

**Impact de la composition spécifique sur la biomasse et la densité
des racines fines en peuplements purs et mélangés de chêne
sessile (*Quercus petraea*) et de hêtre (*Fagus Sylvatica*).**

Présenté par Corentin Cools

Promoteur: Prof. Quentin Ponette (UCL/ELI/ELIE)
Co-promoteur : Mr. Hugues Titeux (UCL/ELI/ELIE)

Lecteurs : Prof. Anne-Laure Jacquemart (UCL/ELI/ELIA)
Prof. Xavier Draye (UCL/ELI/ELIA)

Mémoire de fin d'études présenté en vue de l'obtention
du diplôme de **Bioingénieur : gestion des forêts et des espaces naturels**

Remerciements

Je tiens d'abord à remercier mes promoteurs, Quentin Ponette et Hugues Titeux, qui m'ont accompagné et encadré durant les différentes étapes de ce mémoire.

Je remercierai aussi les membres du laboratoire EFOR, Olivier Bouchez, François Plume, Frederic Hardy, Thibault Thyron et Tennessee Coune pour m'avoir souvent prêté main forte, ainsi que Krisstoffel Jacobs et Hans Nickmans qui étaient présents pour répondre à mes questions.

Et enfin, je remercie Anne-Laure Jacquemart et Xavier Draye pour avoir accepté d'évaluer mon travail.

Table des matières

Remerciements	1
Table des matières	2
Liste des figures.....	4
Liste des tableaux.....	5
Introduction	6
1. Etat de l'art.....	8
1.1. Méthodologie	8
1.2. Effet du mélange d'espèces.....	10
1.3. Cas du mélange Chêne-Hêtre	12
Objectifs	14
2. Matériel et méthode	15
2.1. Description des sites de prélèvement	15
2.2. Echantillonnage	17
2.2.1. Prélèvement de la litière et de l'humus.....	18
2.2.2. Prélèvement des sols minéraux.....	19
2.3. Stockage et conservation des échantillons.....	20
2.4. Traitement des échantillons	20
2.4.1. Sols minéraux.....	21
2.4.2. Humus.....	26
2.5. Détermination du volume des cailloux.....	27
2.6. Mesure de la composition spécifique des peuplements	29
2.7. Mesure de la longueur des racines.....	30
2.8. Pesée des échantillons.....	30
2.9. Traitement des données.....	31
2.9.1. Expression des résultats.....	31
2.9.2. Analyses statistiques.....	32
3. Résultats	35
3.1. Relation entre la densité et l'abondance.....	35
3.2. Surface terrière et pierrosité	37
3.2.1. Effet de la surface terrière	37
3.2.2. Pierrosité.....	40
3.3. Distribution des racines dans le profil	42
3.3.1. Approche qualitative.....	42

3.3.2.	Modèle de Gale et Grigal	44
3.4.	Comparaison des peuplements purs	46
3.4.1.	Abondance	46
3.4.2.	Densité	49
3.5.	Effet du mélange	51
3.5.1.	La Roche	51
3.5.2.	Baileux.....	56
3.5.3.	Grune	60
4.	Discussion	65
4.1.	Confrontation des résultats et de la littérature.....	65
4.2.	Effet « pierrosité »	66
4.3.	Effet « surface terrière »	67
4.4.	Effet « essence » (Première analyse).....	68
4.4.1.	Humus	68
4.4.2.	Couches minérales	68
4.4.3.	Humus et couches minérales	69
4.5.	Effet composition (Seconde analyse)	69
4.5.1.	Humus	69
4.5.2.	Couches minérales	70
4.5.3.	Humus et couches minérales	70
4.6.	Effet « mélange » (Seconde analyse).....	70
4.6.1.	Humus	70
4.6.2.	Couches minérales	71
5.	Conclusion et perspectives.....	71
6.	Bibliographie	75
7.	Annexes	Erreur ! Signet non défini.
	Annexe A : Extrapolation des biomasses totales	Erreur ! Signet non défini.
	Annexe B : Cartographie du site de Grune	Erreur ! Signet non défini.
	Annexe C : Mesure de la longueur des racines.....	Erreur ! Signet non défini.
	Annexe D : Code matlab utilisé pour ajuster le modèle de Gale et Grigal	Erreur ! Signet non défini.
	Annexe E : Résultats graphique des tests de Tukey.....	Erreur ! Signet non défini.
	Annexe F : Résultats des modèles	Erreur ! Signet non défini.

Liste des figures

<i>Figure 1 : Comparaison des rendements mesurés en mélange avec ceux attendus par les rendements mesurés en peuplements purs aux mêmes densités</i>	9
<i>Figure 2 : Localisation des sites de prélèvements</i>	16
<i>Figure 3: Calcul de la position des points de prélèvement</i>	18
<i>Figure 4: Prélèvement des sols minéraux et mesure du volume</i>	20
<i>Figure 5: Etapes du nettoyage des cailloux</i>	23
<i>Figure 6: Dispositif pour séparer les cailloux des racines</i>	24
<i>Figure 7: Schéma récapitulatif du traitement des sols minéraux</i>	25
<i>Figure 8: Schéma récapitulatif du traitement de l'humus</i>	25
<i>Figure 9: photo du dispositif lors de la tare</i>	28
<i>Figure 10 : Distribution racinaire verticale pour trois valeurs de β d'après la fonction $Y=1-\theta^d$</i>	34
<i>Figure 11: Evolution de l'abondance racinaire en fonction de la densité dans l'humus et dans les sols minéraux</i>	35
<i>Figure 12: Evolution de la biomasse racinaire exprimée en abondance en fonction de la surface terrière dans les trois types de peuplements et par profondeur.</i>	38
<i>Figure 13: Pierrosité moyenne par site et pour les 3 sites en fonction de la profondeur.</i>	40
<i>Figure 14 : Evolution de l'abondance et de la densité racinaire en fonction de la pierrosité dans chaque couche de sol</i>	41
<i>Figure 15 : Abondances racinaires par couche et par type de peuplement</i>	43
<i>Figure 16 : Modèle non linéaire asymptotique de Gale Grigal ajusté pour chaque site</i>	44
<i>Figure 17 : Modèle non linéaire asymptotique de Gale Grigal ajusté pour chaque type de peuplement</i>	45
<i>Figure 18 : Abondance selon le site et le type de peuplement</i>	48
<i>Figure 19 : Densité selon le site et le type de peuplement</i>	48
<i>Figure 20 : Evolution de l'abondance (g/m^2) en fonction de la proportion de chêne dans différentes couches sur le site de La Roche</i>	53
<i>Figure 21 : Evolution de la densité (mg/cm^3) en fonction de la proportion de chêne dans différentes couches sur le site de La Roche</i>	55
<i>Figure 22 : Evolution de l'abondance (g/m^2) en fonction de la proportion de chêne dans différentes couches sur le site de Baileux</i>	58
<i>Figure 23 : Evolution de la densité (mg/cm^3) en fonction de la proportion de chêne dans différentes couches sur le site de Baileux</i>	60
<i>Figure 24 : Evolution de l'abondance (g/m^2) en fonction de la proportion de chêne dans différentes couches sur le site de Grune</i>	62
<i>Figure 25 : Evolution de la densité (mg/cm^3) en fonction de la proportion de chêne dans différentes couches sur le site de Grune</i>	64
<i>Figure 26 : Cartographie et sélection du rayon autour des points d'échantillonnage à Grune</i> Erreur ! Signet non défini.	
<i>Figure 27 : Etapes du traitement d'une image de racine entière</i> Erreur ! Signet non défini.	
<i>Figure 28 : Traitement d'une image de racine et de son ombre.</i>	Erreur ! Signet non défini.
<i>Figure 29 : Traitement d'une image de racine abimée.</i>	Erreur ! Signet non défini.
<i>Figure 30: Résultat graphique du test de Tukey comparant les coefficients β du modèle de Gale et Grigal par peuplement et par site.</i>	Erreur ! Signet non défini.
<i>Figure 31: Résultat du test de Tukey comparant les biomasses des peuplements purs dans l'humus</i> Erreur ! Signet non défini.	
<i>Figure 32 : Résultat graphique du test de Tukey comparant la pierrosité entre les profondeurs, respectivement de gauche à droite pour Baileux, Grune, La Roche et les 3 peuplements pris ensemble.</i> Erreur ! Signet non défini.	

Figure 33: Résultat graphique du test de Tukey sur la pierrosité par site	Erreur ! Signet non défini.
Figure 34: Abondance par site et type de peuplement.	Erreur ! Signet non défini.
Figure 35:Densité par site et type de peuplement	97

Liste des tableaux

Tableau 1 : Critères visuels de différenciation du hêtre et du chêne sessile	8
Tableau 2 : Principales caractéristiques des sites de prélèvement.	15
Tableau 3 : Principales caractéristiques des peuplements.....	16
Tableau 4 : Résultats des régressions linéaires des abondances en fonction des densités.....	36
Tableau 5: Pentes et R^2 des courbes de tendance pour chaque peuplement et par profondeur.	39
Tableau 6 : Résultats des modèles testant l'évolution de l'abondance et la densité en fonction de la pierrosité aux différentes profondeurs.....	42
Tableau 7 : β obtenu et paramètres du modèle pour chaque site	44
Tableau 8 : β obtenu et paramètres du modèle pour chaque type de peuplement	45
Tableau 9: Résultats du premier modèle sur l'abondance racinaire dans différentes couches.	46
Tableau 10: Résultats du modèle sur la densité racinaire dans différentes couches..	49
Tableau 11 : Résultats du modèle sans pierrosité – Abondance (g/m^2) – La Roche.....	52
Tableau 12 : Résultats du modèle avec pierrosité – Densité (mg/cm^3) – La Roche.....	54
Tableau 13 : Résultats du modèle avec pierrosité – Abondance (g/m^2) – Baileux.....	56
Tableau 14 : Résultats du modèle avec pierrosité – Densité (mg/cm^3) – Baileux	58
Tableau 15 : Résultats du modèle sans pierrosité – Abondance (g/m^2) – Grune	60
Tableau 16 : Résultats du modèle sans pierrosité – Abondance (g/m^2) – Grune	62
Tableau 17 : Abondance moyenne mesurée dans l'humus, selon le site et le type de peuplement	65
Tableau 18 : Abondance moyenne mesurée dans la couche 0-40 , selon le site et le type de peuplement.....	65
Tableau 19 : Densité moyenne mesurée dans la couche 0-40, selon le site et le type de peuplement.....	65
Tableau 20 : Résultats de la régression linéaire des biomasses totales sur base des biomasses des échantillons principaux dans les sols minéraux.	Erreur ! Signet non défini.
Tableau 21 : Proportion de la biomasse totale dans les différents sous échantillons..	Erreur ! Signet non défini.
Tableau 22 : Résultats des régressions masses-longueurs.....	Erreur ! Signet non défini.
Tableau 23: Résultats de la première analyse sur l'abondance dans les peuplements purs ...	Erreur ! Signet non défini.
Tableau 24: Résultats de la première analyse sur la densité dans les peuplements purs.....	Erreur ! Signet non défini.
Tableau 25: Résultats de la seconde analyse sur l'abondance	Erreur ! Signet non défini.
Tableau 26: Résultats de la seconde analyse sur la densité.....	Erreur ! Signet non défini.

Introduction

La sylviculture moderne a longtemps été centrée sur la production de bois, favorisant la plantation de parcelles monospécifiques et équiennes, plus faciles à gérer et exploiter. Aujourd'hui, la sylviculture évolue et s'oriente de plus en plus vers les peuplements irréguliers et mélangés.

Les forêts mélangées, si elles sont plus compliquées à gérer offrent certains avantages. Premièrement, elles sont plus résistantes aux attaques parasitaires et aux champignons pathogènes : la plupart des parasites et champignons étant spécialistes et ne s'attaquant qu'à une seule espèce (Legay 2008), seule une partie du peuplement sera touchée. De plus, si une partie des arbres ne peuvent pas être infectés, le ravageur ou champignon se répandra plus lentement dans le peuplement (Jactel 2008). D'autre part, les peuplements mélangés abritent souvent des communautés plus variées, susceptibles de contenir des régulateurs naturels de ces ravageurs (Jactel 2008).

Dans le cas d'un stress abiotique, si l'une des essences présente une meilleure résistance au stress en question, il est possible qu'elle n'y soit pas sensible et qu'elle continue à produire du bois. Vu le nombre d'aléas que peut subir un peuplement au cours de sa vie, cela permet de réduire les variations de productivité dans le temps, ce qui est très intéressant pour le propriétaire. Un autre avantage du point de vue du propriétaire est de pouvoir récolter préférentiellement l'une ou l'autre essence en fonction du marché (Sardin 2008).

Dans un contexte de changement global tel que celui dans lequel nous nous trouvons, les zones de répartition potentielle des espèces vont changer, que ce soit par le biais de l'augmentation des températures ou par le changement du régime des précipitations (Penuelas et Boada 2003). Certaines essences seront en station dans nos régions avant qu'elles ne puissent y migrer par dispersion naturelle (Legay 2008). Planter ces essences en mélange avec des essences actuellement dans leur aire de répartition permettrait de hâter la transition entre les formations forestières actuelles et attendues. Les événements climatiques extrêmes comme les tempêtes ou les sécheresses devant augmenter en fréquence et en intensité (Legay 2008), ainsi que l'aire de répartition de certains ravageurs qui devrait se déplacer sont autant de raisons de favoriser les peuplements mélangés, qui y sont plus résistants, selon les mécanismes expliqués ci-dessus.

Un peuplement mélangé peut aussi être plus ou moins productif que les peuplements purs des espèces qui le composent. Cette différence de productivité peut être due à différents processus.

Une baisse de productivité peut être la conséquence d'une compétition interspécifique plus grande que la compétition intraspécifique pour une ressource, ou bien à des effets d'allélopathie (Jose et al.2006). Dans certains cas, le mélange d'espèces engendre des effets de facilitation ou des mécanismes de réduction de la compétition.

Comme effet de facilitation, on peut citer l'ascenseur hydraulique. Quand le sol est sec en surface mais qu'une espèce du mélange possède un enracinement plus profond qui lui permet d'avoir accès à l'eau, celle-ci peut être libérée par les racines superficielles sous l'effet du gradient de potentiel hydrique entre l'eau en profondeur et le sol sec de surface. Cette eau devient alors disponible pour les autres plantes. Il a été démontré que le chêne était capable de remonter de l'eau par ce phénomène mais qu'elle n'était pas utilisée par les arbres voisins (Zapater et al. 2011). Un autre mécanisme de facilitation est le mélange avec une essence fixatrice d'azote. Lorsque ses feuilles tombent ou que ses racines meurent, leur décomposition libère de l'azote qui est disponible pour toutes les autres plantes, ce qui enrichit tout l'écosystème (Boyden et al. 2005). De plus la compétition pour l'azote est réduite parmi les autres espèces dans la mesure où l'espèce fixatrice d'azote est moins dépendante de celui présent dans le sol.

Concernant les mécanismes de réduction de la compétition, on peut citer la stratification de la canopée ou bien la stratification racinaire. On parle de stratification de la canopée lorsqu'on mélange des essences avec des tolérances à l'ombrage contrastées de manière à utiliser plus efficacement la lumière, ce qui augmente la productivité (Lu 2016). Par exemple, dans un mélange de hêtre et de pin sylvestre, le hêtre est tolérant à l'ombrage tandis que le pin est héliophile. Ce dernier a une croissance initiale plus rapide que le hêtre et bénéficiera de la pleine lumière, tandis que le hêtre se développera dans la lumière tamisée en sous étage (Pretzsch et al. 2015).

La stratification racinaire est le fait que les systèmes racinaires des espèces du mélange se retrouvent à des profondeurs différentes. Cela peut être dû à une profondeur d'enracinement naturellement différente entre les deux espèces (Brassard 2013) ou bien par le phénomène de différenciation de niche. Dans ce dernier cas, les espèces en présence, ou au moins une des deux, auront un système racinaire différent par rapport aux peuplements purs correspondants (Bolte et Villanueva, 2006). Ces différences peuvent concerner la profondeur d'enracinement et la morphologie des racines.

La stratification racinaire dans un peuplement mélangé est particulièrement importante dans le cadre du changement climatique. En effet, l'augmentation de la concentration en CO₂ devrait augmenter la photosynthèse, et comme la biomasse racinaire augmente généralement quand il y a plus de CO₂ (Rogers 1994), la compétition racinaire devrait augmenter, d'où l'intérêt d'associer des essences pour lesquelles la compétition est moindre. Comme déjà mentionné, la fréquence de sécheresse devrait aussi augmenter avec le changement climatique (Legay 2008). Il est d'autant plus intéressant que les peuplements aient des systèmes racinaires complémentaires pour exploiter au mieux les ressources en eau.

Dans ce mémoire, nous allons nous intéresser aux effets induits par le mélange du chêne sessile et du hêtre commun sur la biomasse racinaire et sa répartition dans le profil de sol.

1. Etat de l'art

1.1. Méthodologie

La comparaison des essences du point de vue des racines fines peut s'appuyer sur différents indicateurs: biomasse par unité de surface (Leuschner 2000, Grygoruk 2016), biomasse par unité de volume (Leuschner 2000, Grygoruk 2016), rapport des biomasses racinaire et aérienne (Rewald 2009). Mais aussi : mesure de la productivité racinaire (Leuschner 2000), rapport biomasse/nécromasse, nombre de racines dans un plan vertical (Zapater 2013), nombre d'apex (Leuschner 2000) ou encore mesure de la surface spécifique (Leuschner 1994). Cette liste non exhaustive de ce que l'on trouve dans la littérature met en avant le fait qu'il faut bien choisir ce que l'on veut mesurer pour déterminer la méthode de prélèvement. Elle permet aussi de souligner que ces différences méthodologiques peuvent limiter la comparaison entre études.

Pour la plupart de ces mesures, les racines sont extraites du sol par carottage, ce qui permet de prélever des volumes de sol précis et de découper les racines sans les abimer. Dans le cas où le sol est trop caillouteux pour permettre le prélèvement de carottes, une technique possible est de prendre un échantillon de sol de volume non régulier, de recouvrir le fond du trou par un film plastique, puis de le remplir de sable. Mesurer le volume du sable permet ensuite de connaître le volume de l'échantillon (Hölscher 2002). Pour les études s'intéressant plus à la répartition spatiale des racines qu'à la biomasse, il existe aussi la méthode de la fosse, qui permet d'observer et de compter les racines qui croisent un plan dans le profil de sol (van Noordwijk 2000).

Dans le cas qui nous intéresse, il est utile de pouvoir différencier les racines du hêtre et du chêne. Le tableau suivant liste les caractéristiques morphologiques des racines des deux essences pour les différencier à l'œil nu ou au binoculaire (Rewald 2012).

Tableau 1 : Critères visuels de différenciation du hêtre et du chêne sessile

Critère	<i>Fagus sylvatica</i>	<i>Quercus petraea</i>
Couleur	Brun rouge à brun orangé	Brun clair à beige
Structure de la surface	Surface rugueuse avec des sillons longitudinaux ; Périoderme mort floconneux	Racine de premier ordre avec des sillons latéraux, structure cellulaire partiellement visible ; Périoderme mort brillant et transparent
Structure de la ramification	Uniformément ramifiée avec de nombreuses extrémités rassemblées	Ramifications de premier ordre longues, tortueuses et peu ramifiées. Racines un peu épaissies aux points de ramification.

