été de courte durée (*in situ*).

La vérification de ces 4 hypothèses de travail a permis de mieux cerner les mécanismes expliquant l'augmentation de la croissance racinaire et celle des arbres, observées *in situ* et en laboratoire après  $\text{CaCO}_3$ , et à un moindre degré  $\text{CaSO}_4$ .

L'amendement carbonate augmente la disponibilité absolue (concentration) des cations basiques tels le Ca et le Mg, mais aussi la disponibilité relative (meilleurs rapports cation basique sur aluminium). L'augmentation de la biomasse et de la longueur des racines fines par le carbonate, peut, certes, être une réponse à un enrichissement en nutriments, mais, il semble que c'est surtout le fonctionnement de prélèvement du système racinaire qui soit amélioré. La mortalité, le turnover et le vieillissement physiologique sont réduits, le pH de la rhizosphère est plus élevé, et le prélèvement azoté se fait principalement sous la forme nitrate. L'augmentation de croissance des arbres et l'amélioration de la nutrition foliaire, ne sont donc pas seulement dues à une quantité de racines plus importante, mais aussi à un taux de prélèvement plus élevé. Les concentrations plus élevées de nutriments dans les solutions font, d'ailleurs, que les gradients rhizosphériques sont plus faibles, favorisant le prélèvement à un moindre coût. Le rapport Ca/Al, indicateur de toxicité potentielle, est généralement plus bas près de la racine, mais cette baisse du rapport Ca/Al est plus faible pour le traitement  $\text{CaCO}_3$  que pour le témoin. La tendance vers une longueur spécifique plus faible et un pourcentage plus élevé des racines fines dans la classe de 0.5-2.0 mm, suggère que les racines stockent une quantité plus importante d'éléments dans le traitement carbonate que dans le témoin. Cela renforce la conclusion d'une longévité plus grande et d'une optimisation de l'investissement, soit vers des racines à faible coût mais à vie courte, soit vers des racines un peu plus grosses qui vivent plus longtemps.

La Figure 7.1 montre - de façon synoptique et simplifiée - les effets des amendements  $\text{CaCO}_3$  sur le fonctionnement d'un écosystème de chêne.

*In situ* et en laboratoire, le traitement sulfate a moins d'effet sur le sol, mais beaucoup plus sur les concentrations dans la solution du sol. La croissance racinaire et la croissance des arbres sont augmentées *in situ*, mais pas celles des semis dans les expériences de laboratoire. La disponibilité absolue accrue (niveau des concentrations) ne semble donc pas une garantie d'une meilleure croissance. La raison est soit que la disponibilité actuelle est plus faible (compétition avec l'Al présent également à des concentrations élevées en solution), soit que la nutrition azotée se fasse sous la forme  $\text{NH}_4^+$  qui peut être concurrent pour les prélèvements des autres cations et par conséquent pour la croissance des chênes. *In situ*, la croissance a été stimulée sur le court terme (1 à 5 ans), mais pas en laboratoire (4 à 13 mois). Une autre explication peut être que *in situ* les produits ont été répandus en surface du sol sur la couche de litière, tandis qu'en laboratoire la moitié du produit a été mélangé avec l'horizon A. La différence de réponse serait dans ce cas liée à l'effet de l'humus (tempérant la mobilité du produit  $\text{CaSO}_4$  et ainsi les pertes par drainage).

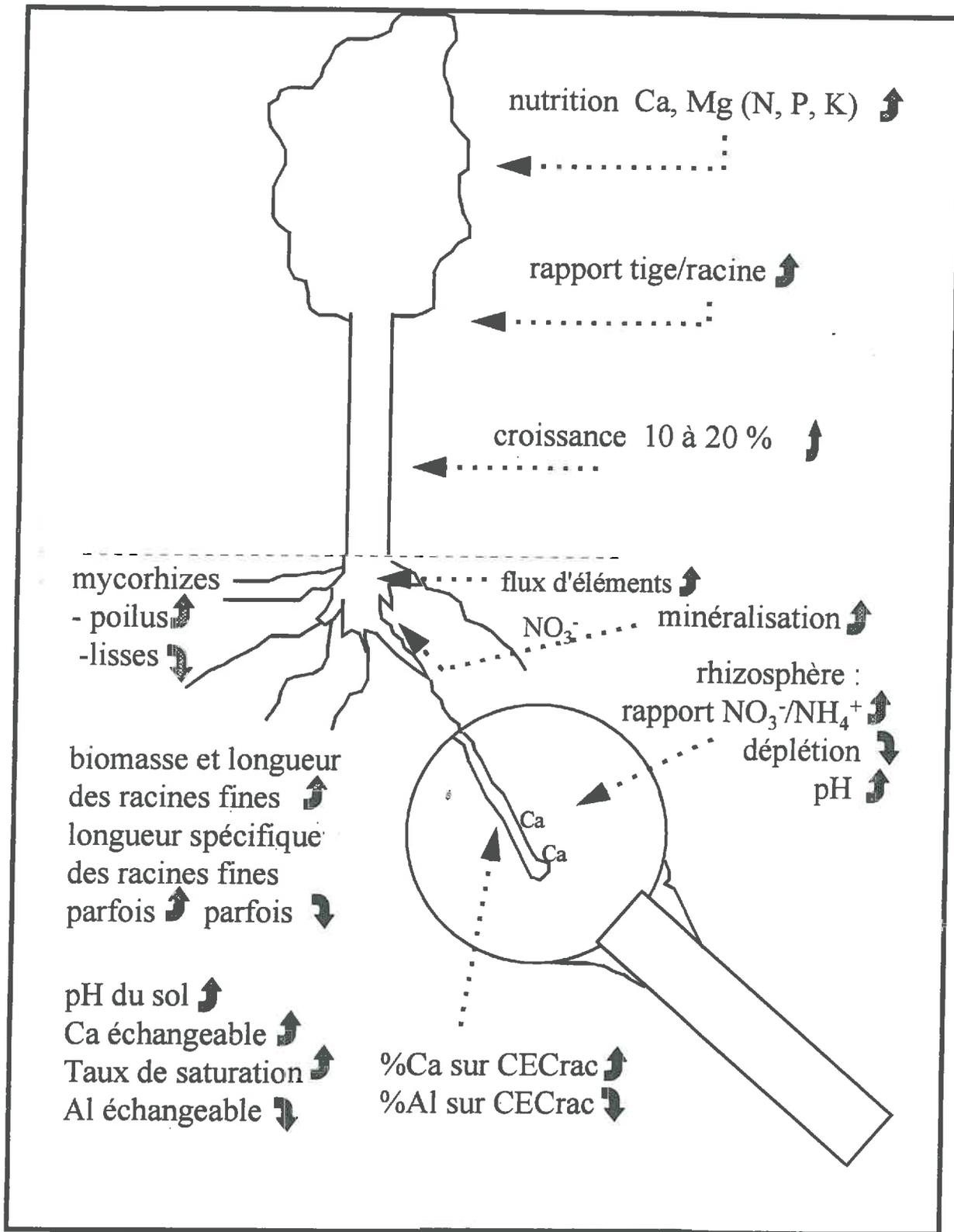


Figure 7.1 Organigramme des conclusions

### 7.3 Les indicateurs

L'objectif - "*Quels sont les paramètres du sol et de la racine qui ont changé de façon la plus systématique après apport de l'amendement? Est-il envisageable de définir un ensemble de méthodes et d'indicateurs utilisables en pratique pour évaluer l'état de fonctionnement de l'écosystème forestier*" - peut avoir une importance pratique.

L'ensemble des paramètres étudiés a été évalué. Les paramètres racinaires qui semblent les plus pertinents et relativement faciles à mettre en œuvre sont les suivants : rapport Ca/Al des racines fines et la teneur en P et N dans les racines fines pour au moins un niveau de surface et un niveau en profondeur du sol. En conjonction avec les autres indicateurs, tels les teneurs foliaires en Ca, Mg, P et K, ces paramètres racinaires peuvent apporter une information supplémentaire pour les évaluations du fonctionnement d'écosystèmes.

### 7.4 Les perspectives

1) Une augmentation du volume d'exploration (racines plus mycorhizes) est surtout importante pour des éléments nutritifs transportés principalement par diffusion (tels P, K, et dans un moindre mesure N). Comme le montrent les analyses du sol et du feuillage, le déficit en Ca a été résolu pour l'ensemble des stations *in situ*. Il reste surtout un déficit en P. Il serait donc intéressant de vérifier si l'augmentation de la biomasse, de la longueur des racines et aussi celle des morphotypes ectomycorhiziens poilus après la correction du déficit en Ca, n'est pas plutôt un effet de déficience en P que de Ca. Ce lien plus direct entre prélèvement de l'élément et le taille du système de prélèvement pour P, favoriserait cette hypothèse. Une étude sur l'effet du carbonate dans des sites sans déficit en P (par exemple après un mélange d'une fertilisation en P et d'un amendement carbonaté) pourrait aider à élucider cette hypothèse.