Les études s'intéressant aux effets du mélange sur la biomasse ou la productivité sont plus nombreuses en prairies ou en culture qu'en forêt, car elles sont plus faciles à mettre en œuvre. Les méthodes utilisées peuvent être appliquées aux systèmes forestiers, mais cette transposition est limitée par le fait que les forêts étudiées sont en place très longtemps avant que l'expérience ne démarre. Les expériences en forêt suivent donc souvent un protocole expérimental plus simple comparé à ce qui se fait en champ ou en prairie.

Une condition importante pour pouvoir étudier la différence entre peuplements purs et mélange est que les peuplements purs et des proportions variables de mélange se trouvent dans les mêmes conditions stationnelles. Cette condition permet d'éviter les biais liés au site, par exemple si une espèce se comporte différemment d'un site à l'autre.

Ensuite, pour pouvoir mesurer des éventuelles différences entre les monocultures et les mélanges, liées par exemple à des effets de compétition ou de facilitation, il faut prendre en compte l'effet de la densité. Pour en tenir compte, deux méthodes sont très utilisées pour étudier l'association d'espèces herbacées.

La méthode la plus utilisée pour comparer les peuplements purs et mélangés est celle dite « substitutive », où on étudie des peuplements de densité constante mais où les espèces sont présentes en proportion variable.

Dans une autre méthode très utilisée, dite « additive », une des espèces reste à densité constante tandis que l'on ajoute l'autre espèce à des densités variables.

Ces méthodes permettent de comparer les rendements attendus sur base de la proportion des deux espèces comme le montre la Figure 1.

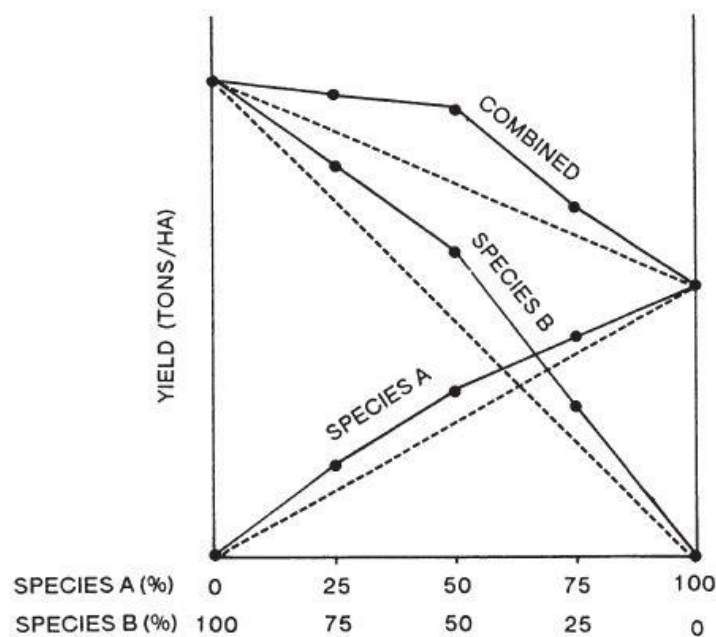


Figure 1 : Comparaison des rendements mesurés en mélange (lignes pleines) avec ceux attendus par les rendements mesurés en peuplements purs aux mêmes densités (pointillés) (Kelty 1992)

1.2. Effet du mélange d'espèces

Le mélange d'essences apporte une série d'avantages, tant au niveau de la résilience face aux différents aléas que peut subir un peuplement au cours de sa vie, qu'au niveau de la production de bois.

En effet, selon les différences physiques ou phénologiques des essences du mélange, les interactions entre certaines espèces peuvent augmenter l'acquisition d'une ressource limitante, ce qui augmente l'utilisation des ressources non limitantes ; la productivité totale du mélange serait donc plus grande que celle des deux peuplements purs aux mêmes densités (Jose 2006, Cannell 1992, Cannell 1996). L'augmentation de la productivité liée au mélange semble plus marquée lorsque les conditions du mélange sont plus difficiles (ressource limitante), c'est ce qu'on désigne par « stress gradient hypothesis » (Bertness & Callaway 1994). De plus, le mélange d'espèces dont les traits écologiques diffèrent permet d'augmenter la densité maximale du peuplement par rapport aux densités des peuplements purs (Pretzsch 2016).

Dans les différents articles traitant des effets du mélange sur la biomasse ou la productivité racinaire en forêt, les peuplements comparés sont sur le même site, ce qui évite les biais liés à des conditions stationnelles différentes. Par contre, en ce qui concerne la densité, aucune n'en tient compte tel qu'expliqué au point précédent. Les auteurs se contentent d'énoncer les densités ou surfaces terrières mesurées dans les peuplements où ont été réalisées les mesures.

Au niveau racinaire, une méta-analyse de 48 études sur divers écosystèmes montre une plus grande biomasse racinaire et une plus grande productivité en mélange qu'en monoculture, que ce soit en forêts naturelles, en prairies, en champs ou pour des plantes cultivées en pots. De plus, la productivité du mélange semble augmenter avec la diversité et cet effet est particulièrement marqué en prairie (Ma & Chen 2016).

En forêt, l'effet du mélange sur la productivité racinaire est plus marqué quand les peuplements sont plus âgés et plus denses que dans les jeunes plantations, ce qui est lié à une exploration plus complète du sol et qui entraîne les interactions entre espèces (Ma & Chen 2017, 2016, Domish 2015, Mina 2017).

Selon certaines études réalisées exclusivement en forêt, ce n'est pas la diversité spécifique mais bien l'identité des essences en présence qui influe sur la productivité racinaire (Rim Khelifa 2016). Ainsi, la productivité augmente plus en ayant deux essences avec des enracinements distincts en proportions équivalentes qu'en augmentant le nombre d'essences (Brassard 2013).

On observe donc différents résultats dans la littérature. Par exemple, la productivité racinaire d'un peuplement pur de *Populus tremuloides* est inférieure à celle d'un peuplement mélangé avec du sapin baumier et de l'épicéa (Brassard 2011).

De même, la biomasse de racines fines d'un peuplement mélangé de *Thuja plicata* et *Thuja heterophylla* était plus élevée que dans les peuplements purs respectifs (Wang 2002).

La biomasse de racines fines était aussi plus élevée dans un mélange de *Pinus tadea* mélangé à du *Robinia pseudoacacia* que dans un peuplement pur de *Pinus tadea*. L'enrichissement du sol en azote par le robinier n'ayant pas d'impact positif sur les racines, l'auteur attribuait cette différence de biomasse au système racinaire très superficiel du robinier, ce qui permettait une ségrégation racinaire. (Fredericksen & Zedaker 1995).

A l'inverse, d'autres études sur des peuplements mélangés contenant du hêtre, du charme, du tilleul, du frêne et de l'érable, avec différents niveaux de richesse spécifique, n'observent aucun effet, que ce soit sur la biomasse racinaire totale, sur la productivité, sur la répartition ou les caractéristiques morphologiques des racines des différentes espèces (Meinen 2009, leuschner 2014, Jacob 2013).

Quand on compare l'épicéa commun et le hêtre en peuplements purs et mélangés, on observe que le hêtre développe des racines plus fines et plus en profondeur quand il est en mélange que quand il est en peuplement pur. L'épicéa conserve quant à lui son enracinement superficiel et sa morphologie racinaire. Les deux espèces présentaient des biomasses inférieures en mélange par rapport aux peuplements purs, et la biomasse racinaire totale était plus faible dans le mélange que dans les peuplements purs (Bolte 2006). On assiste ici à un exemple de séparation des niches.

Ce même effet a été observé en comparant le hêtre et le frêne en peuplements purs et mélangés : le hêtre développe plus de racines en profondeur en mélange qu'en peuplement pur et le frêne en développe plus en surface en peuplement mélangé qu'en peuplement pur (Jose et al 2006).

Une autre étude testant les interactions entre six genres d'essences (*Picea abies*, *Abies alba*, *Larix decidua*, *Pinus sylvestris*, *Pinus nigra*, *Pinus mugo arborea*, *Fagus sylvatica*, *Acer platanoides*, *Acer pseudopletanus*, *Acer campestre*, *Fraxinus excelsior* et *Fraxinus ornus*) montre que l'effet du mélange peut varier selon les conditions du site. Il ne faut donc pas vouloir généraliser les effets d'un mélange sur un trop grand gradient de conditions stationnelles (Mina 2017).

En forêt tempérée, les observations qui valident l'hypothèse d'une plus grande biomasse racinaire en forêt mélangée qu'en forêt pure sont rares et peu concluantes, la complémentarité des systèmes racinaires en forêt mélangée serait l'exception plutôt que la règle (Jacob 2013).

1.3. Cas du mélange Chêne-Hêtre

Dans ce mémoire, nous allons nous intéresser au cas particulier du mélange chêne-hêtre.

La comparaison du mélange chêne-hêtre et des peuplements purs est relativement bien étudiée au niveau aérien. Sur base de 37 études réalisées en Europe centrale, Prestzsch et al (2013) observent une productivité accrue en mélange comparé aux peuplements purs dans des conditions stationnelles assez pauvres, tandis qu'ils n'observent pas cet accroissement de la productivité sur des sols plus riches. L'effet du mélange chêne-hêtre sur la productivité semble être en accord avec le principe que l'impact du mélange est plus important lorsque les conditions stationnelles sont plus difficiles (Forrester 2013, 2014, Forrester et Bahus 2016).

Des études se sont intéressées aux effets du mélange chêne-hêtre sur les racines mais elles sont peu nombreuses et il est difficile d'en comparer les résultats car les unités utilisées ne sont pas toujours les mêmes. De plus, certaines études ne s'intéressent qu'aux peuplements purs, d'autres seulement aux peuplements mélangés et enfin certaines traitent de mélanges avec des essences supplémentaires.

Quand on ne se limite pas aux racines fines, la profondeur d'enracinement est comparable chez le hêtre et chez le chêne sur les sols ne présentant pas de contrainte majeure. Cependant en cas de dalle rocheuse, de fragipan, de compacité importante ou d'engorgement en eau, le hêtre présente un enracinement plus traçant, alors que le chêne parvient à maintenir un enracinement profond (Lebourgeois et Jabiol 2002).

Quand on compare le rapport entre la biomasse racinaire et aérienne, on obtient des valeurs plus faibles pour le chêne que pour le hêtre (Rewald 2009).

En comparant des peuplements purs sur luvisol, on a observé qu'il y avait au total plus de racines de chêne (en nombre, sur un profil de 1,2m de profondeur) et qu'une plus grande proportion des racines de chêne se trouvait en profondeur alors que l'enracinement du hêtre était plus superficiel (Zapater 2013).

Selon une autre étude sur les peuplements purs, cette fois sur sol sableux à une profondeur comprise entre 0 et 60 cm, on n'observe pas de différence significative de la biomasse racinaire totale entre les peuplements de hêtre et de chêne, mais la productivité racinaire est supérieure pour le hêtre (Leuschner 2000).

Dans un peuplement mélangé sur sol sableux, la biomasse de racines de hêtre était supérieure à celle du chêne, que ce soit dans tout le profil (60 cm) ou dans l'humus. Par contre, le chêne avait une plus grande proportion de sa biomasse racinaire totale dans l'humus que le hêtre (Leuschner 1994, 2000). Leuschner observait aussi beaucoup plus de racines dans l'humus que dans les couches minérales. Dans ce cas précis, c'était attribuable au fait que l'humus était particulièrement plus riche en nutriments que le sable sur lequel il reposait.

Il a aussi été constaté que les systèmes racinaires des deux essences étaient étroitement enchevêtrés et qu'on retrouvait des racines de chêne dans une zone pure de hêtre, et vice versa (Leuschner 1994, 2000). Cela implique qu'en un point, on retrouve des racines appartenant à des arbres n'étant pas dans son voisinage direct.

Dans un autre peuplement mélangé de hêtre, chêne et érable sycomore sur sol brun acide, on n'observe pas de différence significative des densités racinaires des trois essences dans les 15 premiers cm de sols minéraux (Grygoruk 2016).

La comparaison d'un peuplement mélangé avec des peuplements purs n'a pas révélé de différence significative entre la biomasse totale du mélange et celle des peuplements purs. En revanche, en mélange la proportion des biomasses de chêne et de hêtre était équivalente à ce qui était observé sous peuplement de hêtre pur, ce qui semble indiquer un avantage compétitif du hêtre sur le chêne (Leuschner 2000).

Objectifs

L'objectif de ce mémoire est de comparer la biomasse et la densité en racines fines sous des peuplements purs de hêtre, de chêne sessile et du mélange des deux espèces. Les prélèvements ont été réalisés sur trois sites situés sur le même type de sols et dans des zones bioclimatiques semblables, ce qui permet de comparer les résultats obtenus sur chaque site. De plus le fait qu'il y ait deux peuplements purs et un mélange sur chaque site (approche par triplet) permet d'éviter les biais liés au site.

Il était initialement prévu de séparer les racines des deux essences et de faire les analyses sur les biomasses racinaires des deux essences séparément. Cependant, vu le grand nombre d'échantillons, il n'a pas été possible de le faire par manque de temps. Les analyses seront donc faites sur les biomasses et densités totales, sans distinction des deux espèces.

Le premier objectif a pour but de comparer les peuplements purs entre eux.

Le second vise à mettre en évidence un effet du mélange en comparant les biomasses et densités observées par rapport à celles attendues sur base de la proportion des deux essences. Un effet négatif serait signe que la compétition interspécifique est plus grande que la compétition intraspécifique, tandis qu'un effet positif indiquerait une complémentarité des deux systèmes racinaires.

Les effets de la pierrosité et de la surface terrière seront aussi ajoutés aux modèles pour éviter d'attribuer des différences de biomasse ou de densité aux peuplements ou à l'effet mélange alors qu'ils sont dus à la surface terrière ou la pierrosité.

Les différentes hypothèses faites dans le cadre de ce travail sont les suivantes :

1. La biomasse de racines fines est plus élevée sous les peuplements purs de hêtre que de chêne.
2. La biomasse dans les couches profondes est plus élevée sous les peuplements purs de chêne que de hêtre.
3. La biomasse totale en peuplement mélangé est plus élevée que la biomasse attendue sur base de la proportion des deux essences.

2. Matériel et méthode

2.1. Description des sites de prélèvement

Le prélèvement des échantillons a eu lieu sur 3 sites en région wallonne, au sud du sillon Sambre et Meuse, près de Baileux, La Roche en Ardenne et Grune. Le tableau 2 présente les principales caractéristiques des sites de prélèvements.

Tableau 2 : Principales caractéristiques des sites de prélèvement.

	Baileux	La Roche en Ardenne	Grune
Coordonnées Lambert 08	652297,579137	737115,599122	724304,593824
Coordonnées DMS	50°1'24,65'' N 4°24'2,33'' E	50°11'47,99'' N 5°35'19,67'' E	50°9'2,90'' N 5°24'30,02'' E
Roche parentale	Shales, siltites et grès	Shales, siltites et grès	Phyllades, schistes et siltites
Formation géologique	Pernelle et Peshe, Vireux	S ^t - Hubert	Mirwart
Sol* ¹	Gbbr2, Gbbr3	Gbbr0_1 et Gbbr2	Gbbr0_1 et Gcbr0_1
Topographie	Plateau	Plateau	Pente (23,8%) Orientation NO(315°)
Altitude	310 m	440 m	410 m
Température moyenne annuelle (°C) ¹	9,3	8,4	8,7
Précipitations (mm/an)* ²	1087,8	1055,7	1043,2
Zone bioclimatique	Ardenne atlantique et bassin ardennais	Ardenne centro-orientale	Ardenne centro--orientale

*1 : Légende de la Carte Numérique des Sols de Wallonie

- Gbbr : Sol limono-caillouteux à charge schisto-gréseuse ou gréseuse et à drainage naturel favorable
- Gcbr : Sol limono-caillouteux à charge schisto-gréseuse ou gréseuse et à drainage naturel modéré à assez pauvre
- Le numéro en fin de série indique la profondeur d'apparition du substrat et donne une information sur la pierrosité :
 - 0 : Substrat débutant à plus de 125 cm et pierrosité inférieure à 50%
 - 1 : Substrat débutant entre 80 et 125 cm et pierrosité inférieure à 50%
 - 2 : Substrat débutant entre 40 et 80 cm et pierrosité inférieure à 50%
 - 3 : Substrat débutant entre 40 et 80 et pierrosité supérieure à 50%

*2 : IRM, moyennes sur la période 1981-2010

¹ IRM, moyennes sur la période 1981-2010

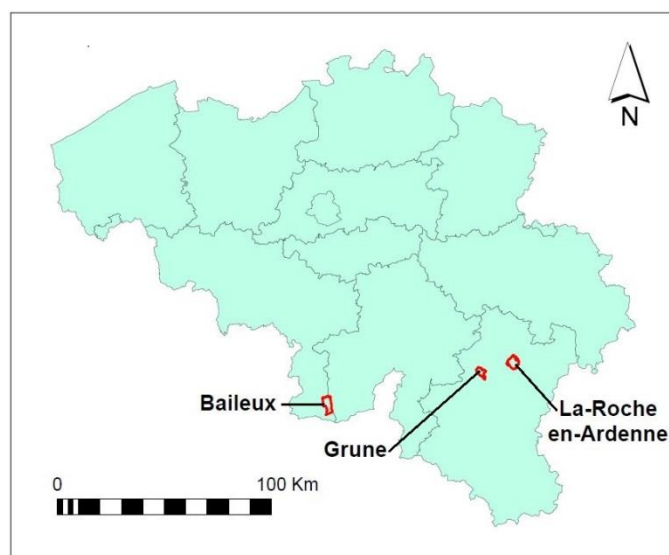


Figure 2 : Localisation des sites de prélèvements

Sur chacun des sites se trouvent un peuplement pur de hêtre, un peuplement pur de chêne ainsi qu'un peuplement mélangé avec une proportion variable des deux essences. Ces sites ont été sélectionnés parmi huit sites similaires en Belgique, étudiés dans le cadre d'une thèse qui s'intéresse aux effets d'atténuation que peut apporter le mélange d'espèces sur la réaction aux épisodes de sécheresse et au changement climatique.

Le tableau suivant présente les caractéristiques des peuplements sur les différents sites. Les densités en termes de tiges à l'hectare ou de surface terrière varient entre les peuplements d'un même site et entre les sites par type de peuplement. On remarque aussi la présence d'essences accompagnatrices dans certains peuplements. Ce sont deux éléments dont il faut tenir compte lors de la sélection des points d'échantillonnage.

Tableau 3 : Principales caractéristiques des peuplements

A.

Site	Peuplement	Essence	N tiges/ha	G(m ² /ha)	Circonférence moyenne (cm)	Hauteur moyenne(m)
Baileux	Chêne pur	Chêne	192,7	20,6	111,3	21,9
		Hêtre	21,6	1,8	81,4	18,3
		Autres* ¹	24,7	0,8	42,7	10,7
	Hêtre pur	Chêne	35,2	3,5	106	24,6
		Hêtre	199,1	24,5	103,5	22,2
	Mélange	Chêne	71	8,2	114,1	23,4
		Hêtre	136	17,3	104,9	21,3
		Autres* ²	1,5	0	42,9	10,1

B.