2) L'évaluation de la croissance des arbres est basée principalement sur quelques mesures de circonférences et hauteurs. Cela a montré l'augmentation de la croissance radiale des arbres d'environ 10 à 20 %. Cette augmentation est le résultat moyen après 10, 20 ou même 27 années de croissance depuis l'apport d'amendement, et ne donne pas d'information sur l'évolution actuelle de cette croissance. Pour les sites de Bercé (Gaie Mariée, mais surtout Rond du May ; sites 5 et 6) la biomasse totale des racines fines est actuellement moindre dans le traitement carbonate que dans le témoin. La question qui se pose est de savoir si cette biomasse réduite des racines fines, est capable de soutenir une croissance des arbres plus élevée (fonctionnement plus intense, répartition tige/racine plus élevée). Pour cela, une analyse dendrochronologique de la croissance (évaluation par anneau de croissance) serait un outil très approprié.

3) Le rôle spécifique des racines et des mycorhizes dans les prélèvements est difficile à individualiser. Dans cette étude l'exploration du sol par les racines et par les hyphes mycorhiziens est stimulé. Une étude visant à déterminer la contribution de chacun de ces deux

agents pour l'alimentation hydrique et minérale pourrait nous apprendre davantage sur les mécanismes : quelles sources de nutriments sont utilisées, quelle est l'influence des racines et des mycorhizes sur l'altération et il y a-t-il un concept d'un anneau défaillant (la réaction du système étant déterminée par l'élément le plus limitant)? Et évidemment, quel est l'ampleur de l'allocation de carbone vers les racines et les mycorhizes pour les prélèvements?

4) L'amendement  $\text{CaCO}_3$  augmente la taille moyenne des racines fines, comme l'indiquent la baisse de la longueur spécifique et la plus grande proportion des racines dans la classe 0.5 - 2.0 mm de diamètre. Il s'agit d'une optimisation de la longévité des racines. Faut-il investir dans des racines à faible densité et à longueur spécifique élevée, ou plutôt dans des racines plus durables? Cela dépend du bilan des coûts énergétiques de fabrication et de maintenance de ces racines. Il serait intéressant de comparer les coûts, l'allocation, la longévité et le stockage entre l'amendement  $\text{CaCO}_3$  et le témoin lors d'autres études.

5) Le rapport Ca/Al dans la solution du sol, indicateur potentiel de la toxicité, est significativement différent entre les solutions du sol brut et rhizosphérique. Les ions Ca et Al arrivant par convection près des racines, ne sont pas prélevés de la même manière. Le Ca est prélevé préférentiellement et l'Al souvent exclu. La baisse du rapport Ca/Al dans les solutions plus proches des racines, est donc logique. Une évaluation de la toxicité tenant compte uniquement des rapports Ca/Al dans la solution du sol brut n'est donc pas tout à fait justifiée. Pour une évaluation correcte, il faudrait tenir compte que la rhizosphère change ce rapport d'au moins deux manières. Tout d'abord, l'amplitude du gradient rhizosphérique (dans quelle mesure ce rapport baisse-t-il à proximité des racines) doit être considéré. Et ensuite il y a l'influence de matières organiques dissoutes qui peuvent s'accumuler proche des racines ainsi que les exsudats racinaires (ayant un effet bénéfique sur la forme et toxicité de l'Al).

6) Des apports modérés de calcium (1 à 2 t eq.  $\text{CaO ha}^{-1}$ ) ont stimulé le développement des racines et le prélèvement des éléments nutritifs sans effets négatifs sur la distribution verticale des racines. La conséquence est un gain de croissance radiale des arbres de 10 à 20 %. Ainsi, les résultats de ces travaux ont des retombés pratiques pour les gestionnaires. Une fois le diagnostic établi (analyses foliaires et du sol), des traitements  $\text{CaCO}_3$  (et probablement aussi  $\text{CaSO}_4$ ) peuvent être envisagés, éventuellement en combinaison avec d'autres éléments (N, P, K, Mg) s'ils sont déficitaires, pour stimuler la croissance des arbres et rétablir l'équilibre nutritif optimal. Selon l'urgence (état de santé de la forêt), des formes  $\text{CaSO}_4$  ou des mélanges  $\text{CaCO}_3$  et  $\text{CaSO}_4$ , pourraient être préférés en raison de leur action plus rapide.

7) Cette étude a permis d'établir l'effet d'un ou plusieurs traitements Ca sur plusieurs compartiments (sol, solution, racine, croissance et nutrition de l'arbre, rhizosphère). Cette approche multi-compartiment, bien qu'un peu statique, permet d'avoir une vue plus globale de la problématique d'amendement vis-à-vis de la croissance racinaire et des prélèvements nutritifs. Toutefois elle ne permet pas toujours d'expliquer les effets observés, notamment en ce qui concerne le rôle supposé des acteurs biologiques du système. Il serait donc appréciable d'étendre ce travail vers un ou plusieurs compartiments biologique (nématodes, bactéries, vers de terre etc.) pour compléter la vue globale.

8) Pour passer aux conditions de terrain, il serait préférable que des méthodes utilisées en laboratoire pour cette étude, soient également appliquées *in situ*, notamment en ce qui concerne le fonctionnement rhizosphérique. Les micro-bougies, dans un premier temps, seraient un bon atout pour avancer dans la compréhension du fonctionnement de la rhizosphère. L'usage d'autres techniques novatrices, tels les isotopes, devraient également être envisagées. Cela permettrait de vérifier et valider d'une façon plus explicative l'effet des amendements sur la rhizosphère (par exemple si la stimulation des prélèvements résulte vraiment en plus de stockage dans les racines ou non).

REFERENCES BIBLIOGRAPHIQUES

## Références bibliographiques

- Abrahamsen G 1983 Sulphur pollution: Ca, Mg and Al in soil water and possible effects on forest trees. *In* Effects of accumulation of air pollutants in forest ecosystems. Eds. B Ulrich & J Pankrath. pp 207-218. D. Reidel Publ. Co., Boston.
- Adams F et Moore B L 1983 Chemical factors affecting root growth in subsoil horizons of coastal plain soils. *Soil Sci. Soc. Am. J.* 47, 99-102.
- Agerer R (Ed.) 1993 Colouratlas of Ectomycorrhizae. Institut für Systematische Botanik, Universität München. Eichhorn Verlag Eduard Dietenberger, Schwäbisch Gmünd, Allemagne.
- Aggangan N S, Dell B et Malajczuk N 1996 Effects of soil pH on the ectomycorrhizal response of *Eucalyptus urophylla* seedlings. *New Phytol.* 134, 539-546.
- Aldinger E 1987 Elementgehalte in Boden in Nadeln verschieden stark geschädigter Fichten-Tannen Bestände auf Praxis Kalkungsflächen im Buntsandstein-Schwarzwald. *Freiburger Bodenkdl. Abh.* 19, 1-266.
- Andersson F et Persson T 1988 Liming as a measure to improve soil and tree conditions in areas affected by air pollution: results and experiences of ongoing research programme. *Naturvårdsverket rapport 3518*, Sweden. 131 p.
- André J P 1976 Les propriétés d'échangeur cationique de la tourbe de sphaignes: échanges bicationiques entre le proton et un cation métallique. *Ann. Agron.* 27, 17-31.
- Antibus R K et Linkins III A E 1992 Effects of liming on a red pine forest floor on mycorrhizal numbers and mycorrhizal and soil acid phosphatase activities. *Soil Biol. Biochem.* 24, 479-487.
- Arnebrant K et Söderström B 1992 Effects of different fertilizer treatments on ectomycorrhizal colonization potential in two Scots pine forests in Sweden. *For. Ecol. Manage.* 53, 77-89.
- Arnolds E 1988 The changing macromycete flora in the Netherlands. *Trans. Br. Mycol. Soc.* 90, 391-406.
- Asp H, Bengtsson B et Jensen P 1988 Growth and cation uptake in Spruce (*Picea abies* Karst) grown in sand culture with various aluminium constants. *Plant and Soil* 111, 127-133.
- Badeau V, Becker M, Bert G D, Dupouey J-L, Lebourgeois F et Picard J-F 1996 Long-term growth trends of trees : ten years of dendrochronological studies in France. *In* Growth trends in European forests. Eds. H Spiecker, K Mielikäinen, M Kohl et J-P Skovsgaard. pp 167-181. Springer-Verlag, Berlin Heidelberg New York.
- Barcelo J, Guevera P et Poschenrieder C 1993 Silicon amelioration of aluminium toxicity in teosinte (*Zea mays* L. ssp. *mexicana*). *Plant and Soil* 154, 249-255.
- Bashan Y et Levanony H 1989 Effect of root environment on proton efflux in wheat roots. *Plant and Soil* 119, 191-197.
- Beck E H 1996 Regulation of shoot/root ratio by cytokinins from roots in *Urtica dioica*: Opinion. *Plant and Soil* 185, 3-12.
- Belkacem S 1993 Etude de la resaturation des sols acides soumis à des forts apports acides: effet des formes et doses d'amendements sur le fonctionnement d'un sol acide forestier. PhD Thesis, University Nancy I. 188 p.
- Belkacem S et Nys C 1995 Consequences of liming and gypsum top-dressing on nitrogen and carbon dynamics in acid forest soils with different humus forms. *Plant and Soil* 173, 79-88.
- Belkacem S et Nys C 1997 Effects of liming and gypsum regimes on chemical characteristics of an acid forest soil and its leachates. *Ann. Sci. For.* 54, 169-180.