Site	Peuplement	Essence	N tiges/ha	G(m ² /ha)	Circonférence moyenne (cm)	Hauteur moyenne(m)
Grune	Chêne pur	Chêne	135,7	16,2	120,7	24,3
		Hêtre	92,5	6,2	84,3	21,3
	Hêtre pur	Chêne	21,7	2,7	123,6	27,5
		Hêtre	130	17,7	126	27,5
		Autres* ³	2,7	0,3	114,7	23,9
	Mélange	Chêne	130,9	16,2	122,9	26,2
		Hêtre	148,7	15,3	104	24,4
		Autres* ⁴	6,7	0,7	114,8	26,3

C.

Site	Peuplement	Essence	N tiges/ha	G(m ² /ha)	Circonférence moyenne (cm)	Hauteur moyenne(m)
La Roche	Chêne pur	Chêne	185	30,2	139,5	23
		Hêtre	128	8,9	87,6	18,1
	Hêtre pur	Chêne	9,5	1,6	142,9	23,6
		Hêtre	119,2	27,3	161,4	25,5
	Mélange	Chêne	105	19,4	148,2	22,9
		Hêtre	147,2	17,5	112,1	20,4

*¹ : Charme

*² : Houx

*³ : Erable sycomore

*⁴ : Pins sylvestre, bouleau et épicéa

2.2. Echantillonnage

Les prélèvements ont été réalisés en 10 journées sur une période allant du 28 octobre au 15 décembre 2016 et ont mobilisé 6 personnes.

Vingt points d'échantillonnage ont été choisis sur chaque site : 5 dans chaque peuplement pur et 10 dans les peuplements mélangés, de manière à couvrir tout le gradient de diversité du mélange, du chêne pur au hêtre pur. Les arbres cibles utilisés pour d'autres études portant un numéro et le peuplement ayant été cartographié pour les besoins de ces études, les points d'échantillonnage ont été choisis à proximité de certains arbres cibles en fonction de leur voisinage. L'endroit exact où aurait lieu le prélèvement était décidé sur le terrain. La distance entre l'arbre cible et le point d'échantillonnage était alors mesurée, ainsi que l'angle formé entre le nord et le point d'échantillonnage, mesuré depuis l'arbre cible.

Ces deux données, combinées avec la position GPS de l'arbre cible, permettent de calculer par trigonométrie la position exacte des points d'échantillonnage dans le peuplement. Les formules utilisées sont présentées ci-dessous.

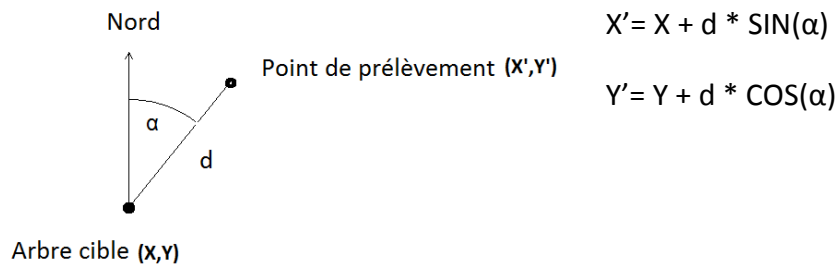


Figure 3: Calcul de la position des points de prélèvement

En chaque point d'échantillonnage, plusieurs échantillons ont été prélevés.

- La litière de l'année sur une surface de 40x40cm
- L'humus sur une surface de 40x40cm
- Le sol minéral sur une profondeur de 0 -10 cm
- Le sol minéral sur une profondeur de 10 -20 cm
- Le sol minéral sur une profondeur de 20 -30 cm
- Le sol minéral sur une profondeur de 30 -40 cm

2.2.1. Prélèvement de la litière et de l'humus.

La litière de l'année et l'humus ont été récoltés sur une surface de 40x40 cm, matérialisée par un cadre en métal. Pour bien séparer ce qui était à l'intérieur et à l'extérieur du cadre, le bord interne du cadre a été découpé au couteau. Les feuilles tombées durant l'année en cours ont été récoltées et mises de côté, elles ne seront pas utilisées dans le cadre de cette étude. En effet, vu la période et la durée sur laquelle s'est déroulé l'échantillonnage, la quantité de litière de l'année aurait été bien plus grande pour les derniers échantillons récoltés que pour les premiers et les résultats des futures analyses n'auraient pas été comparables.

L'humus a été récolté entièrement, sans différencier les différents horizons (Baize 2008) qu'on y retrouve :

- OL - horizon organique de litière : c'est là qu'on retrouve tous les débris végétaux encore non dégradés par l'action des décomposeurs. L'origine de ces débris est reconnaissable à l'œil nu. Dans cet horizon, on peut distinguer l'OLn et l'OLv, respectivement la litière nouvelle et vieillie. La litière nouvelle est constituée des feuilles tombées cette année tandis que la litière vieillie est composée de feuilles tombées il y a plus d'un an. Les feuilles dans l'OLv sont ramollies, décolorées et collent ensemble. Rappelons que l'OLn a été prélevé séparément et ne sera pas utilisé.
- OF - horizon organique fragmenté : Comme son nom l'indique, c'est dans cet horizon que l'on retrouve les débris végétaux fragmentés en morceaux de taille variable, mélangés à de la matière organique fine (entre 10 et 70% en volume).
- OH - horizon organique humifié : horizon composé à plus de 70% en volume de matière organique fine.

2.2.2. Prélèvement des sols minéraux.

Vu la charge caillouteuse des sols sur les trois sites, prendre des échantillons de volume constant à l'aide d'une carotteuse n'était pas possible. Nous avons donc utilisé d'autres outils pour creuser et une autre méthode pour mesurer le volume de l'échantillon. Cette méthode nécessite de disposer d'un récipient gradué et d'un volume connu de sable bien sec. Nous avons appliqué les étapes suivantes :

- Creusement d'un trou de 10 cm de profondeur à partir de la surface du sol minéral, en faisant attention à ce que des particules de sol des profondeurs supérieures ne tombent pas dans le fond. Le sol ainsi que les cailloux qu'il contient sont mis dans un sac plastique numéroté.
- Découpage des racines qui dépassent des bords du trou à l'aide d'un sécateur. Ces racines sont aussi collectées.
- Recouvrement du fond du trou par du cellophane.
- Remplissage du trou par du sable venant du récipient de volume connu.
- Calcul de la différence entre le volume initial et ce qu'il reste dans le récipient, pour connaître le volume du trou et donc le volume de sol et de pierre récolté.
- Récupération du sable grâce au cellophane
- Agrandissement du trou et mise à niveau à la profondeur suivante.
- Prélèvement de l'échantillon suivant.



Figure 4: Prélèvement des sols minéraux et mesure du volume

2.3. Stockage et conservation des échantillons

Suite à un changement dans le protocole entre la fin de l'échantillonnage et le début de l'extraction des racines, tous les échantillons n'ont pas été conservés de la même manière.

60% des échantillons ont été conservés en chambre froide à 4°C durant une période variable comprise entre le 28 octobre 2016 et le 17 janvier 2017. Les échantillons y sont donc restés entre 33 et 81 jours selon la date du prélèvement. Ces échantillons ont ensuite été séchés à l'étuve à 65°C durant 4 jours.

Les 40% restants ont directement été mis à sécher à l'air libre durant 3 semaines. Le séchage a ensuite été finalisé par un passage à l'étuve à 65°C durant 4 jours.

Cette différence de traitement peut induire une différence de poids sec. Stocké dans un environnement humide à 20°C, un échantillon peut perdre 5 à 10 % de son poids sec par respiration cellulaire durant les 24 heures suivant le prélèvement (Oliveira 2000).

Le stockage en chambre froide permet de ralentir ce processus mais ne l'empêche pas complètement. La méthode idéale aurait été d'extraire les racines de l'échantillon directement, et d'ensuite de les sécher ou les réfrigérer en attendant la suite des manipulations. Vu la durée des prélèvements, ça n'aurait pas été possible.

Un test statistique n'a pas révélé de différence significative entre les deux traitements.

2.4. Traitement des échantillons

Le but des différentes étapes détaillées dans ce point est de séparer les racines fines sur lesquelles seront effectuées les mesures, du reste des échantillons, c'est-à-dire la matière organique, le sol et les cailloux. Les racines fines sont les racines de diamètre inférieur ou égal à 2mm. Toutes les racines de diamètre supérieur seront mises de côté et ne seront pas utilisées.

2.4.1. Sols minéraux

Un schéma résumant les différentes étapes des manipulations se trouve à la figure 7.

Les sols minéraux étant utilisés pour un autre mémoire, ils sont d'abord tamisés sur une maille de 2mm pour séparer les cailloux et les racines de la terre fine, utilisée pour les analyses de sol (Figure 7, étape 1). La suite de l'extraction des racines se déroule en deux grandes étapes : l'extraction des racines résiduelles dans la terre fine et la séparation des racines présentes dans la fraction grossière.

Extraction des racines dans la terre fine

Lors du tamisage, il est possible que des racines ou des particules grossières tombent à côté du tamis, ou plus probablement au travers des mailles, surtout lorsque l'échantillon est très riche en particules grossières et qu'il a été nécessaire de « forcer » l'échantillon dans le tamis pour obtenir les 200g de terre fine requis pour les analyses de sol.

Cette terre fine est minutieusement étalée sur un plastique ou une feuille de papier de manière à récupérer toutes les racines d'une longueur de l'ordre du centimètre ou plus. Ces racines sont stockées dans des récipients numérotés (étape 2).

Lors de cette étape de séparation manuelle, les racines mortes sont mises de côté. Ces racines mortes étaient reconnaissables à l'absence du cortex et de la stèle ou à un décollement de ceux-ci par rapport au périderme (Leuschner 1994, 2000).

Pour les racines plus petites, qui sont aussi plus nombreuses, il serait illusoire de toutes les récupérer à la main. On fait donc l'hypothèse qu'elles sont réparties uniformément dans la terre fine et on en prélève un sous échantillon d'environ 50g, qui ne sera pas utilisé pour les analyses de sol.

Ce sous-échantillon est mélangé à de l'eau (étape 3). Les particules de sol tombent au fond du récipient tandis que les racines et la matière organique flottent à la surface. L'eau est alors versée sur un tamis de 1 mm pour récupérer les racines. L'opération est répétée en agitant bien le fond pour faire remonter les racines qui y auraient été piégées. Le contenu du tamis est mis à sécher dans des enveloppes en papier numérotées.

La quantité de ces petites racines dans l'échantillon entier sera extrapolée à partir de celle mesurée dans le sous-échantillon en appliquant le même ratio qu'entre la masse de l'échantillon de terre fine (avant sous-échantillonnage) et celle du sous-échantillon.

Cette étape supplémentaire de récupération par flottaison des racines résiduelles prend du temps et n'apporte que peu d'information. En effet, la masse des racines ainsi récupérées est minime par rapport à celle des racines restées dans le tamis et qui seront isolées dans l'étape suivante. Cette étape ne sera effectuée que sur 12 échantillons, couvrant les deux espèces, les 3 sites et les 4 profondeurs. Sur base d'une régression linéaire entre les biomasses totales et celles sans les racines obtenues lors de cette dernière manipulation, on peut calculer les biomasses totales pour tous les échantillons.

Cependant la matière organique remonte elle aussi à la surface de l'eau, ce qui pose problème pour les échantillons de la couche de sol 0-10 cm, riche en matière organique.

La solution à ce problème a été trouvée en observant que lors du transfert de la terre fine dans un sachet en plastique, celle-ci descend directement au fond du sac tandis que les racines ont tendance à rester collée au plastique par électricité statique.

C'est ce principe qui est utilisé pour séparer au maximum les racines de la matière organique et du sol avant de faire la séparation par flottaison. En pratique, le sous échantillon est étalé sur une feuille en papier et on vient appliquer par-dessus une plaque de PVC qu'on frotte avec un morceau de polaire. A l'aide d'une balayette, on nettoie la plaque et on récupère ce qui y est attaché dans un récipient avec de l'eau. On recommence l'opération jusqu'à ce que l'opérateur estime qu'il ne récolte plus assez de racines, en mélangeant le sous échantillon à chaque fois, de manière à exposer d'autres racines.

La méthode de séparation par flottaison est alors appliquée comme pour les sols d'échantillons plus profonds.

Séparation des racines présentes dans la fraction grossière

Cette étape s'effectue sur ce qui restait dans le tamis lors de du premier tamisage et a pour but de nettoyer les racines et les cailloux de toutes les particules de sol qui y adhèrent (étape 4).

- Mélanger l'échantillon avec de l'eau, dans un seau, en utilisant un jet assez puissant pour casser les agrégats. S'ils sont nombreux, les broyer à la main dans le seau.
- Verser le contenu du seau sur un tamis à maille de 2 mm, le tamis étant placé au-dessus d'un bac pour récupérer ce qui passe au travers.
- Rincer le fond du seau et le tamis au jet à faible puissance pour éviter de projeter des racines ou des cailloux en dehors, tout en continuant à casser les agrégats à la main.
- Quand les cailloux et racines sont propres et qu'il n'y a plus d'agrégats, transférer le contenu du tamis dans une barquette en carton.

Les cailloux et la majorité des racines sont dans le tamis, mais certaines petites racines sont passées au travers et flottent dans le bac. Elles seront récupérées en écumant la surface de l'eau au moyen d'un morceau de toile moustiquaire et mises avec le contenu du tamis dans la barquette. Les barquettes sècheront à l'air libre durant une semaine avant de passer à l'étape suivante.



Figure 5: Etapes du nettoyage des cailloux

L'extraction des racines se fait manuellement (étape 5). Les racines extraites sont mises dans le même récipient que celles extraites de la terre fine à la main, avant de prendre le sous-échantillon. Les racines extraites de cette manière seront ensuite désignées par le terme « échantillons principaux ». Ici encore, il est impossible de récupérer tous les fragments de racines sans y passer un temps excessif et il reste des racines résiduelles dans les cailloux.

Les racines résiduelles seront séparées des cailloux sur le même principe que celles présentes dans la terre fine, mais en utilisant de l'air plutôt que de l'eau (étape 6).

Le dispositif se présente sous la forme d'un tube en PVC d'environ 2m de long et 25cm de diamètre. Il est placé de manière à former un angle d'environ 15-20° avec l'horizontale et est maintenu latéralement pour pouvoir tourner sur lui-même sans rouler hors de son support. En pratique, il est posé sur deux chaises retournées sur une table. L'extrémité supérieure est fermée par une toile moustiquaire tandis que l'extrémité inférieure est ouverte au-dessus d'un bac. Les cailloux sont placés au milieu du tube au moyen d'un morceau de gouttière. De l'air comprimé est alors envoyé par l'extrémité ouverte pendant que l'opérateur fait tourner le tuyau autour de son axe. Les racines sont entraînées vers le haut du tube par le flux d'air et sont arrêtées dans la moustiquaire, tandis que les cailloux descendent dans le tube jusqu'à tomber dans le bac. Le mouvement tournant permet aux cailloux de glisser et d'en exposer de nouveaux au flux d'air, libérant ainsi les racines qui seraient coincées entre.

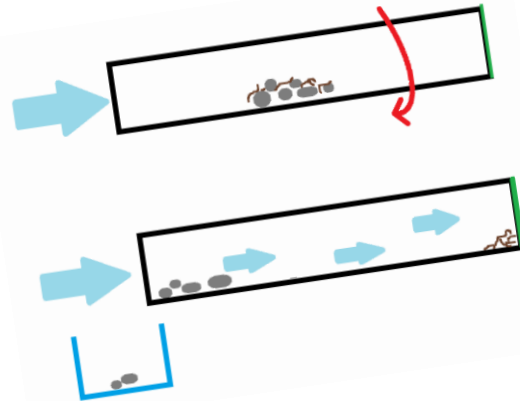


Figure 6: Dispositif pour séparer les cailloux des racines

Ici encore un problème se pose. Cette méthode permet de séparer les cailloux des racines, mais le flux d'air emporte avec lui les autres éléments légers comme de la matière organique ou des morceaux du périoderme de racines mortes.

Pour séparer les racines des autres résidus légers, il n'y a pas d'autre méthode que la séparation manuelle (étape 7). Pour éviter d'y passer trop de temps, cette séparation sera réalisée sur 12 échantillons couvrant les 2 espèces, les 3 sites et les 4 profondeurs. Le but est de trouver le rapport entre la quantité extraite à l'air et la quantité extraite manuellement et d'appliquer ce ratio à tous les échantillons pour connaître la quantité totale de racines de chaque prélèvement.

Calcul de la biomasse totale

Dans les sols minéraux, la masse totale des racines se trouve dans trois fractions : échantillons principaux, les racines extraites de la terre fine par flottaison et les racines résiduelles séparées de la fraction grossière par flux d'air. Ces deux dernières fractions n'ont été récoltées que sur 12 prélèvements pour éviter de perdre trop de temps à récolter de très faibles biomasses de racines, n'apportant que peu d'informations.

Pour les 12 prélèvements pour lesquels les trois fractions sont disponibles, une régression linéaire a été calculée pour prédire la masse totale à partir des masses des échantillons principaux. C'est sur cette masse après régression que sont basés tous les calculs.

Les résultats de cette régression et la part des différentes fractions dans la masse totale se trouvent à l'annexe A.

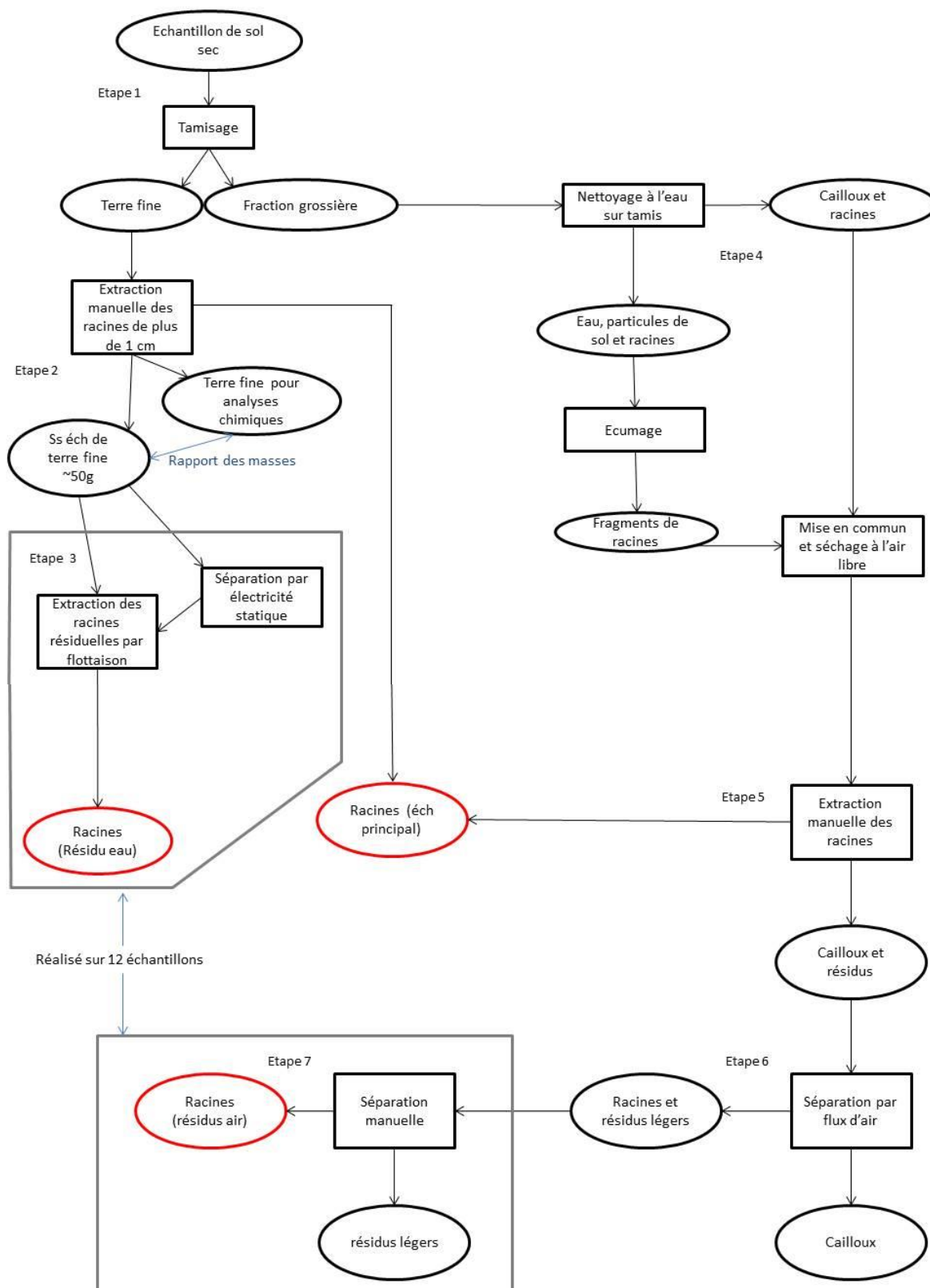


Figure 7: Schéma récapitulatif du traitement des sols minéraux

2.4.2. Humus

Il est impossible de séparer les racines de l'humus sur base des propriétés physiques comme c'est le cas dans les sols minéraux. La seule méthode possible consiste à extraire chaque fragment de racine un par un, ce qui est assez chronophage compte tenu du nombre d'échantillons à traiter. Plusieurs étapes préliminaires sont donc réalisées pour gagner du temps lors de l'extraction proprement dite. Un schéma résumant les différentes étapes des manipulations se trouve à la figure 8.