- Bengtsson B, Asp H, Jensén P et Berggren D 1988 Influence of aluminium on phosphate and calcium uptake in beech (*Fagus sylvatica*) grown in nutrient solution and soil solution. *Physiol. Plantarum* 74, 299-305.
- Black A S et Cameron K C 1984 Effect of leaching on soil properties and growth following lime and gypsum amendments to a soil with an acid subsoil. *NZJ Agric. Res.* 27, 195-200.
- Blaise T et Garbaye J 1983 Effets de la fertilisation minérale sur les ectomycorhizes d'une hêtraie. *Acta Oecologica, Oecol. Plant.* 4 (18), 165-169.
- Böhm W 1979 Methods of studying root systems. *Ecological Studies* 33. Springer Verlag, Berlin. 188 p.
- Boer W de, Hundscheid M P J, Schotman J M T, Troelstra S R et Laanbroek H J 1993. *In situ* net N transformations in pine, fir, and oak stands of different ages on acid sandy soil, 3 years after liming. *Biology and Fertility of Soils* 15, 120-126.
- Boiffin V 1997 Contribution à l'étude de la régulation du métabolisme carboné de l'ectomycorhize d'*Eucalyptus globulus* - *Pisolithus tinctorius* ; caractérisation, clonage et expression de l'isocitrate déshydrogénase à NADP de la racine. Thèse, Université Paris-Sud. 115 p.
- Bolan N S 1991 A critical review on the role of mycorrhizal fungi in the uptake of phosphorus by plants. *Plant and Soil* 134, 189-207.
- Bonneau M 1995 Fertilisation des forêts dans les pays tempérés. Théorie, bases du diagnostic, conseils pratiques, réalisations expérimentales. ENGREF, Nancy. 367 p.
- Bonneau M, Landmann G et Nys C 1990 Fertilization of declining conifer stands in the Vosges and in the French Ardennes. *Water, Air and Soil Pollution* 54, 577-594.
- Bouchon J, Nys C et Ranger J 1985 Cubage, biomasse et minéralomasse: comparaison de trois taillis simples des Ardennes primaires. *Acta Oecologica/Oecol. Plant.* 6 (20), 53-72.
- Boudot J P, Becquer T, Merlet D et Rouiller J 1994 Aluminium toxicity in declining forests: a general overview with a seasonal assessment in a silver fir forest in the Vosges mountains (France). *Ann. Sci. For.* 51, 27-51.
- Bowen G D 1984 Tree roots and the use of soil nutrients. *In* Nutrition of plantation forests. Eds. G D Bowen & E K S Nambiar. pp 147-149. Academic Press, London.
- Bowen G D 1993 Appendix B: The rhizosphere. *In* Tropical soil biology and fertility: a handbook of methods. Eds. J M Anderson & J S I Ingram. pp 109-120. CAB International, United Kingdom.
- Boxman A W, Cobben P L W et Roelofs J G M 1994 Does (K+Mg+Ca+P) fertilization lead to recovery of tree health in a nitrogen stressed *Quercus rubra* L. stand? *Environ. Pollut.* 85, 297-303.
- Breemen N van, Mulder J et Driscoll C T 1983 Acidification and alkalization of soils. *Plant and Soil* 75, 283-308.
- Burg J van den 1984 Aluminiumgehalten van een aantal boomsoorten: een samenvatting van enige literatuurgegevens. Rapport 'De Dorschkamp' nr 386, Wageningen. 267 p.
- Burg J van den 1994 National research project on forest fertilization 1986 - 1991. Volume 4. The effects of liming on vitality and growth of six stands in the state forest of St. Anthonis, 1988 - 1991 (In Dutch). IBN-report 104 Institute for Forestry and Nature Research (IBN-DLO), Wageningen, 89 pp.
- Burke M K et Raynal D J 1994 Fine root growth phenology, production, and turnover in a northern hardwood forest ecosystem. *Plant and Soil* 162, 135-146.
- Büttner V et Leuschner C 1994 Spatial and temporal patterns of fine root abundance in a mixed oak-beech forest. *For. Ecol. Manage.* 70, 11-21.
- Canadell J et Roda F 1991 Root biomass of *Quercus ilex* in a montane Mediterranean forest. *Can. J. For. Res.* 21, 1771-1778.

- Callot G, Chamayou H, Maertens C et Salsac L 1982 Mieux comprendre les interactions sol-racine ; incidence sur la nutrition minérale. INRA, Paris.
- Carnol M, Ineson P, Anderson J M, Beese F, Berg M P, Bolger T, Coûteaux M M, Cudlin P, Dolan S, Raubuch M et Verhoef H A 1997 The effects of ammonium sulphate deposition and root sinks on soil solution chemistry in coniferous forest soils. *Biogeochemistry* 38, 255-280.
- Carvalho M C S et Van Raij B 1997 Calcium sulphate, phosphogypsum and calcium carbonate in the amelioration of acid subsoils for root growth. *Plant and Soil* 192, 37-48.
- Chamuah, G S et Dey, S K 1982 Cation exchange of clonal tea plants and its implications for fertilizer responses. *J. Sci. Food. Agric.* 33, 309-317.
- Clarkson D T et Sanderson J 1971 Inhibition of the uptake and long-distance transport of calcium by aluminium and other polyvalent cations. *J. Exp. Bot.* 22, 837-851.
- Clemensson-Lindell A et Asp H 1995 Fine-root morphology and uptake of  $^{32}\text{P}$  and  $^{35}\text{S}$  in a Norway spruce (*Picea abies* (L.) Karst.) stand subjected to various nutrient and water supplies. *Plant and Soil* 173, 147-155.
- Clemensson-Lindell A et Persson H 1993 Long-term effects of liming on the fine-root standing crop of *Picea abies* and *Pinus sylvestris* in relation to chemical changes in the soil. *Scan. J. For. Res.* 8, 384-394.
- Cronan C S 1991 Differential adsorption of Al, Ca and Mg by roots of red spruce (*Picea rubens* Sarg.). *Tree Physiol.* 8, 227-239.
- Cronan C S et Grigal D F 1995 Use of Calcium/Aluminum ratios as indicators of stress in forest ecosystems. *J. Environ. Qual.* 24, 209-226.
- Curtin D et Smillie G W 1983 Soil solution composition as affected by liming and incubation. *Soil Sci. Soc. Am. J.* 47, 701-707.
- Curtin D et Smillie G W 1986 Effects of liming on soil chemical characteristics and grass growth in laboratory and long-term field amended soils. I. Soil chemistry. *Plant and Soil* 95, 15-22.
- Czerney P 1968 Über den Einfluß der Kalkdüngung auf die chemischen Eigenschaften von Fichtenhumus. *Archiv für Forstwesen* 17, 513-530.
- Darrah P R 1993 The rhizosphere and plant nutrition: a quantitative approach. *Plant and Soil* 155/156, 1-20.
- Deans J D 1979 Fluctuations of the soil environment and fine root growth in a young Sitka spruce plantation. *Plant and Soil* 52, 195-208.
- Delmas I 1984 Nutrition minérale comparée des chênes sessiles et pedunculés de trois massifs forestiers: La Reine, Champenoux, Tronçais. DEA de Biologie Végétale, Université de Nancy I. 60 p.
- Derome J 1990/91 Effects of forest liming on the nutrient status of podzolic soils in Finland. *Water, Air and Soil Pollution* 54, 337-350.
- Devèvre O 1990 Mise en évidence expérimentale d'une microflore rhizosphérique délétère associée au dépérissement de l'épicéa en France et en Allemagne. DEA de Biologie Forestière Univ. Nancy I. 80 p.
- Dieffenbach A, Göttlein A et Matzner E 1997 *In situ* soil solution chemistry in an acid forest soil as influenced by growing roots of Norway spruce (*Picea abies* [L.] Karst.) *Plant and Soil* 192, 57-61.
- Dufey J E et Braun R 1986 Cation exchange capacity of roots: titration, sum of exchangeable cations, copper adsorption. *J. Plant Nutr.* 9, 1147-1155.
- Dufey, J E, Armory, D E et Braun, R 1985 Propriétés électriques et sélectivité d'échange ionique des racines. *Pédologie* 35, 231-249.

- Dufey J E, Drimmer D, Lambert I et Dupont P 1991 Composition of root exchange sites in acidic soil solutions. *In* Plant roots and their environment. Eds. B L McMichael & H Persson. Elseviers Science Publishers. pp 31-38.
- Ebben U 1989 Die toxische Wirkung von Aluminium auf das Wurzelwachstum der Buche. *AFZ* 44, 781-783.
- Edmeades D C et Judd M J 1980 The effects of lime on the magnesium status and equilibria in some new Zealand topsoils. *Soil Sci.* 129, 156-161.
- Egerton-Warburton L M, Kuo J, Griffin B J et Lamont B B 1993 The effect of aluminium on the distribution of calcium, magnesium, and phosphorus in mycorrhizal and non-mycorrhizal seedlings of *Eucalyptus rudis*: a cryo-microanalytical study. *Plant and Soil* 155/156, 481-484.
- Eissenstat D M 1991 On the relationship between specific root length and the rate of root proliferation: a field study using citrus rootstocks. *New Phytol.* 118, 63-68.
- Eissenstat D M et Yanai R D 1997 The ecology of root lifespan. *Advances in Ecological Research* 27, 1-60.
- Eldhuset T, Göransson A et Ingestadt T 1987 Aluminium toxicity in forest tree seedlings. *In* Effects of atmospheric pollutants on forest wetlands and agricultural ecosystems. Eds. T C Hutchinson & K M Meema. pp 401-409. Springer-Verlag, Berlin.
- Ericsson T 1995 Growth and shoot:root ratio of seedlings in relation to nutrient availability. *Plant and Soil* 168/169, 205-214.
- Ericsson T, Göransson A, Van Oene H et Gobran G 1995 Interactions between aluminium, calcium and magnesium - Impacts on nutrition and growth of forest trees. *Ecol. Bull.* 44, 191-196.
- Eriksson H M et Rosen K 1994 Nutrient distribution in a Swedish tree species experiment. *Plant and Soil* 164, 51-59.
- Erland S et Söderström B 1990 Effects of liming on ectomycorrhizal fungi infecting *Pinus sylvestris* L. I. Mycorrhizal infection in limed humus in the laboratory and isolation of fungi from mycorrhizal roots. *New Phytol.* 115, 675-682.
- Espiau P et Pedro G 1980 Caractérisation du complexe d'échange des sols acides. Le taux d'acidité d'échange et sa signification pédogénétique sous climat tempéré. *Ann. agron.* 31, 363-383.
- Falkengren-Grerup U, Brunet J, Quist M E et Tyler G 1995 Is the Ca:Al ratio superior to pH, Ca or Al concentrations of soils in accounting for the distribution of plants in deciduous forests? *Plant and Soil* 177, 21-31.
- Fehlen N et Picard J-F 1994 Influence de la fertilisation sur la végétation spontanée et la croissance radiale de l'épicéa commun (*Picea abies* L. [Karst.]) dans une plantation adulte des Ardennes Françaises. *Ann. Sci. For.* 51, 569-580.
- Finér L, Messier C et De Grandpré L 1997 Fine-root dynamics in mixed boreal conifer - broad-leaved forest stands at different successional stages after fire. *Can. J. For. Res.* 27, 304-314.
- Fiskesjö G 1989 Aluminium toxicity in root tips of *Picea abies* L. Karst., *Fagus sylvatica* L., and *Quercus robur* L. *Hereditas* 111, 149-157.
- Fogel R 1983 Root turnover and productivity of coniferous forests. *Plant and Soil* 71, 75-85.
- Foster R C et Bowen G D 1982 Plant surface and bacterial growth: the rhizosphere and rhizoplane. *In* Phytopathogenic Prokaryotes I. Eds. M S Mount & G H Lacey. pp 159-185. Academic Press, New York.
- Gahoonia T S et Nielsen N E 1992 Control of pH at the soil-root interface. *Plant and Soil* 140, 49-54.
- Garbaye J et Bonneau M 1975 Premiers résultats d'un essai de fertilisation sur plantation de chêne rouvre (*Quercus sessiliflora*). *Ann. Sci. For.* 32, 175-183.

- Garbaye J et Churin J-L 1997 Growth stimulation of young oak plantations inoculated with the ectomycorrhizal fungus *Paxillus involutus* with special reference to summer drought. For. Ecol. Manage. 98, 221-228.
- Garbaye J et Guehl J-M 1997 Le rôle des ectomycorhizes dans l'utilisation de l'eau par les arbres forestiers. RFF 49, 110-120.
- Garbaye J, Leroy P et Oswald H 1974 Premiers résultats de cinq années de fertilisation sur jeunes peuplements de chêne en forêt de Bercé. RFF 26, 51-58.
- Garbaye J, Menez J et Wilhelm M E 1986 Les mycorhizes des jeunes chênes dans les pépinières et les régénérations naturelles du Nord-est de la France. Acta Oecologica, Oecol. Plant. 7 (21), 87-96.
- Geelhoed J S, Van Riemsdijk W H et Findenegg G R 1997 Effects of sulphate and pH on the plant-availability of phosphate adsorbed on goethite. Plant and Soil 197, 241-249.
- Gehrmann J 1984 Einfluß von Bodenversauerung und Kalkung auf die Entwicklung von Buchenverjüngungen (*Fagus sylvatica* L.) im Wald. Berichte des Forschungszentrum Waldökosysteme/Waldsterben Göttingen, Band 1.
- George E et Marschner H 1996 Nutrient and water uptake by roots of forest trees. Z. Pflanzenernaehr. Bodenk. 159, 11-21.
- George E, Seith B, Schaeffer C et Marschner H 1997 Responses of *Picea*, *Pinus* and *Pseudotsuga* roots to heterogeneous nutrient distribution in soil. Tree Physiol. 17, 39-45.
- Gijsman A J 1990 Nitrogen nutrition and rhizosphere pH of Douglas-fir. Ph.D. Thesis. Van Denderen bv Leiden. Rijksuniversiteit Groningen, the Netherlands.
- Glatzel G, Kazda M et Sieghardt M 1986 Zur Frage der Melioration versauerter Böden aus schadstoffbelasteten Buchenwäldern durch Zufuhr von Kalk oder halbgebranntem Dolomit. Ein Gefassversuch mit Rotbuche (*Fagus sylvatica*). Z. Bodenk. Pflanzernähr. 149, 658-667.
- Gobran G R et Clegg S 1996 A conceptual model for nutrient availability in the mineral soil-root system. Can. J. Soil Sci. 76, 125-131.
- Gobran G R, Fenn L B, Persson H et Al Windi I 1993 Nutrition response of Norway spruce and willow to varying levels of calcium and aluminium. Fertilizer Research 34, 181-189.
- Godbold DL, Berntson GM et Bazzaz FA 1997 Growth and mycorrhizal colonization of three north American tree species under elevated atmospheric CO<sub>2</sub>. New Phytol. 137, 433-440.
- Godbold D L, Tischner R et Hüttermann A 1987 Effects of heavy metals and aluminium on the root physiology of spruce (*Picea abies* Karst.) seedlings. In Effects of atmospheric pollutants on forest wetlands and agricultural ecosystems. Eds. T C Hutchinson & K M Meema. pp 387-400. Springer-Verlag, Berlin.
- Göransson A et Eldhuset T D 1987 Effects of aluminum on growth and nutrient uptake of *Betula pendula* seedlings. Physiol. Plant. 69, 193-199.
- Göransson A et Eldhuset T D 1991 Effects of aluminium on growth and nutrient uptake of small *Picea abies* and *Pinus sylvestris* plants. Trees 5, 136-142.
- Göttlein A, Hell, U et Blasek R 1996. A system for micro-scale tensiometry and lysimetry. Geoderma 69, 147-156.
- Göttsche D 1972 Verteilung von Feinwurzeln und Mykorrhizen im Bodenprofil eines Buchen- und Fichtenbestandes im Solling. Mitt. Bundesforschungsanst. Forst- Holzwirtsch. 88, 1-102.
- Grauer U E et Horst W J 1990 Effect of pH and nitrogen source on Al tolerance of rye (*Secale cereale* L.) and yellow lupin (*Lupinus luteus* L.). Plant and Soil 127, 13-21.
- Grier C C, Vogt K A, Keyes M R et Edmonds R L 1981 Biomass distribution and above- and below-ground production in young and mature *Abies amabilis* zone ecosystems of the Washington Cascades. Can. J. For. Res. 11, 155-167.