- Etaler l'échantillon dans un cadre en métal de 40x40 cm comme celui utilisé pour récolter l'humus.
- Homogénéiser l'échantillon, à la main, de manière à avoir une couche d'épaisseur constante avec des feuilles et de la matière organique fine sur toute la surface du cadre.
- S'assurer que tous les grands morceaux de racines ne soient pas tous imbriqués ou concentré contre les bords du cadre.
- Prélèvement d'un sous-échantillon : placer un morceau de tuyau en PVC dans le cadre, ni au milieu ni contre le bord, et l'enfoncer dans l'échantillon. Le diamètre interne de ce tuyau est de 32 cm.
- Le solde sera débarrassé des pierres et morceaux de bois avant d'être pesé, pour ne pas fausser la masse d'humus obtenue.
- Ce qui est dans le tuyau est rapidement tamisé au moyen d'un tamis à mailles de 2 mm. Cette étape permet de séparer l'humus fin de l'humus grossier. En effet, chercher à extraire tous les fragments de racine de la matière organique fine augmenterait considérablement le temps d'extraction car les fragments de racines qui s'y retrouvent sont extrêmement petits. Ce tamisage doit être bref pour éviter que des racines plus grosses que la maille ne passent au travers.
- Dans le sous-échantillon, extraction des racines, séparation de l'humus et des cailloux, fruits, morceaux de bois et plantes encore vertes.

L'humus sans le sous-échantillon sera pesé tandis que le sous-échantillon sera utilisé pour des analyses chimiques. Les racines sont mises dans des récipients numérotés en attendant d'être pesées et scannées. Les masses et longueurs obtenues seront rapportées à la masse de l'humus du sous-échantillon et la surface interceptée par le tuyau en PVC et seront directement exprimées en mg/g et g/m².

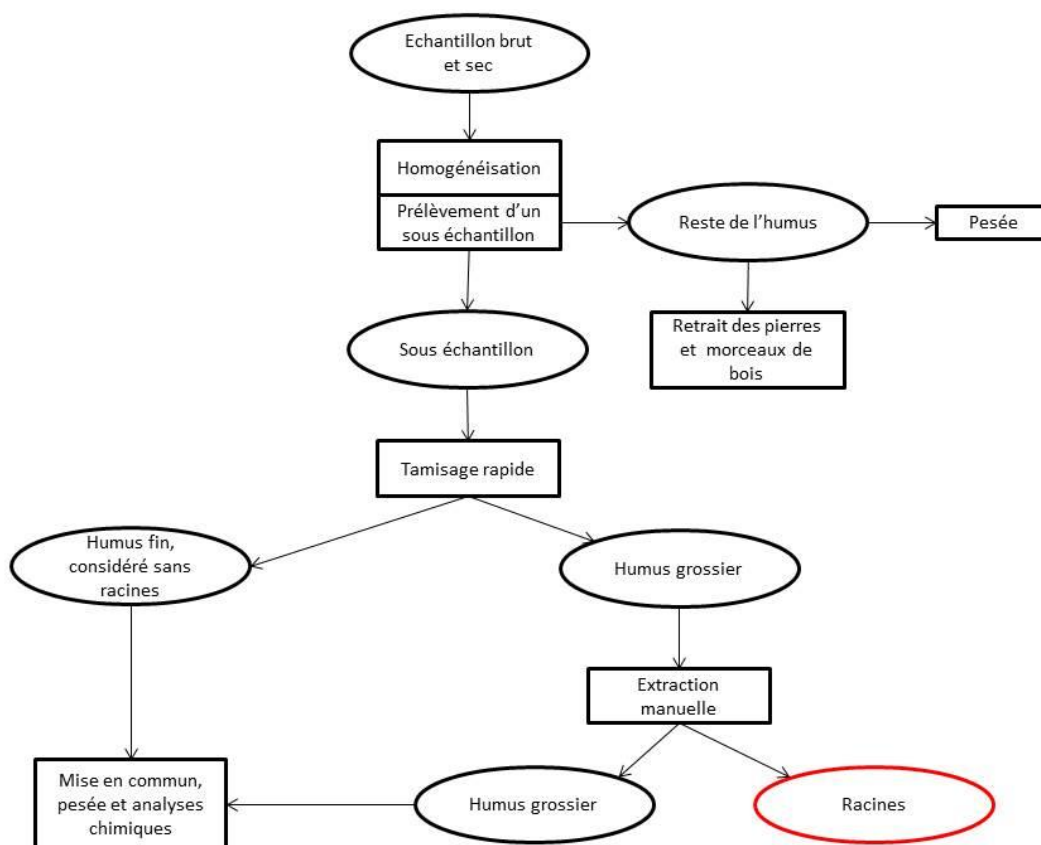


Figure 8: Schéma récapitulatif du traitement des humus

2.5. Détermination du volume des cailloux

Pour exprimer la quantité de racines par volume de sol, il faut connaître le volume disponible pour les racines, c'est-à-dire le volume du prélèvement de sol auquel on retire le volume des cailloux.

Pour calculer le volume des cailloux, nous avons utilisé la méthode de la pesée hydrostatique. Sur une balance, nous plaçons un bécher au milieu duquel est suspendu un récipient muni d'un poids et percé de trous, comme illustré par la figure 9. Ce récipient est suspendu à un statif se trouvant en dehors de la balance. Le bécher est rempli d'eau jusqu'à ce que l'eau arrive au niveau du câble qui suspend le récipient. Quand la valeur indiquée par la balance est stable, la balance est tarée. Le récipient est ensuite rempli avec l'échantillon de cailloux dont on veut connaître le volume. La valeur maintenant indiquée par la balance correspond à la masse d'eau déplacée par poussée d'Archimède, qu'on peut approximer par son volume, soit le volume de l'échantillon de cailloux.



Figure 9: photo du dispositif lors de la tare

P_A : Poussée d'Archimède (N)

m_m : masse mesurée par la balance (g)

g : accélération gravitationnelle (m/s^2)

ρ : masse volumique de l'eau (g/cm^3)

V_e : Volume d'eau déplacé par les cailloux (cm^3)

V_c : Volume des cailloux (cm^3)

$$P_A = m_m \cdot g = \rho \cdot V_e \cdot g$$

$$m_m = \rho \cdot V$$

$$\text{Or } V_e = V_c$$

$$\text{Donc } V_c = \rho \cdot V_e$$

La température de l'eau n'ayant pas été mesurée, nous approximerons la masse volumique de l'eau par 1 de sorte que :

$$m_m = V_c$$

Nous considérerons le volume de la portion de câble immergé comme nul.

Cette méthode implique que le récipient contenant les cailloux ne soit pas en contact avec le bécher pour éviter qu'une partie du poids des cailloux soit reporté sur la balance plutôt que sur le statif.

Pour gagner du temps, le volume des cailloux n'a été mesuré que sur 32 échantillons. Le poids sec des cailloux a lui été mesuré pour tous les échantillons. Le volume et la masse de ces 32 échantillons ont été utilisés pour calculer la masse volumique moyenne des cailloux, séparément pour chaque site. Nous avons obtenu des masses volumiques de $2,63 \text{ g/cm}^3$ à Baileux, $2,76 \text{ g/cm}^3$ à Grune et $2,67 \text{ g/cm}^3$ à La Roche, avec des coefficients de variation de respectivement 0,017, 0,039 et 0,028.

Ces masses volumiques ont ensuite été utilisées pour calculer le volume de cailloux de chaque échantillon en les multipliant par la masse mesurée.

2.6. Mesure de la composition spécifique des peuplements

Pour mesurer le lien entre la diversité et la répartition des racines, il faut pouvoir mesurer la diversité du peuplement. Étant donné qu'il n'y a que deux espèces présentes, la diversité sera exprimée en fonction de la proportion des deux espèces dans un certain rayon autour du point d'échantillonnage. Toutes les étapes ont été effectuées pour des rayons de 5, 10 et 15 m. Ces distances ont été choisies arbitrairement. Cette proportion sera pondérée par la surface terrière des arbres situés dans ce rayon.

Dans chaque site, les peuplements avaient été cartographiés et certaines caractéristiques des arbres mesurées.

- Calcul des coordonnées des points de prélèvement sur base des coordonnées des arbres cible, des distances entre l'arbre cible et le point d'échantillonnage et de l'angle formé entre le nord et le point de prélèvement, mesuré depuis l'arbre cible (voir figure 3).
- Visualisation des points de prélèvement et de tous les arbres du peuplement au moyen du logiciel Arcmap 10.4.
- Sélection de tous les arbres dans le rayon choisi autour du point de prélèvement.
- Par jointure spatiale, il a été possible de relier les arbres au point de prélèvement auquel ils correspondaient en fonction du rayon choisi.
- Pour chaque point de prélèvement, les informations concernant l'espèce et le diamètre ont été récupérées pour chacun des arbres.
- Sur base de ces données et du rayon autour du point de prélèvement, la surface terrière a pu être obtenue ainsi que la proportion en surface terrière des deux espèces d'intérêt.

Le rayon de 10 m a finalement été retenu pour la suite. Ce rayon permettait d'une part d'avoir des arbres de part et d'autre du point d'échantillonnage, ce qui n'était pas le cas avec le rayon de 5 m, de sorte que la zone tienne compte des arbres dont les systèmes racinaires se rencontrent au niveau du point.

D'autre part, cela permet d'avoir suffisamment d'arbres voisins de ce point. En effet, il est peu pertinent de mesurer la densité du peuplement et la proportion des deux essences s'il

n'y a qu'un ou deux arbres dans la zone autour du point. A l'inverse, avec un rayon trop grand, on risque de tenir compte d'arbres dont les racines n'arrivent pas jusqu'au point d'échantillonnage. La cartographie des peuplements autour des arbres cibles se trouve à l'annexe B.

2.7. Mesure de la longueur des racines

Les résultats de la mesure des longueurs n'étant pas exploitables, les détails concernant ce point se trouvent à l'annexe C.

2.8. Pesée des échantillons

Pour la mesure de la biomasse, les échantillons ont été pesés au moyen d'une balance précise à 0,0001 g.

Tous les échantillons ont été manipulés secs, mais certaines étapes ont nécessité l'utilisation d'eau. Pour garantir que tous les échantillons soient au même niveau d'humidité lors de la pesée, ils ont tous été séchés à l'étuve à 60°C durant 48 heures.

Pour le séchage, les récipients contenant les racines ont été ouverts et couverts de grandes feuilles de papier. Ces feuilles ont été maintenues contre l'ouverture des pots par des grilles. Cette manipulation supplémentaire a pour but d'éviter que la circulation de l'air dans l'étuve ne fasse s'envoler toutes les racines.

Les échantillons principaux des sols minéraux ainsi que les échantillons d'humus ont été pesés directement dans le pot dans lequel ils étaient conservés. Une dizaine de ces pots a ensuite été pesée à vide pour en connaître le poids moyen, qui sera déduit des poids mesurés par la balance.

Les échantillons « résidus », extraits à l'eau et à l'air étant beaucoup plus légers, ils seront pesés dans de petites barquettes en aluminium, plus légères, qui seront tarées avant chaque pesée.

2.9. Traitement des données

2.9.1. Expression des résultats

Les biomasses racinaires mesurées seront exprimées selon différentes unités de manière à pouvoir les comparer entre eux.

- Biomasse racinaire dans le sol minéral :

La biomasse racinaire est exprimée en milligrammes de racines par centimètre cube de sol. Le volume de sol utilisé est le volume du prélèvement duquel est soustrait le volume des cailloux, il s'agit donc du volume accessible aux racines, soit le volume de terre fine et de vide.

$$M \left[\frac{mg}{cm^3} \right] = 1000 * \frac{m[g]}{V_{tot}[cm^3] - V_{cailloux}[cm^3]}$$

Pour pouvoir comparer la biomasse racinaire dans l'humus à celle présente dans le sol minéral, celle-ci sera aussi exprimée en gramme de racines par mètre carré.

Les trous creusés lors des prélèvements de sols étant grossièrement cylindriques, on peut calculer la surface couverte par chaque prélèvement en divisant le volume du prélèvement par la profondeur du trou, c'est-à-dire 10 cm ou moins dans les cas où il n'était plus possible de creuser.

$$S[m^2] = 10^{-4} * \frac{V_{tot}[cm^3]}{10[cm]}$$

En divisant la masse de racine dans l'échantillon par la surface ainsi obtenue, exprimée en m², on obtient la masse de racine par mètre carré à une profondeur donnée.

$$M \left[\frac{g}{m^2} \right] = \frac{m[g]}{S[m^2]}$$

- Biomasse racinaire dans l'humus :

La biomasse racinaire est exprimée en milligrammes de racines par gramme d'humus. La masse d'humus est celle du sous-échantillon dont ont été extraites les racines, comme expliqué au point 2.4.2.

$$M \left[\frac{mg}{g} \right] = 1000 * \frac{m[g]}{M_{humus}[g]}$$

Pour pouvoir comparer la biomasse racinaire dans l'humus à celle présente dans le sol minéral, elle sera aussi exprimée en grammes de racine par mètre carré. Cette biomasse par surface a été calculée en divisant la masse de racine par la section (exprimée en m²) du cylindre utilisé pour délimiter le sous échantillon.

$$M \left[\frac{g}{m^2} \right] = \frac{m[g]}{S[m^2]}$$

2.9.2. Analyses statistiques

Les analyses statistiques ont été réalisées pour différentes variables réponses correspondant aux biomasses de racines fines exprimées en :

- Densité dans l'humus (mg/g)
- Abondance dans l'humus (g/m²)
- Densité dans les couches minérales par profondeur (mg/cm³)
- Abondance dans les couches minérales par profondeur (g/m²)
- Densité dans la somme des couches minérales sur tout le profil (mg/cm³)
- Abondance dans la somme des couches minérales sur tout le profil (g/m²)
- Abondance totale des couches minérales et dans l'humus (g/m²)
- Rapport des biomasses racinaires (g/m²) de la somme des couches minérales et de l'humus.

Dans le cas d'un cumul sur plusieurs couches minérales, la biomasse racinaire exprimée en g/m² a été calculée en sommant simplement les biomasses (g/m²) de chaque couche ; quand la biomasse était exprimée en mg/cm³, une simple addition n'était pas possible et la biomasse a été calculée selon l'équation suivante :

$$M \left[\frac{mg}{cm^3} \right] = 1000 * \frac{\sum m[g]}{\sum (V_{tot}[cm^3] - V_{cailloux}[cm^3])}$$

Différentes variables, susceptibles d'influencer la quantité de racines, ont été utilisées dans les modèles statistiques. Les modèles et les différents paramètres de ces modèles seront considérés comme significatifs si la p-valeur est inférieure ou égale à 0,05.

Effet de la surface terrière

Une première analyse consistera à tester l'effet de la surface terrière du peuplement au voisinage du point de prélèvement pour chaque type de peuplement. Ce premier test a pour but d'éviter d'attribuer une différence de biomasse entre peuplements à des densités différentes entre ces peuplements. Le test statistique sera réalisé dans le logiciel SAS au moyen du modèle « biomasse = Peuplement Gtot Peuplement*Gtot ». Ce test sera réalisé séparément sur les différentes couches de sol.

Effet de la pierrosité

Il est possible que la pierrosité élevée observée sur le terrain ait une influence sur la biomasse racinaire, dans la mesure où l'espace occupé par les cailloux ne peut être prospecté par les racines. Les différents sites et profondeurs seront comparés entre eux par un test de Tukey réalisé dans SAS, pour mettre en évidence d'éventuelles différences significatives de la pierrosité.

L'effet de la pierrosité sur l'abondance et la densité racinaire sera ensuite testé dans SAS au moyen du modèle « biomasse= Profondeur Pierrosité Profondeur*Pierrosité ».

Comparaison des peuplements purs

Cette analyse s'intéresse à la comparaison des peuplements purs de chêne et de hêtre sur les trois sites ensemble. Pour tenir compte du fait que l'effet de l'essence peut varier selon le site, le site et l'interaction « site*peuplements » ont été ajoutés. Le modèle utilisé dans SAS était « biomasse= Peuplement Site Peuplement*Site », où le peuplement et le site étaient des variables catégorielles.

Ce modèle a ensuite été testé en ajoutant la pierrosité et la surface terrière, d'abord séparément puis ensemble.

Analyse de l'effet du mélange

Après avoir comparé les peuplements purs sous forme de variable catégorielle, l'effet peuplement a été testé en introduisant la contribution de chêne à la surface terrière comme variable continue (% GChêne). Cette analyse a été réalisée séparément pour les trois sites.

Pour tester l'effet du mélange, la variable « chêne centré » a été ajoutée. Elle se calcule séparément pour chaque site et permet de faire apparaître une courbure dans le modèle. Cette courbure traduit le fait qu'on obtient une biomasse plus faible ou plus élevée que ce qui est attendu sur base des peuplements purs.

$$\text{Chêne centré} = (\%G_{\text{chêne}} - \%G_{\text{chêne moyen}})^2$$

Le modèle utilisé dans SAS était donc « biomasse= %Gchêne Chênecentré », auquel l'effet pierrosité a ensuite été ajouté.

Distribution verticale des racines

Le modèle non linéaire asymptotique de Gale et Grigal (1987) a été utilisé pour caractériser la distribution verticale des racines. Ce modèle exprime la proportion de la biomasse cumulée en fonction de la profondeur et d'un paramètre β .

$$Y = 1 - \beta^d$$

La profondeur d est exprimée en centimètre tandis que β n'a pas d'unité. Le paramètre β décrit la répartition des racines fines : un β élevé indique une grande proportion de racines en profondeur tandis qu'un β faible indique une grande proportion de racines à la surface, comme l'illustre la figure 10

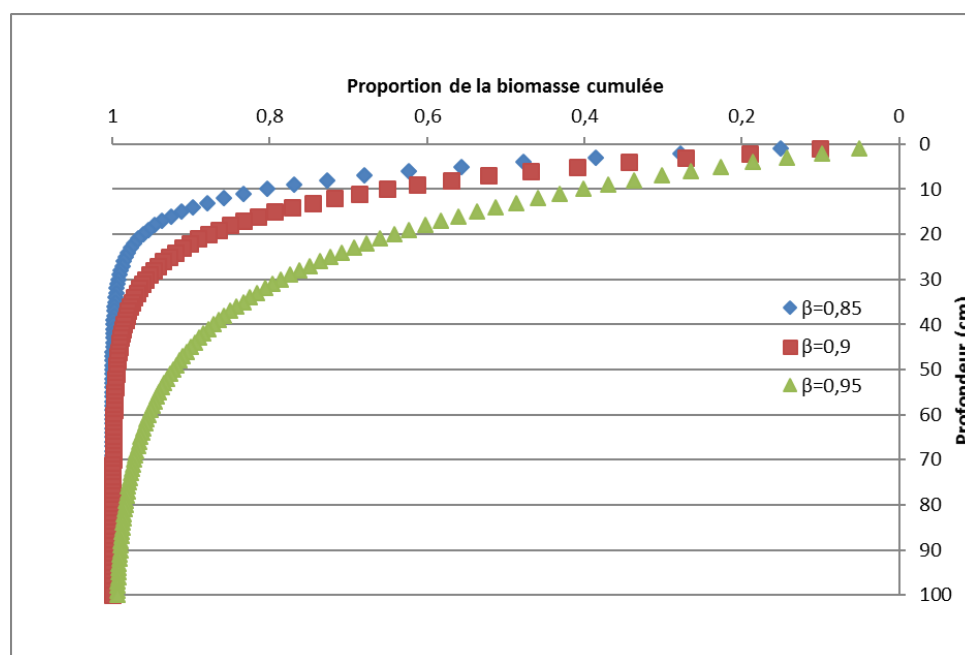


Figure 10 : Distribution racinaire verticale pour trois valeurs de β d'après la fonction $Y = 1 - \beta^d$

Le paramètre β a été estimé pour chaque site et peuplement tel qu'il minimise la somme du carré des résidus entre la proportion de la biomasse cumulée modélisée et mesurée aux profondeurs 5, 15, 25 et 35 cm.

Le code Matlab utilisé pour cette opération est repris à l'annexe D.

3. Résultats

Cette section sera organisée en plusieurs points. Le premier examinera le lien entre les deux unités utilisées : la densité et l'abondance racinaire. Le point suivant traitera de la répartition spatiale des racines. Ensuite, les effets potentiellement confondant de la surface terrière et la pierrosité seront analysés. Les deux derniers points compareront les peuplements purs entre eux et la composition spécifique du mélange.

3.1. Relation entre la densité et l'abondance

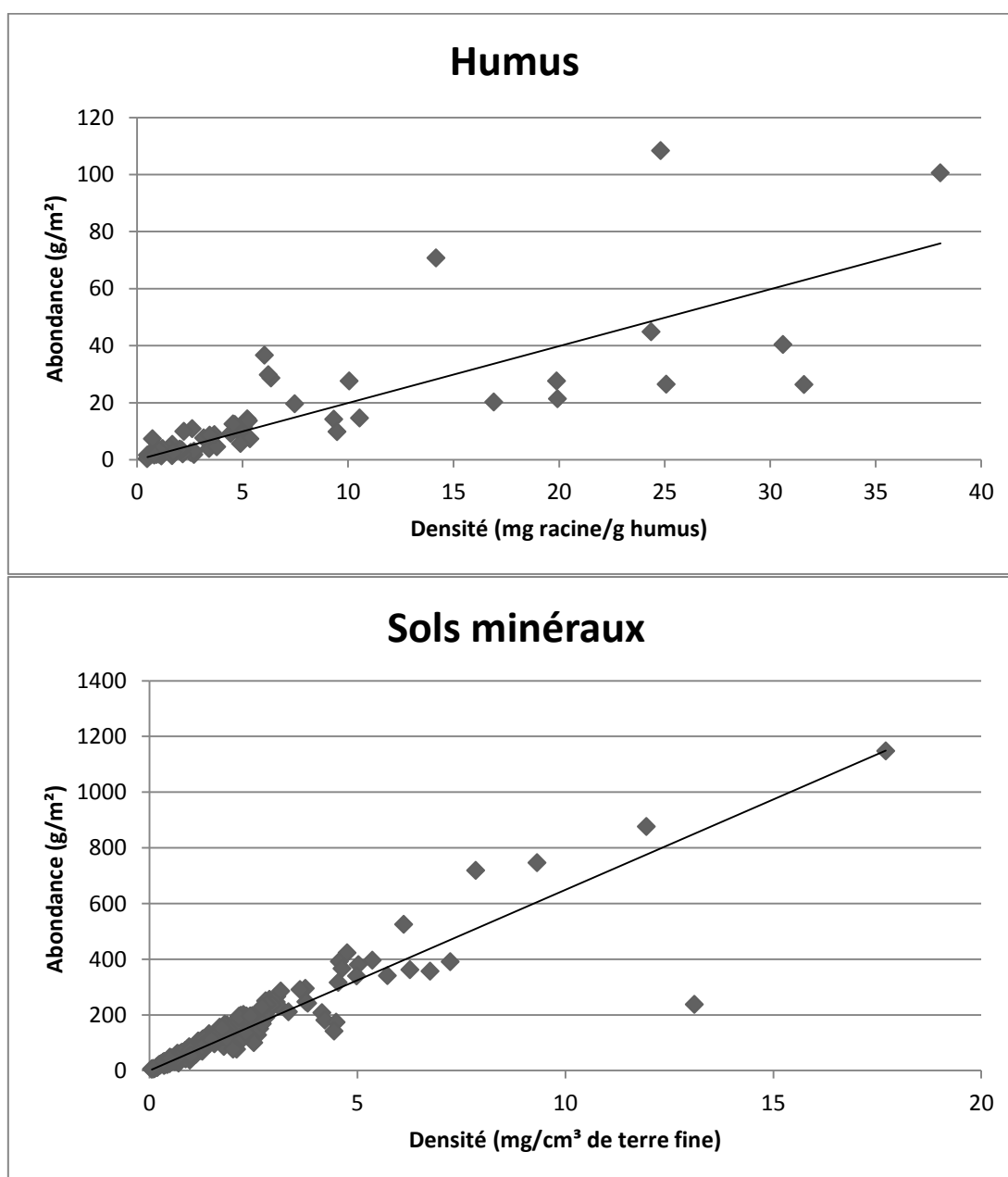


Figure 11: Evolution de l'abondance racinaire en fonction de la densité dans l'humus et dans les sols minéraux.

Tableau 4 : Résultats des régressions linéaires des abondances en fonction des densités

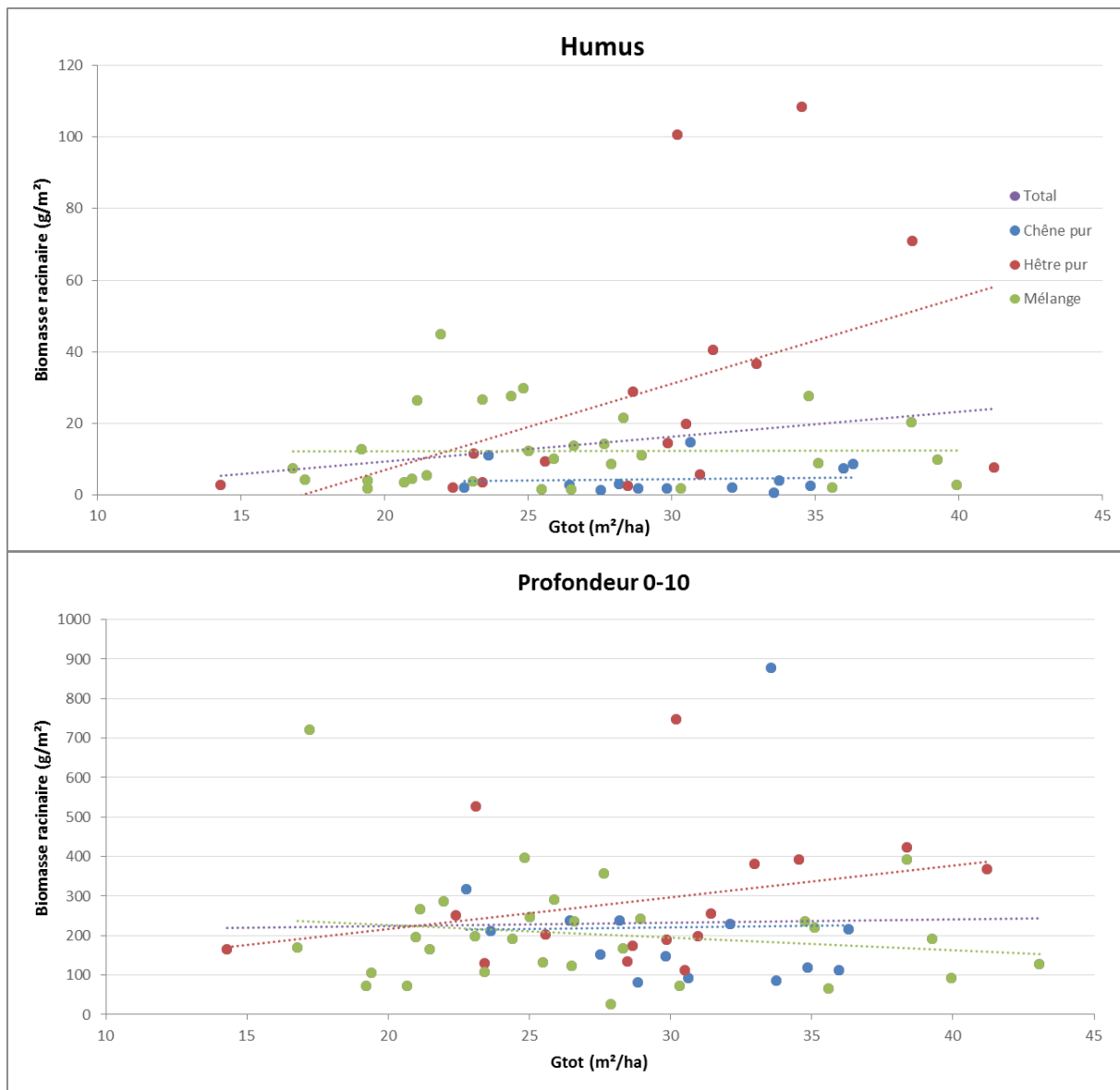
	Modèle	Constante		Variable	
	R ²	Coefficient	P Valeur	Coefficient	p Valeur
Humus	0,6111	1,7182	0,4407	1,8974	1,68E-13
Sols minéraux	0,8493	15,7527	0,0006	61,0478	5,73E-99

La constante n'est pas significative dans le cas de l'humus, on peut donc considérer que la droite de régression passe par l'origine. Dans les sols minéraux en revanche, la constante est significative et est différente de zéro. On peut donc raisonnablement exprimer la biomasse racinaire dans les deux unités, de manière à pouvoir comparer les couches minérales et l'humus en g/m². On remarque que la dispersion autour de la droite de régression est plus importante quand la densité augmente, et ce particulièrement pour l'humus. En comparant les valeurs des axes des ordonnées des deux graphiques, on constate aussi que l'abondance racinaire dans l'humus est environ 10 fois inférieure à celle des sols minéraux.

Le point le plus éloigné de la droite des sols minéraux (13 ;237) est dû à une pierrosité très importante.

3.2. Surface terrière et pierrosité

3.2.1. Effet de la surface terrière



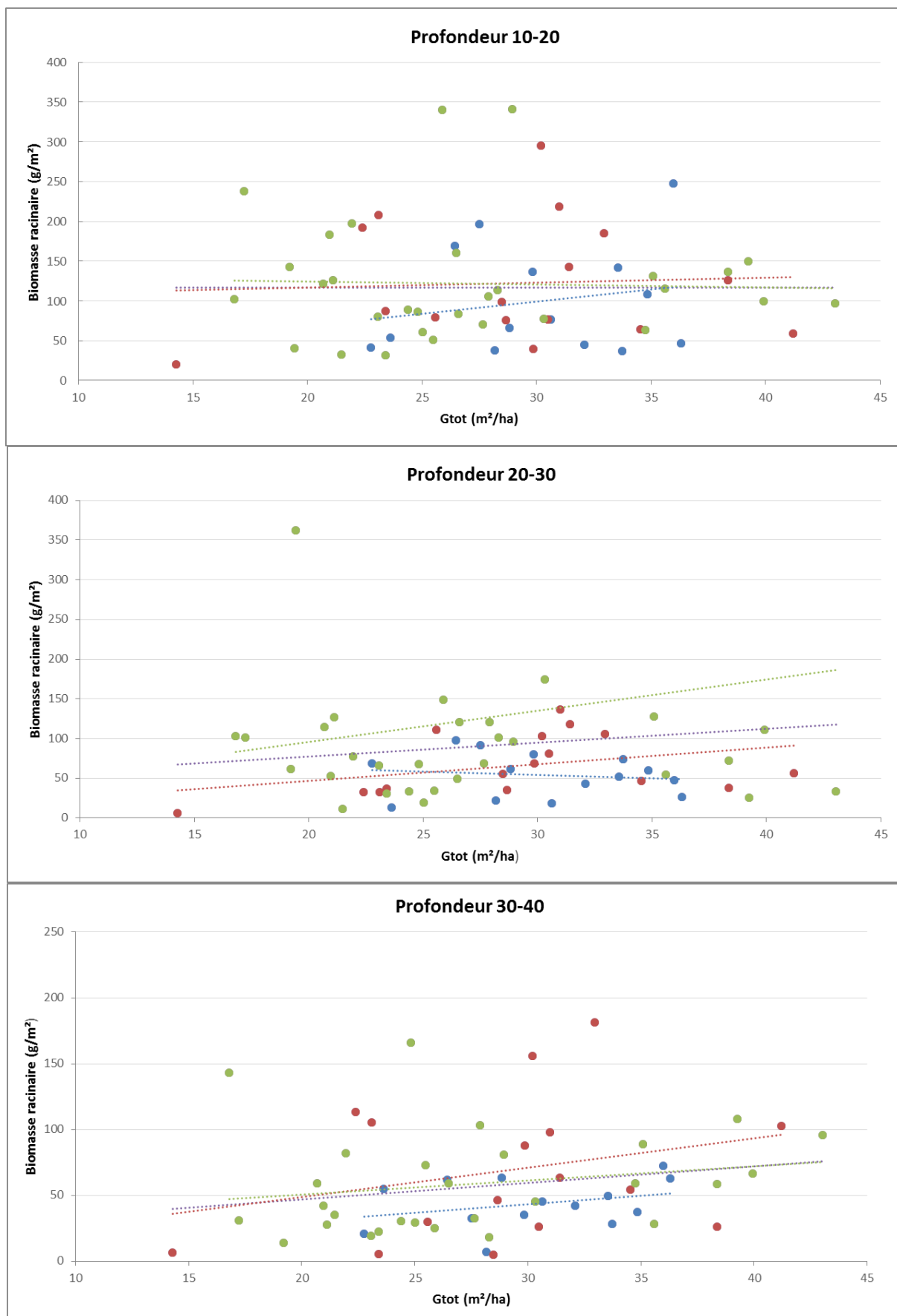


Figure 12: Evolution de la biomasse racinaire exprimée en abondance en fonction de la surface terrière dans les trois types de peuplements et par profondeur.

Tableau 5: Pentes et R² des courbes de tendance pour chaque peuplement et par profondeur.

		Chêne pur	Hêtre pur	Mélange	Tous peuplements
Humus	Equation	0,0664 x + 2,4234	2,4174 x - 41,465	0,002 x + 12,203	0,6968 x - 4,6297
	R ² /p Val	0,0047 / 0,8165	<u>0,2049 / 0,0783</u>	1E-6 / 0,995	0,0417 / 0,1175
0-10	Equation	0,7701 x + 198,05	8,0096 x + 56,297	-3,2059 x + 291,57	0,8456 x + 207,19
	R ² /p Val	0,0003 / 0,955	0,0913 / 0,2554	0,0276 / 0,3801	0,0011 / 0,80016
10-20	Equation	3,404 x + 7,7044	0,6276 x + 104,21	-0,3714 x + 132,06	0,008 x + 116,74
	R ² /p Val	0,0379 / 0,5046	0,0028 / 0,8446	0,0012 / 0,8563	5E-7 / 0,9958
20-30	Equation	-0,8584 x + 79,677	2,0949 x + 4,9753	3,932 x + 16,756	1,756 x + 41,938
	R ² /p Val	0,0189 / 0,6398	0,1262 / 0,177	0,0186 / 0,4729	0,0058 / 0,5636
30-40	Equation	1,3207 x + 3,569	2,2271 x + 4,1406	1,0792 x + 28,892	1,2608 x + 21,754
	R ² /p Val	0,0967 / 0,2792	0,0721 / 0,314596	0,0403 / 0,3056	0,0402 / 0,1312

On peut observer sur les graphiques de la figure 12 que chaque peuplement couvre une gamme large et comparable de surface terrière : elle va de 17 à 40 m²/ha pour le mélange, de 14 à 41 pour le hêtre et de 23 à 36 pour le chêne, qui a donc une gamme de surface terrière un peu moins étendue. Il n'y a pas un type de peuplement qui serait plus ou moins dense que les autres ce qui évite une confusion entre l'information apportée par le type de peuplement et par la surface terrière. On constate aussi que la dispersion autour des droites de tendance est très élevée et ne permet pas de tirer de conclusions.

Un modèle faisant intervenir le type de peuplement et la surface terrière a été testé pour chacune des couches, et il s'avère que le modèle ne montre d'effet significatif pour aucune couche, bien qu'on s'approche d'un effet significatif dans l'humus sous le peuplement de hêtre pur (Voir tableau 5).