- Grove J H et Sumner M E 1985 Lime-induced magnesium stress in corn: Impact on magnesium and phosphorus availability. *Soil Sci. Soc. Am. J.* 49, 1192-1996.
- Grove J H, Sumner M E et Syers J K 1981 Effect of lime on exchangeable magnesium in variable surface soils. *Soil Sci. Soc. Am. J.* 45, 497-500.
- Guan X 1997 Nutrient availability in forest soils. Rhizospheric and sequential leaching studies. Thèse. *Acta Universitatis Agriculturae Sueciae Silvestria* 36. Uppsala, Sweden.
- Hagen T 1992 De effecten van mineralengiften of de fijne wortelontwikkeling van grove den in een herbebossingsperceel op arme zandgrond. *Agr. Hogeschool Delft, IBN-DLO Wageningen.* 35 p.
- Hämmerli F et Stadler B 1989 Eichenschäden: Eine Übersicht zur Situation in Europa und der Schweiz. *Schweiz. Z. Forstwesen* 5, 357-374.
- Harley J L et Harley E L 1987 A checklist of mycorrhiza in the British flora. *New Phytol.* 105 Supplement, 1-102.
- Häußling M, Jorns C A, Lehmbecker G, Hecht-Buchholz C et Marschner H 1988 Ion and water uptake in relation to root development in Norway spruce (*Picea abies* (L.) Karst.). *J. Plant Physiol.* 133, 486-491.
- Häußling M, Leisen E, Marschner H et Römheld V 1985 An improved method for non-destructive measurements of the pH at the root-soil interface (rhizosphere). *J. Plant Physiol.* 117, 371-375.
- Häußling M, Leisen E et Marschner H 1990 Gradienten von pH-Werten und Nährstoffaufnahme-raten bei Langwurzeln von Fichten (*Picea abies* (L.) Karst) unter kontrollierten Bedingungen und auf Standorten in Baden-Württemberg. *Kali-Briefe* 20, 431-439.
- Haynes R J et Ludecke T E 1981 Effects of lime and phosphorus applications on concentrations of available nutrients and on P, Al and Mn uptake by two pasture legumes in an acid soil. *Plant and Soil* 62, 117-128.
- Hecht-Buchholz C, Jorns C A et Keil P 1987 Effect of excess aluminum and manganese on Norway spruce seedlings as related to magnesium nutrition. *J. Plant Nutr.* 10, 1103-1110.
- Heilman P et Ekman G 1973 Response of Douglas-fir and Western Hemlock seedlings to lime. *For. Sci.* 19, 220-224.
- Helmisaari H-S 1997 Vitality of trees and forest ecosystems - concepts and criteria. In: Imbalanced forest nutrition - vitality measures. A SNS-project 1993-1996. Final and work report. Eds. F Andersson, F Braekke & L Hallbäck. pp 158-175. Section of Systems Ecology, Swedish University of Agricultural Sciences.
- Helmisaari H-S et Hallbäck L 1998 Fine-root biomass and biomass production in limed and fertilized Norway spruce (*Picea abies* (L.) Karst.) stands. submitted to *For. Ecol. Manage.*
- Hendershot W H, Warfvinge P, Courchesne F et Sverdrup H U 1991 The mobile anion concept - Time of a reappraisal? *J. Environ. Qual.* 20, 505-509.
- Hendriks L et Jungk A 1981 Erfassung der Mineralstoffverteilung in Wurzelnähe durch getrennte Analyse von Rhizo- und Restboden. *Z. Pflanzenernähr. Bodenk.* 144, 276-282.
- Hinsinger P, Dufey J E et Jaillard J 1991 Biological weathering of micas in the rhizosphere as related to potassium adsorption by plant roots. *In* Plant roots and their environment. Eds. B.L. McMichael & H. Persson. pp 98-105. Elseviers, Amsterdam.
- Hinsinger P et Jaillard B 1990 Simulating a macroscopic rhizosphere for measuring potassium depletion in the close vicinity of rape roots. *Symbiosis* 9, 77-81.
- Hinsinger P, Jaillard B et Dufey J E 1992 Rapid weathering of a Trioctahedral mica by the roots of ryegrass. *Soil Sci. Soc. Am. J.* 56, 977-982.
- Hüttl R F 1989 Liming and fertilization as mitigating tools in declining forest ecosystems. *Water, Air and Soil Pollution* 44, 93-118.

- Hüttl R F 1991 Die Nährelementversorgung geschädigter Wälder in Europa und Nordamerika. Freib. Bodenkl. Abh. 28. Universität de Freiburg, Allemagne. 440 p.
- Hüttl R F et Zöttl H W 1993 Liming as a mitigation tool in Germany's declining forests - reviewing results from former and recent trials. For. Ecol. Manage. 61, 325-338.
- Jaillard B, Ruiz L et Arvieu J C 1996 pH mapping in transparent gel using color indicator videodensitometry. Plant and Soil 183, 85-95.
- Jongmans A G, Van Breemen N, Lundström U, Van Hees P A W, Finlay R D, Srinivasan M, Unestam T, Giesler R, Melkerud P-A et Olsson M 1997 Rock-eating fungi. Nature 389, 682-683.
- Joslin J D et Henderson G S 1987 Organic matter and nutrients associated with fine root turnover in a white oak stand. For. Sci. 33, 330-346.
- Joslin J D et Wolfe M H 1989 Aluminum effects on northern red oak seedling growth in six amended forest soil horizons. Soil Sci. Soc. Am. J. 53, 274-285.
- Kårén O et Nylund J-E 1997 Effects of ammoniumsulphate on the community structure and biomass of ectomycorrhizal fungi in a Norway spruce stand in south western Sweden. Can. J. Bot. 75, 1638-1642.
- Kelly J M et Joslin J D 1989 Mass and chemical composition of roots in two second-growth Oak forests in Eastern Tennessee. For. Ecol. Manage. 27, 87-92.
- Keltjens W G 1990 Effects of aluminium on growth and nutrient status of Douglas-fir seedlings grown in culture solution. Tree Physiol. 6, 165-175.
- Keltjens W G 1995 Magnesium uptake by Al-stressed maize plants with special emphasis on cation interactions at root exchange sites. Plant and Soil 171, 141-146.
- Keltjens W G et Dijkstra W J 1991 The role of magnesium and calcium in alleviating aluminium toxicity in wheat plants. In Plant-soil interactions at low pH. Eds. R J Wright *et al.* pp 763-768. Kluwer Academic Publishers, the Netherlands.
- Keltjens W G et van Loenen E 1989 Effects of aluminium and mineral nutrition on growth and chemical composition of hydroponically grown seedlings of five different forest tree species. Plant and Soil 119, 39-50.
- Keltjens W G et Van Ulden P S R 1987 Effects of Al on nitrogen ( $\text{NH}_4^+$  and  $\text{NO}_3^-$ ) uptake, nitrate reductase activity and proton release in two sorghum cultivars differing in Al tolerance. Plant and Soil 104, 227-234.
- Kestemont P 1975 Biomasse, nécromasse et productivités aériennes ligneuses de quelques peuplements forestiers en Belgique. Thèse, Université libre de Bruxelles. 334 p.
- Keyes M R et Grier C C 1981 Above- and below-ground net production in 40-year old Douglas-fir stands on low and high productivity sites. Can. J. For. Res. 11, 599-605.
- Klemmedson, J O, Rehfuss K E, Makerschin F et Rodenkirchen H 1989 Nitrogen mineralization in lime- and gypsum amended substrates from ameliorated acid forest soils. Soil Science 147, 55-63.
- Kölling C, Pauli B, Häberle K-H et Rehfuss K E 1997 Magnesium deficiency in young Norway spruce (*Picea abies* [L.] Karst.) trees induced by  $\text{NH}_4\text{NO}_3$  application. Plant and Soil 195, 283-291.
- Kruger E et Sucoff E 1989 Growth and nutrient status of *Quercus rubra* L. in response to Al and Ca. J. Exp. Bot. 40, 653-658.
- Kuiper L C et Coutts M P 1992 Spatial distribution and extension of the structural root system of Douglas-fir. For. Ecol. Manage. 47, 111-125.
- Kummerow J, Kummerow M et Traub-Lidardt D 1990 Root biomass, root distribution and the fine root growth dynamics of *Quercus coccifera* L. in the garrigue of southern France. Vegetatio 87, 37-44.

- Kurz W A et Kimmins J P 1987 Analysis of some sources of error in methods used to determine fine root production in forest ecosystems: a simulation approach. *Can. J. For. Res.* 17, 909-912.
- Landmann G, Becker M, Delatour C, Dreyer E et Dupouey J-L 1993 Oak dieback in France: historical and recent records, possible causes, current investigations. *Rundgespräche der Kommission für Ökologie; Zustand und Gefährdung der Laubwälder* 5, 97-114.
- Laudelout H 1993 Chemical and microbiological effects of soil liming in a broad-leaved forest ecosystem. *For. Ecol. Manage.* 61, 247-261.
- Lehnhardt F 1998 Impact of liming and fertilization on ionic exchange and chemical composition of soil solutions from four forest sites in the colline region of Hesse. *Z. Pflanzenernaehr. Bodenk.* 161, 41-50.
- Lehto T 1994a Effects of liming and boron fertilization on mycorrhizas of *Picea abies*. *Plant and Soil* 163, 65-68.
- Lehto T 1994b Effects of soil pH and calcium on mycorrhizas of *Picea abies*. *Plant and Soil* 163, 69-75.
- Leroy P 1968 Variations saisonnières des teneurs en eau et éléments minéraux des feuilles de chêne (*Quercus pedunculata*). *Ann. Sci. For.* 25, 83-117.
- Linder S et Axelsson B 1982 Changes in carbon uptake and allocation patterns as a result of irrigation and fertilization in a young *Pinus sylvestris* stand. *In* Carbon uptake and allocation in subalpine ecosystems as a key to management Ed. R H Waring. pp. 38-44. Forest Research Laboratory, Oregon State University, Corvallis, USA.
- Ljungström M et Nihlgård B 1995 Effects of lime and phosphate additions on nutrient status and growth of beech (*Fagus sylvatica* L.) seedlings. *For. Ecol. Manage.* 74, 133-148.
- Löhmus K, Oja T et Lasn R 1989 Specific root area: a soil characteristic. *Plant and Soil* 119, 245-249.
- Long R P, Horsley S B et Lilja P R 1997 Impact of forest liming on growth and crown vigor of sugar maple and associated hardwoods. *Can. J. For. Res.* 27, 1560-1573.
- Lyr H et Hoffmann G 1967 Growth rates and growth periodicity of tree roots. *International Revue of Forestry Research* 2, 181-206.
- Majdi H et Nylund J-E 1996 Does liquid fertilization affect fine root dynamics and lifespan of mycorrhizal short roots? *Plant and Soil* 185, 305-309.
- Majdi H et Rosengren-Brinck U 1994 Effects of ammonium sulphate application on the rhizosphere, fine-root and needle chemistry in a *Picea abies* (L.) Karst. stand. *Plant and Soil* 162, 71-80.
- Makkonen K 1995 Seasonal variation of fine-root biomass in *Pinus sylvestris* (L) stand. *In* Roots, mycorrhizas and rhizosphere microbes. Eds. H-S Helmisaari, A Smolander & A Suokas. pp 89-94. The Finnish Forest Research Institute, Research papers 537.
- Manderscheid B et Matzner E 1996 Auswirkungen unterschiedlicher Feinwurzelverteilungen und -biomassen auf das Risiko für Trockenstreß und Nadelverluste in Fichtenbeständen - Ergebnisse von Simulationsrechnungen zum Wasserhaushalt. *Forstw. Cbl.* 115, 350-362.
- Marschner B, Stahr K et Renger M 1992 Lime effects on pine forest floor leachate chemistry and element fluxes. *J. Environ. Qual.* 21, 410-419.
- Marschner B et Wilczynski A W 1991 The effect of liming on quantity and chemical composition of soil organic matter in a pine forest in Berlin, Germany. *Plant and Soil* 137, 229-236.
- Marschner H 1991 Mechanisms of adaptation of plant roots to acid soils. *Plant and Soil* 134, 1-20.
- Marschner H 1995 Mineral nutrition of higher plants. 2ième édition. Academic Press, London, 889 pp.

- Marschner H et Dell B 1994 Nutrient uptake in mycorrhizal symbiosis. *Plant and Soil* 159, 89-102.
- Marschner H, Häußling M et George E 1991 Ammonium and nitrate uptake rates and rhizosphere pH in non-mycorrhizal roots of Norway spruce [*Picea abies* (L.) Karst.]. *Trees* 5, 14-21.
- Marshall J D 1986 Drought and shade interact to cause fine-root mortality in Douglas-fir seedlings. *Plant and Soil* 91, 51-60.
- Matzner E, Khanna P K, Meiwes K-J et Ulrich B 1983 Effects of fertilization on the fluxes of chemical elements through different forest ecosystems. *Plant and Soil* 74, 343-358.
- Matzner E, Ulrich B, Murach D et Rost-Siebert K 1985 Zur Beteiligung des Bodens am Waldsterben. *Der Forst- und Holzwirt* 40, 303-309.
- Matzner E, Murach D et Fortmann H 1986 Soil acidity and its relationship to root growth in declining forest stands in Germany. *Water, Air and Soil Pollution* 31, 273-282.
- McClagherty C A et Aber J D 1982 The role of fine roots in the organic matter and nitrogen budgets of two forested ecosystems. *Ecology* 66, 1377-1390.
- Meiwes K J, Khanna P K et Ulrich B 1986 Parameters for describing soil acidification and their relevance to the stability of forest ecosystems. *For. Ecol. Manage.* 15, 161-179.
- Meyer F H 1967 Feinwurzelverteilung bei Waldbäumen in Abhängigkeit vom Substrat. *Forstarchiv* 38, 286-290.
- Meyer F H 1985 Roots and mycorrhiza development in declining forests. *In* Indirect effects of air pollution on forest trees-root-rhizosphere interactions. *Proc. Int. COST Workshop, Jülich, Allemagne. 5-6 décembre 1985*, pp 139-151.
- Meyer M et Ulrich B 1990 Auswirkungen einer Kalkung auf Böden mit Mangantoxizität bei Douglasienbeständen auf Buntsandstein in der Nordeifel. *FoHo* 45, 493-498.
- Millier C, Nys C et Ranger J 1986 L'échantillonnage dans l'étude de la minéralomasse forestière: l'exemple des taillis ardennais. *Ann. Sci. For.* 43, 165-178.
- Mou P, Mitchell R J et Jones R H 1997 Root distribution of two tree species under a heterogeneous nutrient environment. *J. Applied Ecol.* 34, 645-656.
- Mulder J, Van Breemen N et Van Eijck H C 1989 Depletion of soil aluminum by acid deposition and implications for acid neutralization. *Nature* 337, 247-249.
- Murach D 1984 Die Reaktion der Feinwurzeln von Fichte (*Picea abies* Karst.) auf zunehmende Bodenversauerung. *Göttinger Bodenk. Ber.* 77, 1-126.
- Murach D 1988 Judgements of applicability of liming to restabilize forest stands - with special consideration of root ecological aspects. *In* Air pollution and ecosystems. *Proc. Int. COST Symp., Grenoble, France. 18-22 mars 1987*, pp 445-451.
- Murach D et Schönemann E 1985 Reaktion der Feinwurzeln von Fichten auf Kalkungsmassnahmen. *AFZ* 40, 1151-1154.
- Myers J A, McLean E O et Bingham J M 1988 Reductions in exchangeable magnesium with liming of acid Ohio soils. *Soil Sci. Soc. Am. J.* 52, 131-136.
- Nadelhoffer K J, Aber J D et Melillo J M 1985 Fine roots, net primary production, and soil nitrogen availability: a new hypothesis. *Ecology* 66, 1377-1390.
- Neale S P, Shah Z et Adams W A 1997 Changes in microbial biomass and nitrogen turnover in acidic organic soils following liming. *Soil Biol. Biochem.* 29, 1463-1474.
- Newton A C et Pigott C D 1991 Mineral nutrition and mycorrhizal infection of seedling oak and birch. II. The effect of fertilizers on growth, nutrient uptake and ectomycorrhizal infection. *New Phytol.* 117, 45-52.
- Nihlgård B 1985 The ammonium-hypothesis - an additional explanation to the forest dieback in Europe. *Ambio* 14, 2-8.