3.2.2. Pierrosité

Evolution de la pierrosité selon la profondeur et le site

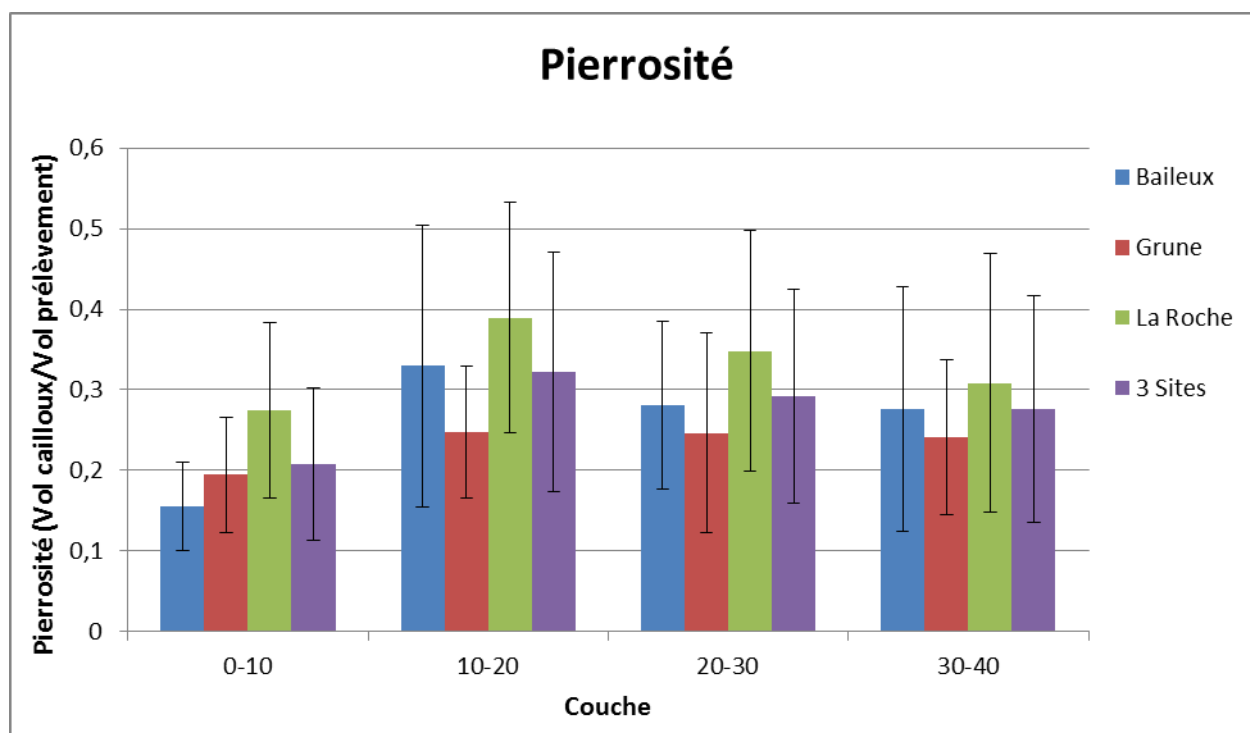


Figure 13: Pierrosité moyenne par site et pour les 3 sites en fonction de la profondeur. Les barres d'erreur représentent l'écart-type.

Les barres d'erreur assez élevées par rapport aux valeurs moyennes rendent difficile l'interprétation des valeurs moyennes, mais les résultats des tests de Tukey (Annexe E) permettent d'être certain que les différences observées sont significatives. Tous sites confondus, on observe une pierrosité moyenne de l'ordre de 0,2 tandis qu'elle est de 0,3 dans les couches inférieures. A Baileux, la pierrosité est significativement plus faible dans la couche 0-10 que dans les autres couches, tandis que cette différence n'est pas significative sur les autres sites.

Dans la couche 0-10, la pierrosité est significativement plus élevée à La Roche que dans les autres sites et dans les couches 10-20 et 20-30, elle est plus élevée à La Roche qu'à Grune mais équivalente à celle de Baileux.

Effet de la pierrosité sur la biomasse racinaire

L'observation des graphes d'évolution de l'abondance et de la densité racinaire en fonction de la pierrosité semble montrer que la pierrosité n'influence pas la biomasse totale, mais que la densité de racines dans la terre fine augmente avec la pierrosité. Un modèle faisant intervenir la pierrosité et la profondeur a été testé et il apparaît que cet effet n'est significatif que pour la profondeur 10-20 (voir Tableau 6).

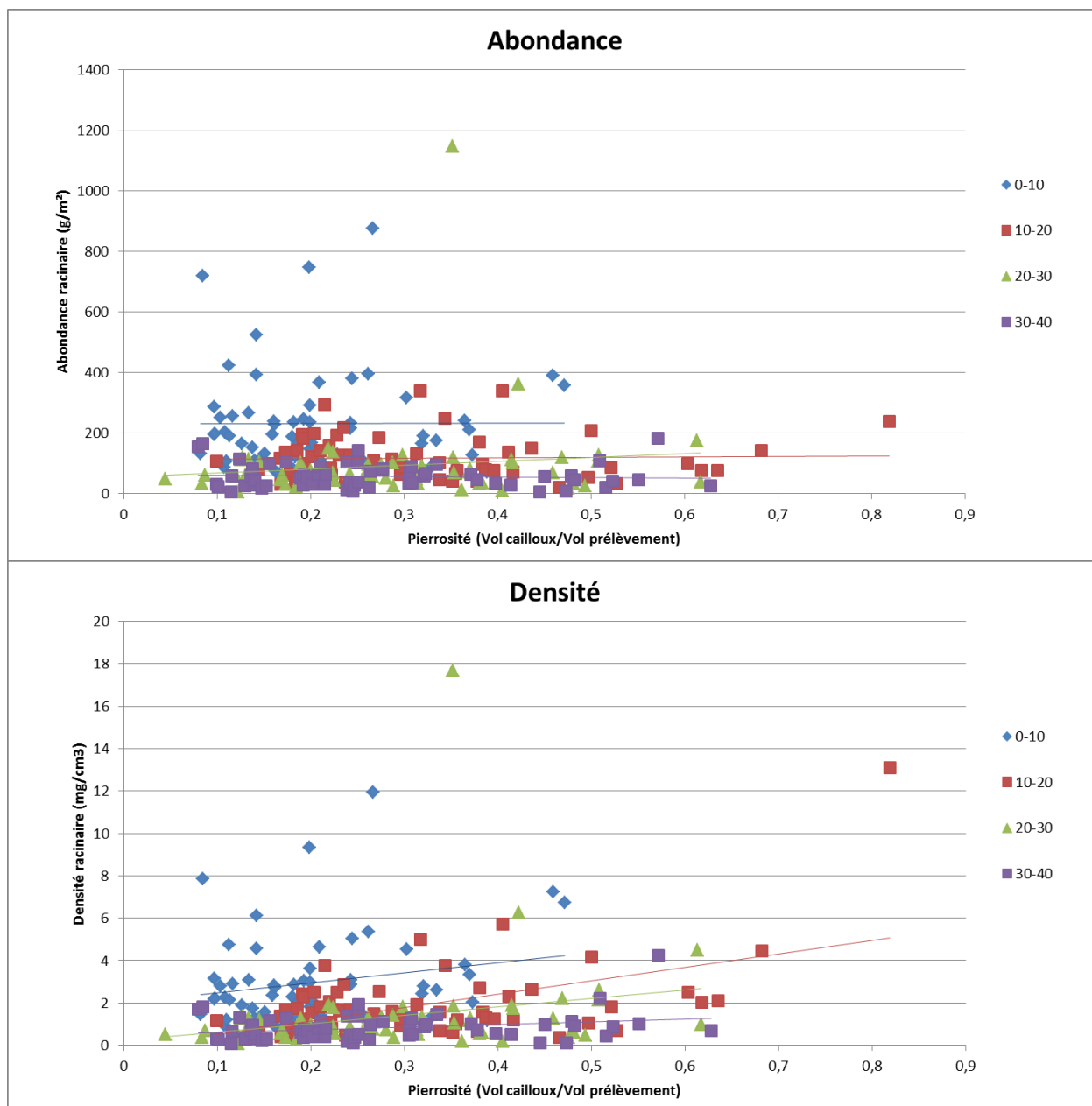


Figure 14 : Evolution de l'abondance et de la densité racinaire en fonction de la pierrosité dans chaque couche de sol

Tableau 6 : Résultats des modèles testant l'évolution de l'abondance et la densité en fonction de la pierrosité aux différentes profondeurs

Profondeur	Abondance		Densité	
	R ²	p Valeur	R ²	p Valeur
0-10	3,00E-06	0,9891	0,043816	0,1085
10-20	0,000966	0,8137	0,255685	<0,0001
20-30	0,013262	0,3809	0,04902	0,0891
30-40	0,005222	0,5898	0,06565	0,0522

3.3. Distribution des racines dans le profil

3.3.1. Approche qualitative

Sur les histogrammes de la figure 15, on remarque d'abord la taille des barres d'erreur, qui correspondent aux écarts-types. Ceux-ci sont souvent aussi grands que les moyennes, ce qui signifie qu'il y a une grande variabilité dans les données et risque de rendre les résultats difficilement interprétables. Comme mis en évidence au point précédent, il semble que l'abondance racinaire dans l'humus est la plus faible, quel que soit le site ou le peuplement. La biomasse racinaire paraît la plus élevée dans la couche de sol 0-10, et tend à décroître ensuite quand la profondeur augmente. Ici encore, c'est ce qu'on observe sur tous les sites et dans tous les peuplements, à une exception près. Dans le mélange, sur le site de Grune, la biomasse à la profondeur 20-30 est plus élevée que dans les couches supérieures. Cela est probablement lié à une biomasse particulièrement élevée en un point, ce qui tire la moyenne et l'écart-type vers le haut. On peut aussi constater qu'à Grune, la biomasse dans les couches 0-10 et 10-20 est inférieure à celles des autres sites aux mêmes profondeurs, ce qui donne lieu à un profil plus plat, où la décroissance de la biomasse racinaire avec la profondeur est moins marquée.

On n'observe pas de tendance pour les peuplements quand on compare les sites. Dans la couche 0-10, la biomasse est plus grande pour le hêtre à La Roche et Grune, mais elle est plus grande pour le chêne à Baileux. Dans la couche 10-20, la biomasse est plus élevée pour le mélange à La Roche et Baileux, mais est presque égale aux peuplements purs à Grune. Dans la couche 20-30, la biomasse du mélange est la plus élevée à Grune (voir paragraphe précédent) et La Roche, mais est équivalente aux peuplements purs à Baileux. Enfin pour la profondeur 30-40, la biomasse du peuplement de hêtre est la plus élevée à la Roche, celle du peuplement mélangé est plus élevée à Grune et on n'observe pas de différences à Baileux.

Ces comparaisons sont faites sur les moyennes, mais quand on tient compte des écarts-types, on voit que toutes les barres d'erreur se chevauchent et on ne peut plus observer de différences entre les peuplements.

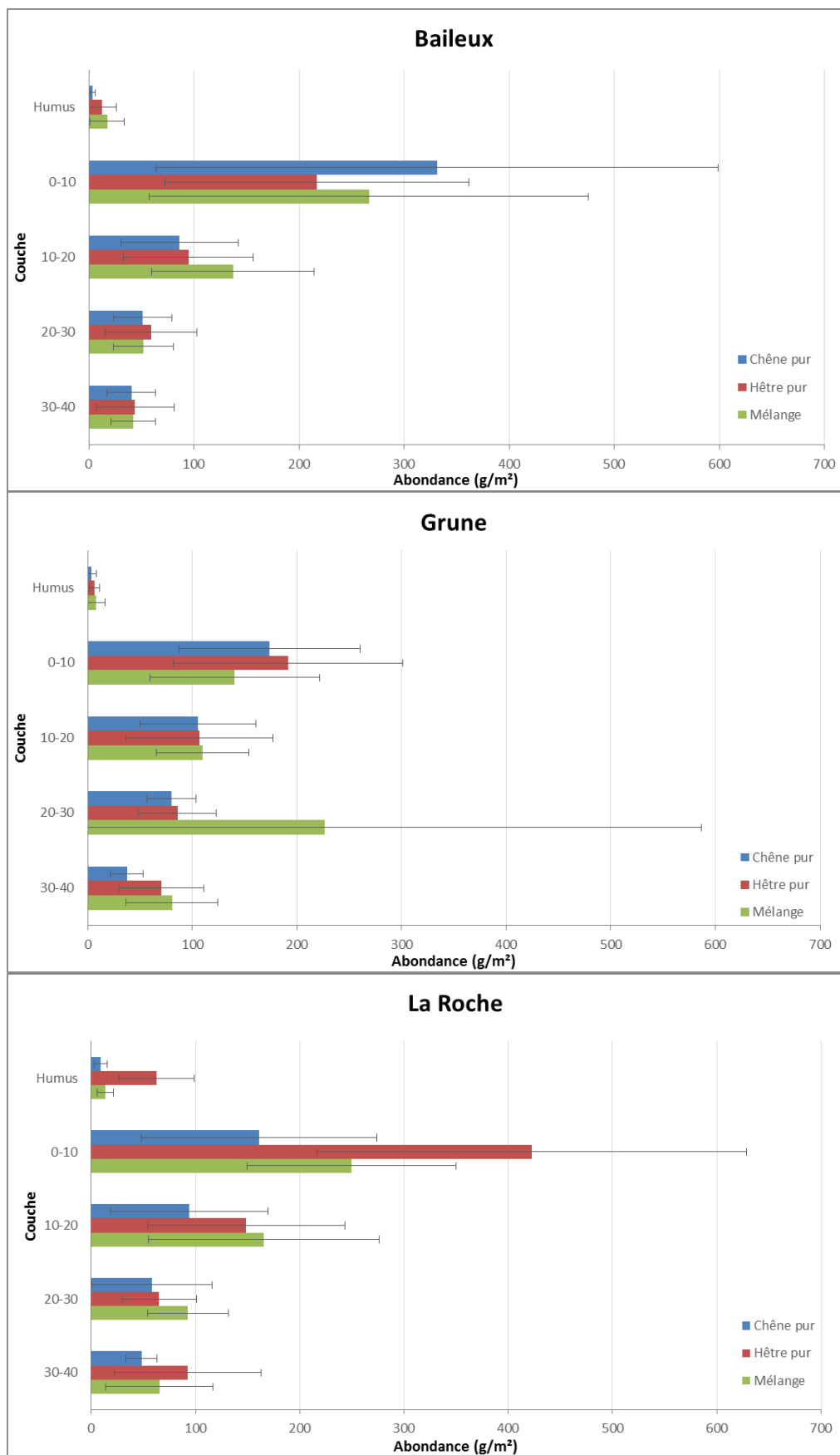


Figure 15 : Abondances racinaires par couche et par type de peuplement. Les barres d'erreur représentent l'écart-type.

3.3.2. Modèle de Gale et Grigal

Le modèle de Gale et Grigal a été appliqué par site, tous peuplements confondus et par peuplements, tous sites confondus.

Par site

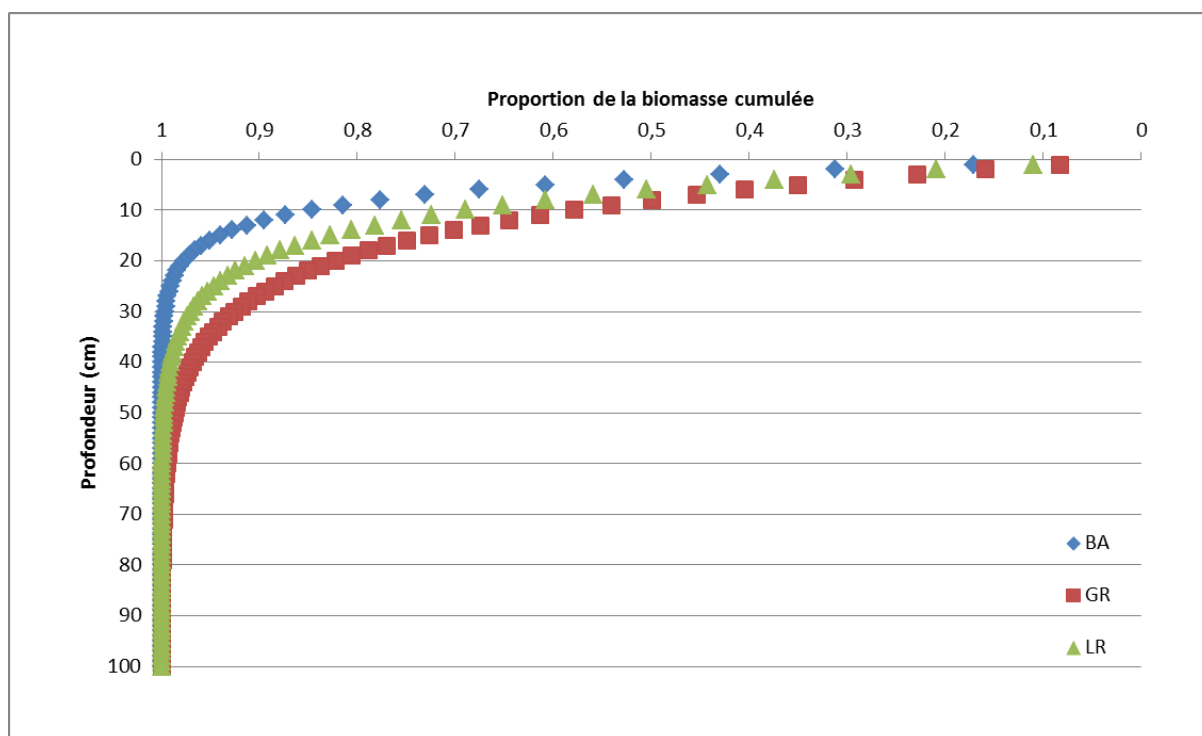


Figure 16 : Modèle non linéaire asymptotique de Gale Grigal ajusté pour chaque site

Tableau 7 : β obtenu et paramètres du modèle pour chaque site

Site	β	R^2	p Val
Baileux	0.829	0.9819	0.0732
Grune	0.9172	0.9890	0.0442
La Roche	0.8895	0.9864	0.03098

Ce graphique permet d'observer une différence de distribution verticale de la biomasse entre les 3 sites, tous peuplements confondus. On voit qu'à Baileux les racines se trouvent surtout en surface, à Grune elles sont plus en profondeur, tandis que La Roche se trouve dans une situation intermédiaire. Toutefois le coefficient β (répartition des racines fines) obtenu à Baileux n'est pas significatif et Grune est le seul site dont le β est significativement différent des autres sites (résultats du test de Tukey en annexe E). Le β plus élevé à Grune est explicable par la faible décroissance de la biomasse avec la profondeur et la biomasse beaucoup plus importante dans le peuplement mélangé à la profondeur 20-30.

Par type de peuplement

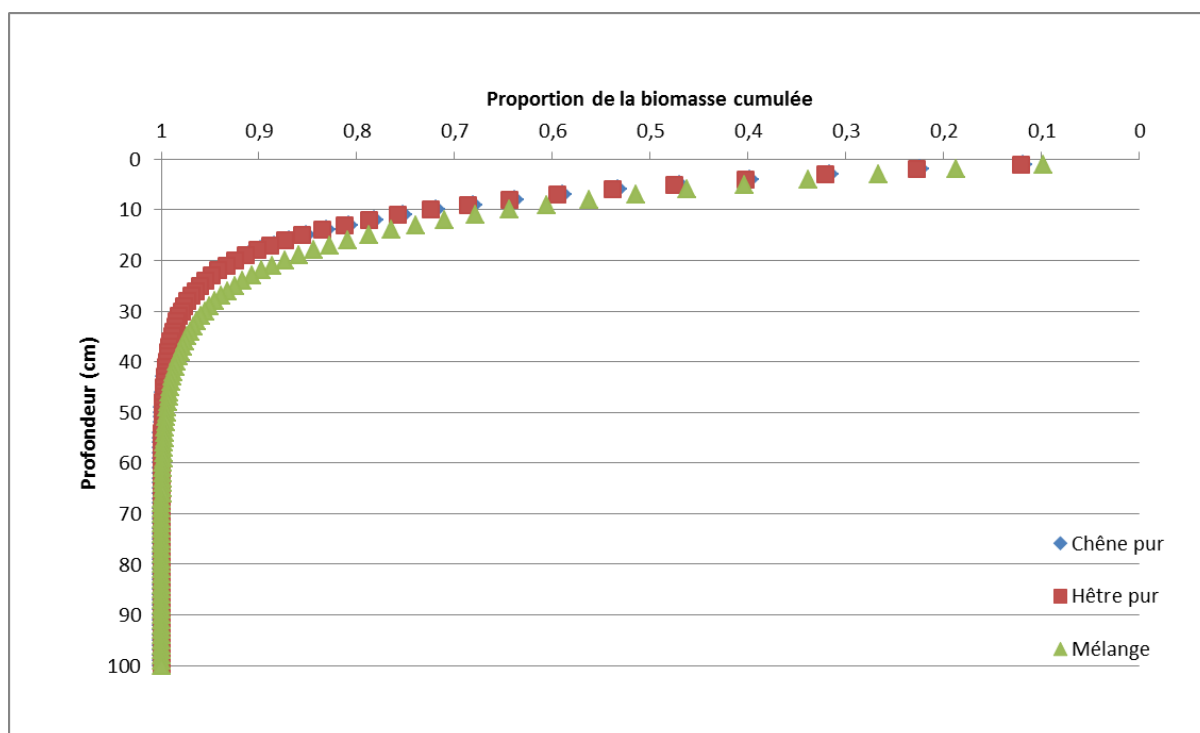


Figure 17 : Modèle non linéaire asymptotique de Gale Grigal ajusté pour chaque type de peuplement

Tableau 8 : β obtenu et paramètres du modèle pour chaque type de peuplement

Peuplement	β	R^2	P Val
Chêne pur	0.8807	0.9259	0.0370
Hêtre pur	0.879	0.9872	0.0462
Mélange	0.9017	0.9947	0.0392

Le même exercice pour les trois peuplements permet de constater qu'il n'y a pas de différence entre les peuplements purs de hêtre et de chêne, tandis que le peuplement mélangé présente une distribution racinaire légèrement plus profonde. La différence est toutefois moins marquée et la valeur de β n'est pas significativement différente entre les trois peuplements.

Une autre observation, commune aux deux figures, est que plus de 50% de la biomasse totale se trouve dans la couche 0-10 et 80% dans la couche 0-20.

3.4. Comparaison des peuplements purs

Ce point compare les peuplements purs des deux essences, d'abord du point de vue de l'abondance, ensuite des densités. Ces analyses ont été réalisées tous sites confondus. Les différences significatives entre peuplements sont marquées par des lettres différentes (A et B) au-dessus des histogrammes.

3.4.1. Abondance

Différents modèles ont été successivement testés : le premier tenant compte de l'effet « essence (Chêne ou hêtre) », « site » et de l'interaction entre les deux. Le modèle suivant testait en plus l'effet de la pierrosité, le troisième l'effet de la surface terrière et le dernier prenait en compte la pierrosité et la surface terrière en plus du modèle de base. Ces modèles ont été appliqués pour différentes couches ou combinaison de couches de sols.

Les effets pierrosité et surface terrière ne sont pas significatifs, qu'ils soient pris ensemble ou séparément, et ce pour chaque couche. La biomasse racinaire semble donc indépendante de ces deux variables et on peut donc se contenter du premier modèle dont les résultats sont repris dans le tableau 9. Les résultats des autres modèles se trouvent à l'annexe F. Étant donné qu'il y a un effet du site, seul ou en interaction avec l'effet peuplement, l'analyse de l'effet du mélange sera réalisée site par site.

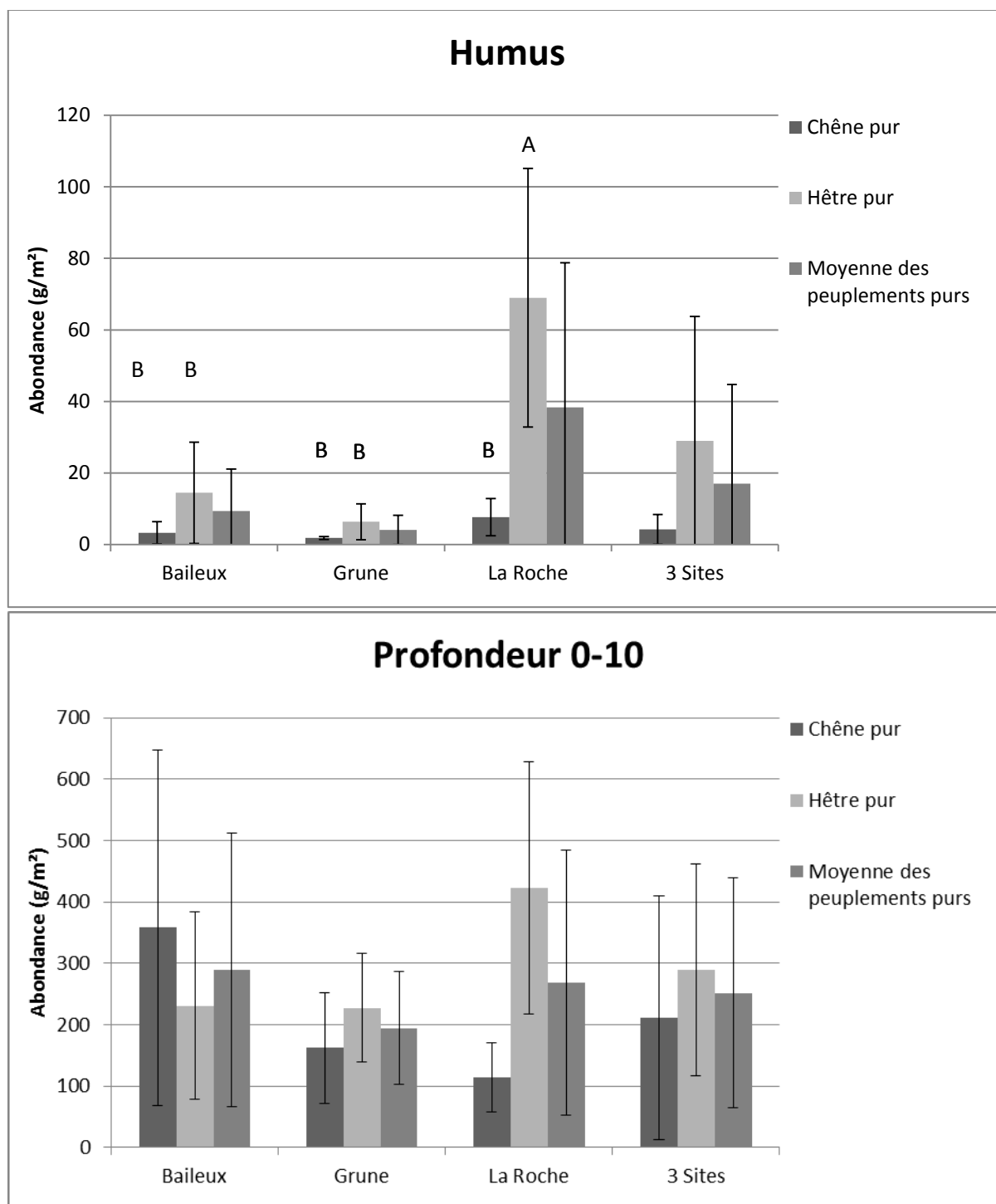
Tableau 9: Résultats du premier modèle sur l'abondance racinaire dans différentes couches. L'unité de la colonne « Diff ch-he » est le g/m², sauf pour le rapport 0-40/humus qui est adimensionnel.

	Peuplement		Site	Interaction	Modèle	
	p valeur	Dif ch-he	p valeur	P valeur	R ²	p valeur
Humus	0,0002	-61,3278	0,0001	0,0009	0,720014	<0,0001
0-10	0,1844	-308,945	0,3848	0,0222	0,330026	0,0604
10-20	0,3553	-50,5126	0,6688	0,8115	0,076435	0,8346
20-30	0,7666	-0,26656	0,7132	0,8613	0,039349	0,9574
30-40	0,0664	-4363844	0,2587	0,2756	0,266269	0,1465
0-20	0,1665	-359,457	0,6117	0,0521	0,273371	0,1336
0-40	0,125	-403,362	0,7266	0,0793	0,254574	0,1697
Humus+ 0-20	0,2242	-338,209	0,6242	0,0596	0,255508	0,1677
Humus+ 0-40	0,0843	-473,393	0,6095	0,066	0,298821	0,1081
0-40/humus	0,1486	66,51244	0,3423	0,3473	0,205451	0,2985

On remarque que la seule couche pour laquelle le modèle est significatif est la couche humus, bien que le modèle soit presque d'être significatif pour la couche 0-10. L'humus est aussi la seule couche pour laquelle les effets « peuplement » et « site » ont un effet significatif pris séparément.

L'effet « interaction » est significatif pour les couches humus et 0-10, et presque significatif pour les couches 0-20, humus+0-20 et humus+0-40. C'est-à-dire que dans ces couches, l'effet du peuplement sur l'abondance peut varier selon le site, que ce soit en termes d'amplitude ou du signe de l'effet.

Quand on s'intéresse à la différence chêne-hêtre, on constate que les valeurs sont presque toutes négatives, ce qui signifie que la biomasse dans les peuplements de hêtre tend à être supérieure à celle des peuplements de chêne.



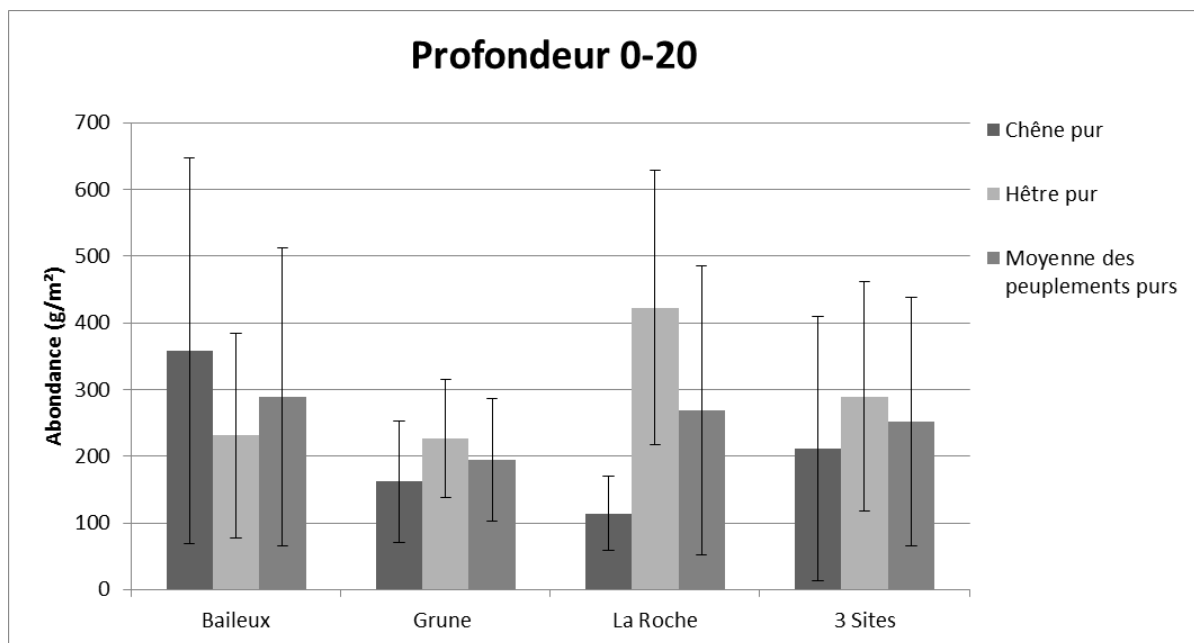


Figure 18 : Abondance selon le site et le type de peuplement, dans les couches pour lesquelles l'effet « interaction » est significatif. Les barres d'erreur représentent l'écart-type. Les résultats des autres couches se trouvent à l'annexe F.

Le constat d'une biomasse plus élevée dans les peuplements de hêtre que dans ceux de chêne se confirme pour la couche d'humus mais pas dans les couches minérales où on observe l'effet inverse à Baileux. Il n'est pas exclu que cette différence soit due à la forte variabilité des données, comme en attestent les barres d'erreur. Selon le test de Tukey (résultats à l'annexe E), la seule différence significative est entre le hêtre pur à La Roche et tous les autres peuplements, et seulement dans l'humus.

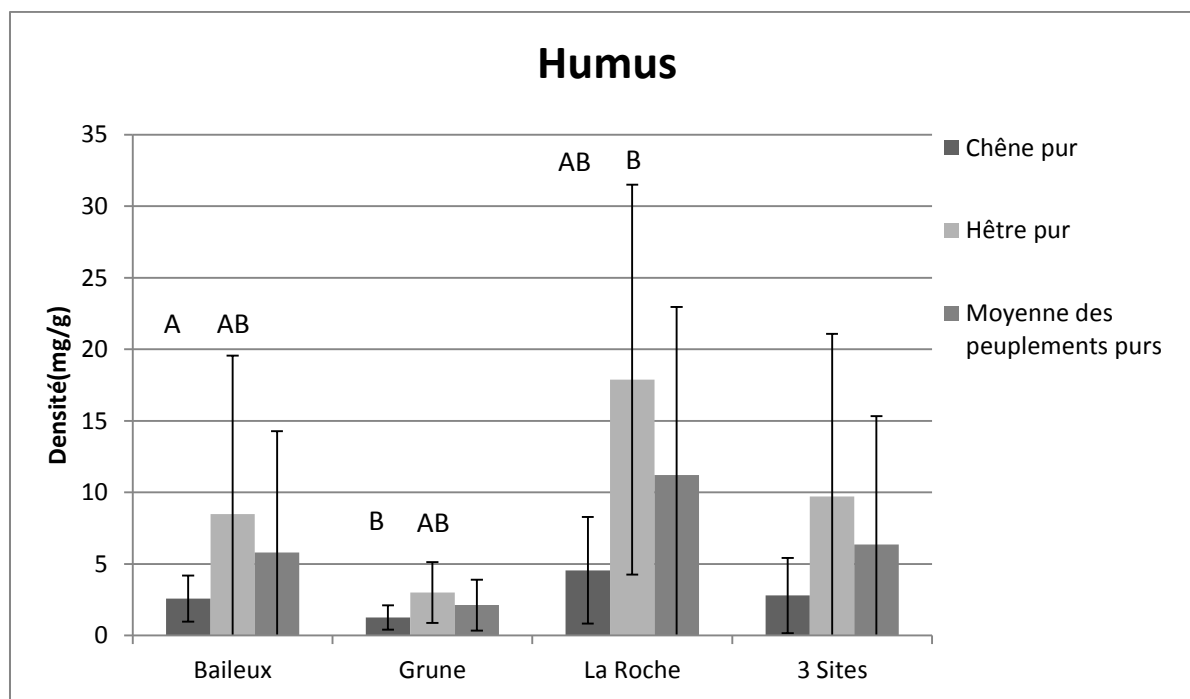
3.4.2. Densité

Tableau 10: Résultats du modèle sur la densité racinaire dans différentes couches. L'unité de la colonne « Dif ch-he » est le mg racine/g humus dans la première ligne et le mg/cm³ dans les suivantes.

	Peuplement		Site	Interaction	Modèle	
	p valeur	Dif ch-he	p valeur	P valeur	R ²	p valeur
humus	0,017	-13,3326	0,0402	0,2431	0,40112	0,0188
0-10	0,3564	-3,60488	0,3891	0,0291	0,299129	0,0944
10-20	0,9812	-0,10264	0,7354	0,9544	0,027889	0,9802
20-30	0,9006	0,23454	0,6149	0,7584	0,056916	0,9072
30-40	0,1324	-0,74128	0,1772	0,4811	0,231149	0,2245
0-20	0,7021	-2,09216	0,3699	0,0953	0,222136	0,2488
0-40	0,4822	-0,65338	0,7727	0,1578	0,160542	0,463

Les modèles faisant intervenir la surface terrière ou la pierrosité seule n'apportant pas plus d'information, leurs résultats se trouvent à l'annexe F.

On observe des résultats semblables à ceux obtenus pour l'abondance, l'humus est la seule couche pour laquelle les modèles sont significatifs et la seule pour laquelle les effets « sites » et « peuplements » le sont aussi. L'effet « interaction » n'est pas significatif pour l'humus mais l'est pour la couche 0-10.



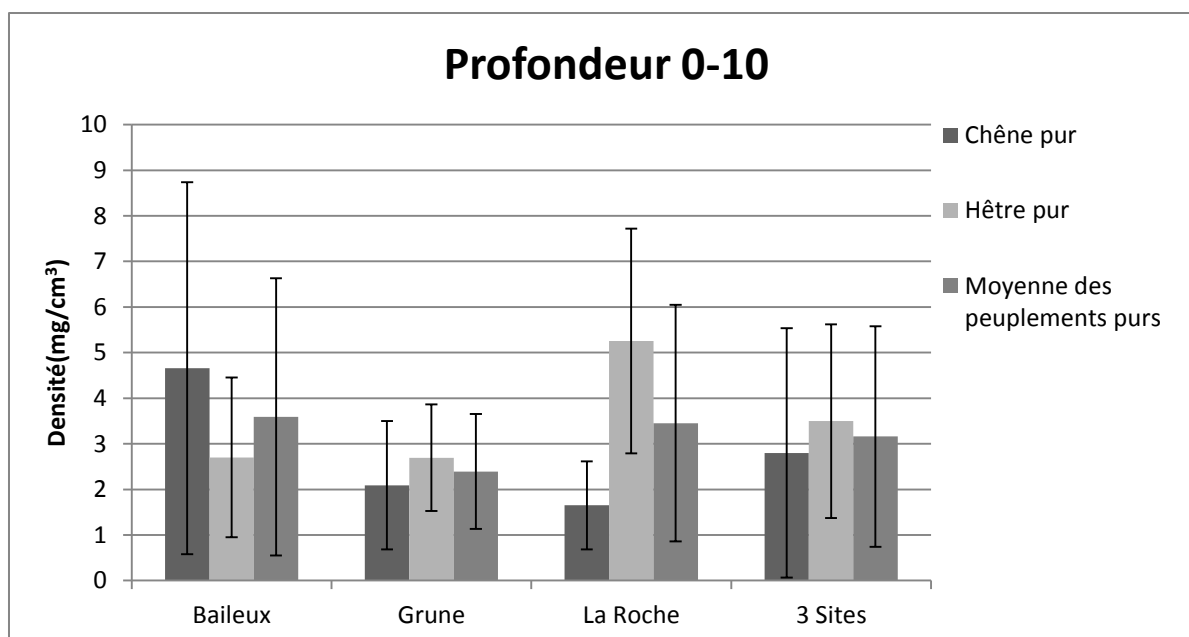


Figure 19 : Densité selon le site et le type de peuplement, dans les couches pour lesquelles l'effet « interaction » ou le modèle est significatif. Les barres d'erreur représentent l'écart-type. Les résultats des autres couches se trouvent à l'annexe F.

Comme pour les biomasses exprimées en g/m², on observe que les biomasses tendent à être plus élevées pour les peuplements de hêtre que pour les peuplements de chêne à l'exception de la couche 0-10 à Baileux. On observe aussi des écarts-types élevés par rapport aux moyennes.