- Noble A D, Sumner M E et Alva A K 1988 The pH dependency of aluminium phytotoxicity alleviation by calcium sulfate. *Soil Sci. Soc. Am. J.* 52, 1398-1402.
- Noordwijk M van 1993 Appendix D: Roots: Length, biomass, production and mortality. *In* Tropical soil biology and fertility: a handbook of methods. Eds. J M Anderson & J S I Ingram. pp 109-120. CAB International, United Kingdom.
- Noordwijk M van et Floris J 1979 Loss of dry weight during washing and storage of root samples. *Plant and Soil* 53, 239-243.
- Nye P H 1981 Changes of pH across the rhizosphere induced by roots. *Plant and Soil* 61, 7-26.
- Nye P H et Tinker P B 1977 Solute movement in soil-root system. Blackwell, Oxford.
- Nys C 1987 Fonctionnement du sol d'un écosystème forestier. Thèse, Université Nancy I. 207 p.
- Nys C 1989 Fertilisation, dépérissement et production de l'épicéa commun (*Picea abies*) dans les Ardennes. *RFF* 41, 336-347.
- Nys, C 1991 Utilisation des amendements calciques pour la resaturation des sols acides; application à l'étude de deux sols acides sous cultures forestières (Ardennes) et agricoles (Paimpont). INRA, Sols Forestiers, Nancy, France.
- Olsthoorn A F M 1991 Fine root density and root biomass of two Douglas-fir stands on sandy soil in the Netherlands. 1. Root biomass in early summer. *Neth. J. Agr. Sci.* 39, 49-60.
- Olsthoorn A F M 1998 Soil acidification effects on fine root growth of Douglas-fir on sandy soils. Ph.D. Thesis, Wageningen Agricultural University, Wageningen, The Netherlands. 153 p.
- Olsthoorn A F M, Keltjens W G, van Baren B et Hopman M C G 1991 Influence of ammonium on fine root development and rhizosphere pH of Douglas-fir seedlings in sand. *Plant and Soil* 133, 75-81.
- Olsthoorn A F M et Tiktak A 1991 Fine root density and root biomass of two Douglas-fir stands on sandy soils in the Netherlands. 2. Periodicity of fine root growth and estimation of belowground carbon allocation. *Neth. J. Agr. Sci.* 39, 61-77.
- Oosterbaan A et Nabuurs G J 1991 Relationships between Oak decline and groundwaterclass in the Netherlands. *Plant and Soil* 136, 87-93.
- Paganelli D J, Seiler J R et Feret P P 1987 Root regeneration as an indicator of aluminium toxicity in loblolly pine. *Plant and Soil* 102, 115-118.
- Pavan M A, Bingham F T et Pratt P F J 1984 Redistribution of exchangeable calcium, magnesium and aluminum following lime or gypsum applications to a Brazilian Oxisol. *Soil Sci. Soc. Am. J.* 48, 33-38.
- Peroux S 1992 Effet des amendements sur les propriétés d'un sol brun acide forestier; Essai dans un peuplement feuillu des ardennes, la Croix Scaille. Diplôme de Licence, University Nancy I et INRA Champenoux. 43 p.
- Persson H 1979 Fine-root production, mortality and decomposition in forest ecosystems. *Vegetatio* 41, 101-109.
- Persson H 1980 Spatial distribution of fine-root growth, mortality and decomposition in a young Scots pine stand in Central Sweden. *Oikos* 34, 77-87.
- Persson H 1983 The distribution and productivity of fine roots in boreal forests. *Plant and Soil* 71, 87-101
- Persson, H 1993 Factors affecting fine root dynamics of trees. *Suo* 43, 163-172.
- Persson H et Ahlström K 1990/1991 The effects of forest liming and fertilization on fine root growth. *Water, Air and Soil Pollution* 54, 363-375.
- Persson H, Majdi H et Clemensson-Lindell A 1995 Effects of acid deposition on tree roots. *Ecol. Bull. (Copenhagen)* 44, 158-167.

- Persson T, Andersson S, Chalupsky J, Clarholm M, Gahne B, Hyvönen R, Lundkvist H, Palmborg C, Rundgren S et Wirén A 1996 Effekter av skogsmarkskalkning på markorganismerna. In Skogsmarkskalkning. Resultat och slutsatser från Naturvårdsverkets försöksverksamhet. Eds. H. Staaf, T Persson & U Bertills. pp 160-182. Naturvårdsverket rapport 4559. Tryck Gotab, Stockholm.
- Persson T, Lundkvist H, Wirén A, Hyvönen R et Wessén B 1989 Effects of acidification and liming on carbon and nitrogen mineralization and soil organisms in mor humus. *Water, Air and Soil Pollution* 45, 77-96.
- Ponette Q, Dufey J E et Weissen F 1997 Downward movement of dolomite, kieserite or a mixture of CaCO<sub>3</sub> and kieserite through the upper layers of an acid forest soil. *Water Air Soil Pollut.* 95, 353-379.
- Praag H J van, Sougnez-Remy S, Weissen F et Carletti G 1988 Root turnover in a beech and spruce stand of the Belgian Ardennes. *Plant and Soil* 105, 87-103.
- Praag H J van, Weissen F, Dreze P et Cogneau M 1997 Effects of aluminium on calcium and magnesium uptake and translocation by root segments of whole seedlings of Norway spruce (*Picea abies* Karst.). *Plant and Soil* 189, 267-273.
- Praag H J van, Weissen F, Sougnez-Remy S et Carletti G 1985 Aluminium effects on spruce and beech seedlings. II. Statistical analysis of sand culture experiment. *Plant and Soil* 83, 339-356.
- Pregitzer K S, Hendrick R L et Fogel R 1993 The demography of fine roots in response to patches of water and nitrogen. *New Phytol.* 125, 575-580.
- Publicover D A et Vogt K A 1993 A comparison of methods for estimating forest fine root production with respect to sources of error. *Can. J. For. Res.* 23, 1179-1186.
- Puhe J, Persson H et Börjesson I 1986 Wurzelwachstum und Wurzelschäden in Skandinavischen Nadelwäldern. *Allg. Forst. Zeitschr.* 20, 488-492.
- Ranger J, Nys C et Ranger D 1981 Etude comparative de deux écosystèmes forestiers feuillus et résineux dans les Ardennes primaires françaises. I. Biomasse aérienne des taillis-sous-futaie. *Ann. Sci. For.* 38, 259-282.
- Ranger J, Daldoum M A et Gelhaye D 1994 Effet d'un amendement calco-magnésien associé ou non à une fertilisation, sur le cycle biogéochimique des éléments nutritifs dans une plantation d'épicéa commun (*Picea abies* Karst) déperissante dans les Vosges. *Ann. Sci. For.* 51, 455-475.
- Ranger J, Discours D, Mohamed Ahamed D, Moares C, Dambrine E, Merlet D et Rouiller J 1993 Comparaison des eaux liées et des eaux libres des sols de 3 peuplements d'épicéa (*Picea abies* Karst.) des Vosges. Application à l'étude du fonctionnement actuel des sols et conséquences pour l'état sanitaire des peuplements. *Ann. Sci. For.* 50, 425-444.
- Rapp C 1991 Untersuchungen zum Einfluß von Kalkung und Ammoniumsulfatdüngung auf Feinwurzeln und Ektomykorrhizen eines Buchenaltbestandes im Solling. *Ber. Forschungszentrums Waldökosysteme, Reihe A*, 72, 1-197.
- Rapp C et Jentschke G 1994 Acid deposition and ectomycorrhizal symbiosis: field investigations and causal relationships. In *Effects of acid rain on forest processes*. Eds. D L Godbold & A Hüttermann. pp 183-230. Wiley, New York.
- Raspe S 1992 Biomasse und Mineralstoffgehalte der Wurzeln von Fichtenbeständen (*Picea abies* Karst.) des Schwarzwaldes und Veränderungen nach Düngung. *Frieburger Bodenkld. Abh.* 29, 1-197.
- Read D 1993 Appendix C: Mycorrhizas. In *Tropical soil biology and fertility: a handbook of methods*. Eds. J M Anderson & J S I Ingram. pp 121-131. CAB International, United Kingdom.

- Rehfuess K E, Flurhl H, Fränz F et Raunecker E 1983 Growth patterns, phloem nutrient contents and root characteristics of beech (*Fagus sylvatica* L.) on soils of different reaction. In Effects of accumulation of air pollutants in forest ecosystems. Eds. B Ulrich & J Pankrath. pp 359-375. D. Reidel Publishing Company, Dordrecht.
- Reiter H, Bittersohl J, Schierl R et Kreutzer K 1986 Einfluß von saurer Beregnung und Kalkung auf austauschbare und gelöste Ionen im Boden. Forstwiss. Cbl. 105, 300-309.
- Rengel Z 1992 Role of calcium in aluminium toxicity. New Phytol. 121, 499-513
- Robin A M 1993 Catalogue des principales stations forestières de la forêt de Fontainebleau. ONF et Université Pierre-et-Marie Curie (Paris VI). 371 p.
- Robinson D 1994 The responses of plants to non-uniform supplies of nutrients. New Phytol. 127, 635-674.
- Robinson C H, Ineson P, Pearce T G et Parrington J 1996 Effects of earthworms on cation and phosphate mobilisation in limed peat soils under *Picea sitchensis*. For. Ecol. Manage. 86, 253-258.
- Roelofs J E M, Kemper A J, Houdijk A L F M et Jansen J 1985 The effect of air-borne ammonium-sulphate on *Pinus nigra* var. *maritima* in the Netherlands. Plant and Soil 84, 45-56.
- Rost-Siebert K 1983 Aluminium-Toxizität und -Toleranz an Keimpflanzen von Fichte (*Picea abies* Karst.) und Buche (*Fagus sylvatica* L.). Allgemeine Forstzeitschrift 38, 686-689.
- Rost-Siebert K 1985 Untersuchungen zur H- und Al-Toxizität an Keimpflanzen von Fichte (*Picea abies* Karst.) und Buche (*Fagus sylvatica* L.) in Lösungskultur. Berichte Forschungszentrum Waldökosteme, Universität Göttingen 12, 1-219.
- Ryan M G, Binkley D et Fownes, J H 1997 Age-related decline in forest productivity: pattern and process. Adv. Ecol. Res. vol 27, 213-262.
- Safford L O 1974 Effect of fertilization on biomass and nutrient content of fine roots in a beech-birch-maple stand. Plant and Soil 40, 349-363.
- Santantonio D, Hermann R K et Overton W S 1977 Root biomass studies in forest ecosystems. Pedobiologia 17, 1-31.
- Santantonio D et Hermann R K 1985 Standing crop, production and turnover of fine roots on dry, moderate, and wet sites of mature Douglas-fir in western Oregon. Ann. Sci. For. 42, 13-142.
- Schaller G et Fischer W R 1985 pH-Änderungen in der Rhizosphäre von Mais- und Ernusswurzeln. Z. Pflanzenernähr. Bodenk. 148, 306-320.
- Schierl R, Göttlein A, Hohmann E, Trübenach D et Kreutzer K 1986. Einfluß von saurer Beregnung und Kalkung auf Humusstoffe sowie Aluminium- und Schwermetaldynamik in wäßrigen Bodenextrakten. Forstw. Cbl. 105, 309-313.
- Schierl R et Kreutzer K 1989 Dolomitische Kalkung eines Fichtenbestandes auf saurer Parabraunerde: Auswirkungen auf Bodenchemie und Vegetation. Kali-Briefe (Büntehof) 19, 417-423.
- Schüler G et Zwick N 1992 Die Beeinflussung von Feinwurzelmasse und -vitalität eines Kiefernbestandes (*Pinus sylvestris* L.) mit unterständiger Buche (*Fagus sylvatica* L.) durch pflanzenverfügbare Elemente, sowie Veränderungen nach unterschiedlichen Kalkungsmaßnahmen. Mitt. Forst. Versuchsanstalt Rheinland-Pfalz 21, 69-98.
- Schulte-Bisping H et Murach D 1984 Inventur der Biomasse und ausgewählter chemischer Elemente in zwei unterschiedlich stark versauerten Fichtenjungbeständen in Hils. Ber. Forsch. Waldökosysteme/Waldsterben d. Univ. Göttingen, Bd 2, 207-263.
- Seith B, George E, Marschner H, Wallenda T, Schaeffer C, Einig W, Wingler A et Hampp R 1996 Effects of varied soil nitrogen supply on Norway spruce (*Picea abies* [L.] Karst.). I. Shoot and root growth and nutrient uptake. Plant and Soil 184, 291-298.

- Shamshuddin J, Chefauziah I et Sharifuddin H A H 1991 Effects of limestone and gypsum applications to a Malaysian Ultisol on soil solution composition and yields of maize and groundnut. *Plant and Soil* 134, 45-52.
- Shepherd V A, Orlovich D A et Ashford A E 1993 A dynamic continuum of pleiomorphic tubules and vacuoles in growing hyphae of a fungus. *J. Cell Sci.* 104, 495-507.
- Smiley, R W 1979. Wheat-rhizosphere pseudomonads as antagonists of *Gaeumannomyces graminis*. *Soil Biology and Biochemistry* 11, 371-376.
- Smolander A, Kitunen V, Paavolainen L et Mälkönen E 1996 Decomposition of Norway spruce and Scots pine needles: Effects of liming. *Plant and Soil* 179, 1-7.
- Squire R O, Marks G C et Craig F G 1978 Root development in a *Pinus radiata* D. Don plantation in relation to site index, fertilizing and soil bulk density. *Austr. For. Res.* 8, 103-114.
- Staaf H, Persson T et Bertills U (Eds.) 1996 Skogsmarkskalkning. Resultat och slutsatser från Naturvårdsverkets försöksverksamhet. Naturvårdsverket rapport 4559. Tryck Gotab, Stockholm.
- Tacon F le 1969 Une méthode originale de prélèvements foliaires. *RFF* 21, 196.
- Tacon F le, Tacon Y le, Moron V, Rousseau Y et M R Bakker *in prep.* Effect of mineral fertilisation on fine roots and mycorrhizal development in a mature beech (*Fagus sylvatica* L.) stand.
- Tagliavini M, Masia A et Quartieri M 1995 Bulk soil pH and rhizosphere pH of peach trees in calcareous and alkaline soils as affected by the form of nitrogen fertilizers. *Plant and Soil* 176, 263-271.
- Tennant D 1975 A test of a modified line intersect method of estimating root length. *J. Ecol.* 63, 995-1001.
- Termorshuizen A J 1993 The influence of nitrogen fertilization on ectomycorrhizas and their fungal carpophores in young stands of *Pinus sylvestris*. *For. Ecol. Manage.* 57, 179-189.
- Termorshuizen A J et Ket P C 1991 Effects of ammonium and nitrate on mycorrhizal seedlings of *Pinus sylvestris*. *Eur. J. For. Path.* 21, 404-413.
- Thomson B D, Grave T S, Malaczuk N et Hardy G E St J. 1996 The effect of soil pH on the ability of ectomycorrhizal fungi to increase to growth of *Eucalyptus globulus* Labill. *Plant and Soil* 178, 209-214.
- Trüby P 1989 Eine Titrationsmethode zur simultanen Bestimmung von H<sup>+</sup> und Aluminium in NH<sub>4</sub>Cl-Bodenextrakten. *Z. Pflanzenernaehr. Bodenk.* 152, 297-300.
- Tyler G 1987 Acidification and chemical properties of south Swedish beech (*Fagus sylvatica* L.) forest soils. *Scand. J. For. Res.* 2, 263-271.
- Ulrich B, Mayer R et Khanna P K 1979 Die Deposition von Luftverunreinigungen und ihre Auswirkungen in Waldökosysteme in Solling. *Schriften Forstlichen Fakultät Göttingen* 58, 1-291.
- Ulrich B 1983 Stabilität von Waldökosystemen unter dem Einfluss des 'Sauren Regens'. *Allgemeine Forstzeitung* 38, 670-677.
- Ulrich B 1990 Waldsterben - Forest decline in West Germany. *Environ. Sci. Techn.* 24, 436-441.
- Ulrich B 1991 Folgerungen aus 10 Jahre Waldökosystem- und Waldschadenforschung. *Forst und Holz* 46, 3-12.
- Unistat Ltd 1995 Unistat version 4 for Windows.
- Vogt K A, Dahlgren R, Ugolini F, Zabowski D, Moore E E et Zasoski R 1987 Aluminium, Fe, Ca, Mg, K, Mn, Cu, Zn and P in above- and belowground biomass. II. Pools and circulation in a subalpine *Abies amabilis* stand. *Biogeochemistry* 4, 295-311.

- Vogt K A, Edmonds R L et Grier C C 1981 Seasonal changes in biomass and vertical distribution of mycorrhizal and fibrous-textured conifer fine roots in 23 and 180 years old subalpine *Abies amabilis* stands. *Can. J. For. Res.* 11, 223-229.
- Vogt K A, Grier C C, Gower S T, Sprugel D G et Vogt D J 1986 Overestimation of net root production: a real or imaginary problem? *Ecology* 67, 577-579.
- Vogt K A, Moore E E, Vogt D J, Redlin M J et Edmonds R L 1983 Conifer fine root and mycorrhizal root biomass within the forest floors of Douglas-fir stands of different ages and site productivities. *Can. J. For. Res.* 13, 429-437.
- Vogt K A et Persson H 1991 Measuring growth and development of roots. *In* Techniques and approaches in forest tree ecophysiology. Eds. J P Lassoie & T M Hinckley. pp 477-502. CRC Press, Boca Raton.
- Vogt K A, Vogt D J, Palmiotto P A, Boon P, O'Hara J et Asbjornsen H 1996 Review of root dynamics in forest ecosystems grouped by climate, climatic forest type and species. *Plant and Soil* 187, 159-219.
- Voiry H 1981 Classification morphologique des ectomycorrhizes du chêne et du hêtre dans le nord-est de la France. *Eur. J. For. Path.* 11, 284-299.
- Vuuren M M I van, Robinson D et B S Griffiths 1996 Nutrient inflow and root proliferation during the exploitation of a temporally and spatially discrete source of nitrogen in soil. *Plant and Soil* 178, 185-192.
- Wallander H 1992 Regulation of ectomycorrhizal symbiosis in *Pinus sylvestris* L. seedlings. Influence of mineral nutrition. PhD-Thesis, Swedish University of Agricultural Science, Uppsala, Sweden.
- Wallander H, Arnebrant K, Östrand F et Kårén O 1997 Uptake of <sup>15</sup>N-labelled alanine, ammonium and nitrate in *Pinus sylvestris* L. ectomycorrhiza growing in forest soil treated with nitrogen, sulphur or lime. *Plant and Soil* 195, 329-338.
- Weissen F, Hambuckers A, van Praag H J et Remacle J 1990 A decennial control of N-cycle in the Belgian Ardenne forest ecosystems. *Plant and Soil* 128, 59-66.
- Weissen F, van Praag H J, Marechal P, Delecour F et Fracy C 1988 Les causes de dégradation sanitaire de forêts en Wallonie: le point de la situation. *Bull. Soc. Roy. de Belgique* 95, 57-68.
- Wilmot T R, Ellsworth D S et Tyree M T 1996 Base cation fertilization and liming effects on nutrition and growth of Vermont sugar maple stands. *For. Ecol. Manage.* 84, 123-134.
- Yin X, Perry J A et Dixon R K 1991 Temporal changes in nutrient concentrations and contents of fine roots in a *Quercus* forest. *For. Ecol. Manage.* 44, 175-184.

## ANNEXE A : LES PAPIERS