Le seul peuplement ayant une différence significative avec d'autres est le hêtre à La Roche dans la couche d'humus. Ce peuplement est significativement différent des deux peuplements de Grune ainsi que du peuplement de chêne de Baileux, mais pas du peuplement de hêtre pur de Baileux ou de chêne pur de La Roche. Dans la couche 0-10, aucun peuplement n'a de différence significative avec les autres.

3.5. Effet du mélange

Les modèles testant l'effet du mélange ont été réalisés avec et sans la pierrosité. Les tableaux présentés dans la partie résultats sont ceux faisant apparaître le plus d'effets significatifs, les autres se trouvent à l'annexe F. Les modèles n'ont été représentés graphiquement que dans les couches où ils étaient significatifs. Pour les autres couches, seules les données y sont représentées.

3.5.1. La Roche

Abondance racinaire

Dans le tableau 11, on constate que le modèle global n'est significatif que pour les couches humus et 0-10. On voit aussi que le modèle est plus proche des données (R^2) dans l'humus que dans les autres couches.

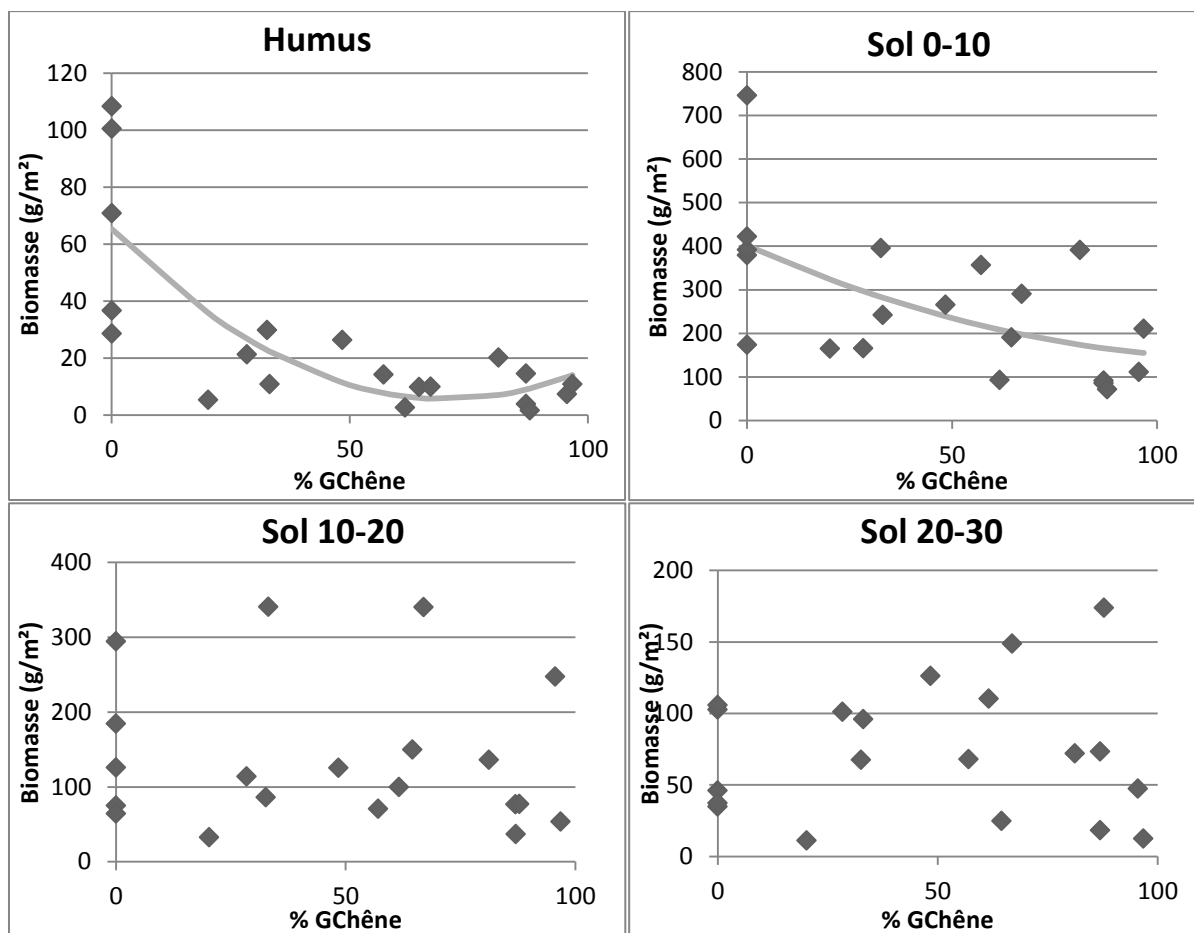
Le paramètre « intercept » est significatif pour toutes les couches, sauf pour le rapport entre le profil et l'humus. Bien qu'il ne soit pas égal à la moyenne par couche des biomasses, on constate qu'à l'instar de celle-ci, l'intercept décroît avec la profondeur. Lorsque le modèle n'est pas significatif, cela veut donc dire que les autres paramètres n'ajoutent pas grand-chose par rapport à l'intercept et que la moyenne est aussi un bon estimateur.

L'effet du « %G chêne » est significatif dans les couches humus, 0-10, 0-20, humus+ 0-20, et humus+profil. L'effet est presque significatif pour le profil seul et pour le rapport profil/humus. Notons que l'effet « %G chêne » est négatif pour chaque couche où il est significatif, c'est-à-dire que plus il y a de chêne dans le mélange, plus la biomasse racinaire est faible.

L'effet du mélange (Chêne centré) n'est significatif que pour l'humus. Quand on observe la représentation graphique des données et du modèle à la figure 20, il est difficile de déterminer si la courbure observée est réellement due au mélange ou si elle est « forcée » par les valeurs supérieures obtenues en hêtre pur.

Tableau 11 : Résultats du modèle sans pierrosité – Abondance (g/m²) – La Roche

LA ROCHE	Intercept		%G chêne		Chêne centré		Modèle	
	Valeur	pval	Valeur	pval	Valeur	pval	R ²	p val
Humus	38,1806864	0,0019	-0,55302	0,0006	0,01206693	0,0284	0,610227	0,0003
0-10	363,812689	0,0001	-2,57933	0,0122	0,0166882	0,6406	0,336825	0,0305
10-20	162,375767	0,0057	-0,29345	0,6578	-0,0099237	0,6946	0,0184	0,854
20-30	91,2187703	0,0013	0,010753	0,9719	-0,0146884	0,2176	0,09026	0,44475
30-40	79,2123955	0,0055	-0,40697	0,2147	0,00515975	0,674	0,107077	0,3819
0-20	526,188449	<0,0001	-2,87278	0,0437	0,0067645	0,8947	0,225275	0,1142
0-40	696,61961	<0,0001	-3,269	0,0568	-0,0027642	0,9644	0,199511	0,1508
Humus + 0-20	533,712683	<0,0001	-2,67168	0,0564	0,007297	0,8853	0,204951	0,1423
Humus+ 0-40	734,800296	<0,0001	-3,82203	0,0348	0,0093028	0,8854	0,244039	0,0927
0-40/humus	25,080723	0,3233	0,657832	0,0504	-0,006348	0,6014	0,231828	0,1063



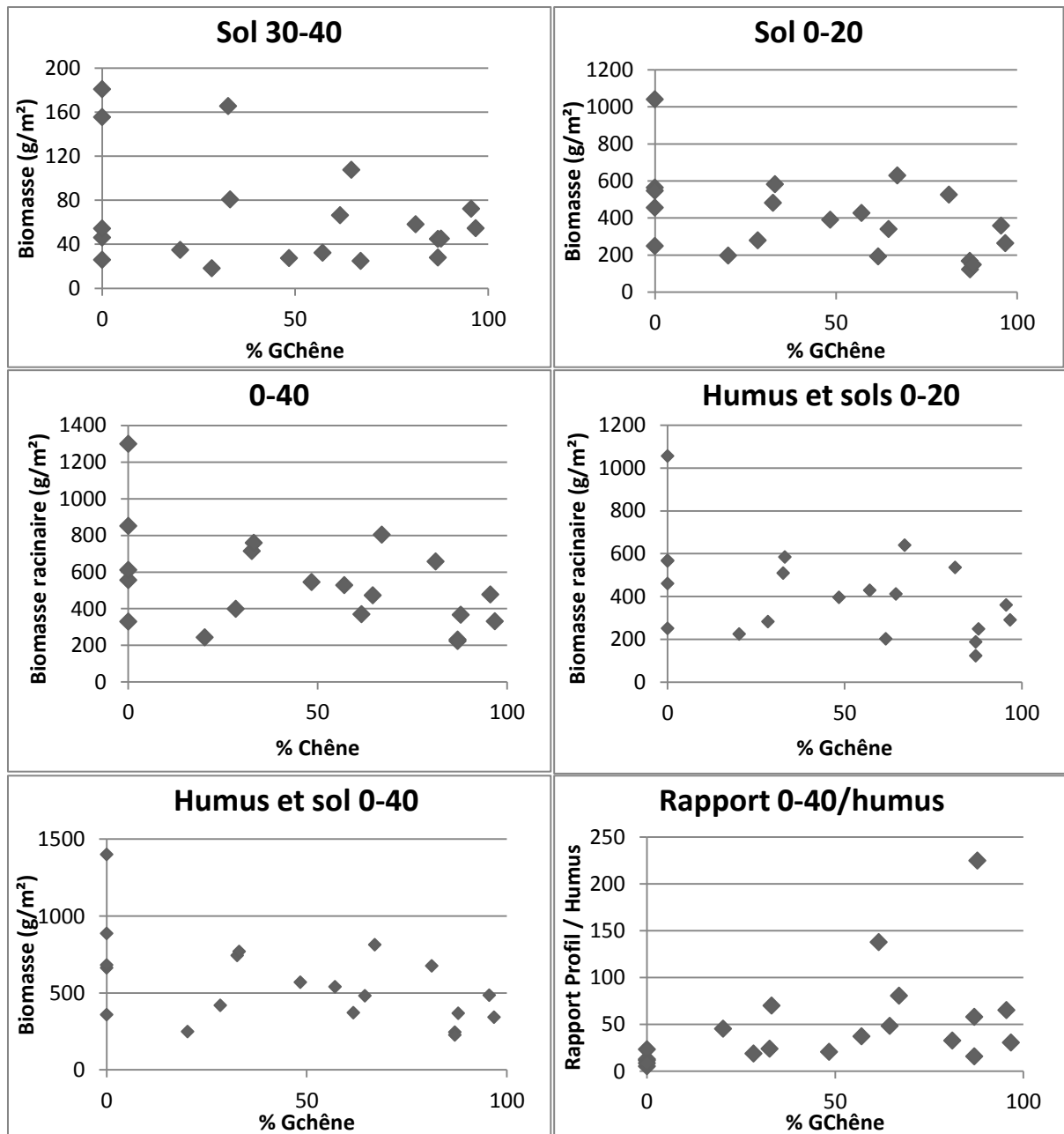


Figure 20 : Evolution de l'abondance (g/m²) en fonction de la proportion de chêne dans différentes couches sur le site de La Roche

Les extrémités gauche et droite de l'axe des abscisses de ces graphes représentent respectivement les peuplements purs de hêtre et de chêne. On y voit que les biomasses dans les peuplements de hêtre sont globalement plus élevées qu'en chêne, mais aussi que les données sont plus dispersées.

Entre ces deux extrémités et comme attendu d'après les valeurs du paramètre %G chêne, la biomasse décroît progressivement quand le mélange s'enrichit en chêne. Le modèle suit une courbe presque linéaire, avec une légère concavité vers le haut dans la couche 0-10.

La concavité est provoquée par l'effet mélange, qui n'est pas significatif dans le cas des sols minéraux mais l'est pour l'humus. Dans le cas de l'humus seul, cette concavité vers le haut est plus marquée et indique un effet négatif du mélange.

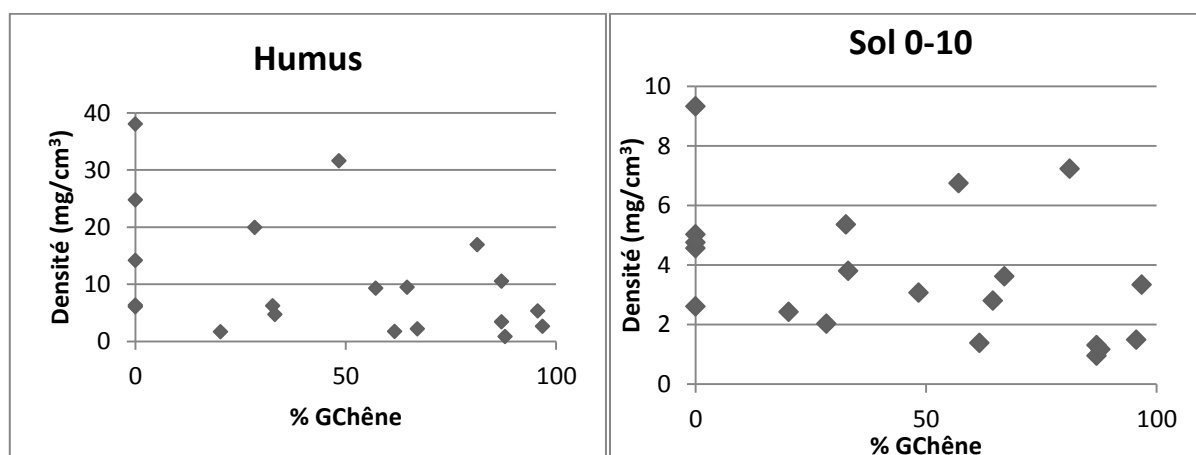
Concernant le rapport profil/humus, on voit qu'il y a beaucoup moins de dispersion dans les peuplements purs de hêtre tandis que cette dispersion augmente avec augmentation du pourcentage de chêne. D'autre part on constate que ce rapport augmente aussi quand on augmente la proportion de chêne. On peut l'expliquer par le fait que la biomasse racinaire dans l'humus sous peuplement de hêtre soit particulièrement élevée à La Roche comparée au mélange et au chêne pur.

Densité racinaire

On observe un effet significatif de la proportion de chêne dans la couche 0-10 et de la pierrosité dans la couche 30-40. Toutefois, le fait qu'aucun des modèles ne soit significatif ne permet pas de tirer de conclusions.

Tableau 12 : Résultats du modèle avec pierrosité – Densité (mg/cm³) – La Roche

LA ROCHE	Intercept		%G Chêne		Chêne centré		Pierrosité		Modèle	
	Valeur	pval	Valeur	pval	Valeur	pval	Valeur	pval	R ²	p val
humus	16,17792	0,0061	-0,11924	0,0865	0,00022865	0,9282	/	/	0,168008	0,2094
0-10	3,250688	0,0584	-0,03368	0,0325	0,000145429	0,7849	6,61566	0,1841	0,27275	0,1546
10-20	2,922992	0,0282	0,003712	0,7361	-0,000308649	0,423	-1,27948	0,6517	0,048996	0,8427
20-30	0,486213	0,5036	0,002386	0,7115	-0,000133238	0,5897	2,202625	0,1614	0,140889	0,4748
30-40	0,509615	0,2998	-0,01017	0,0865	0,00004152	0,8433	3,14032	0,0231	0,344757	0,0731
0-20	3,868357	0,0042	-0,01382	0,1893	-0,000060148	0,8686	-0,81457	0,7893	0,148433	0,4491
0-40	9,457493	0,0044	-0,02944	0,2519	-0,000190591	0,8324	0,897189	0,9109	0,086694	0,6835



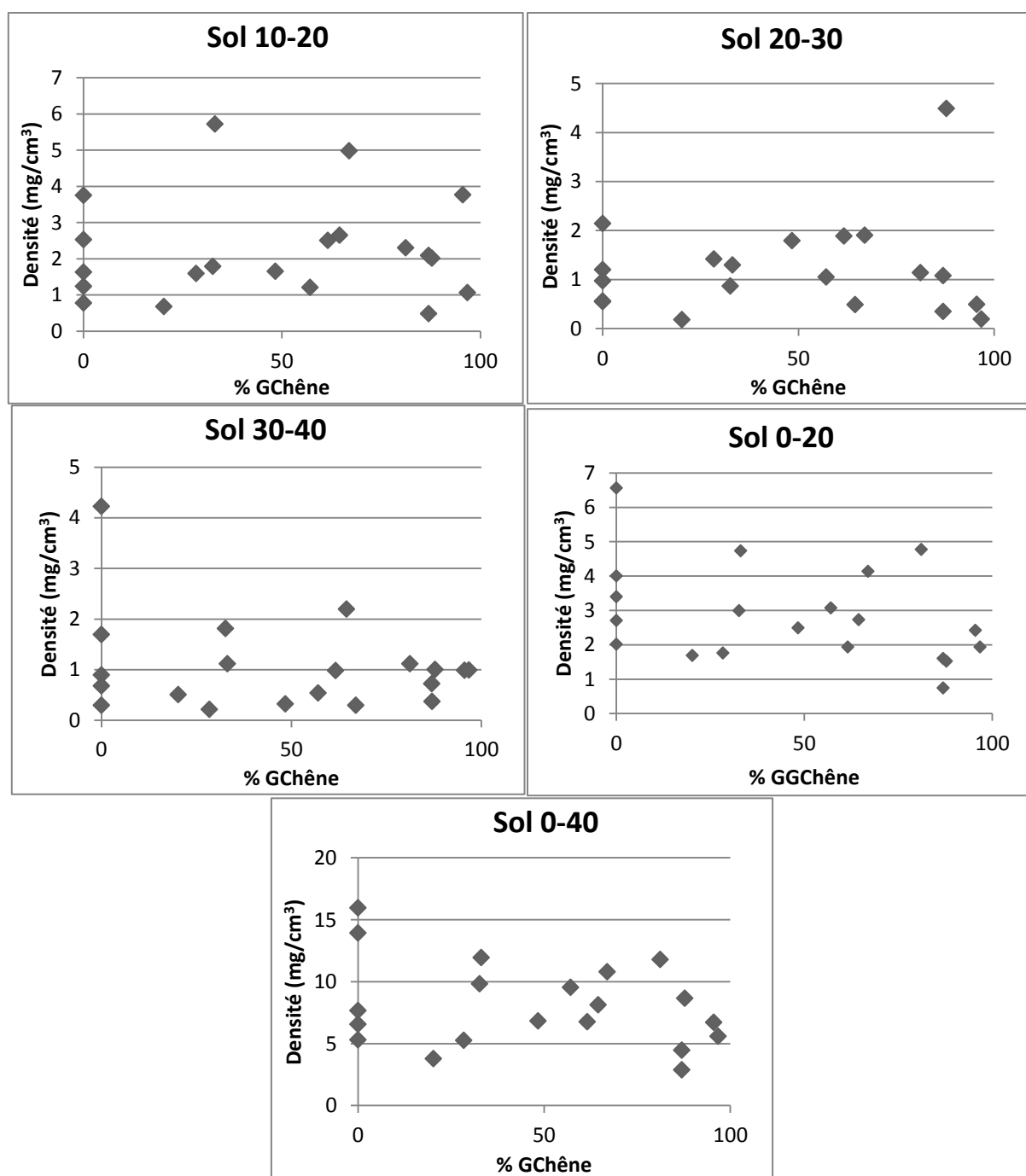


Figure 21 : Evolution de la densité (mg/cm³) en fonction de la proportion de chêne dans différentes couches sur le site de La Roche

3.5.2. Baileux

Abondance racinaire

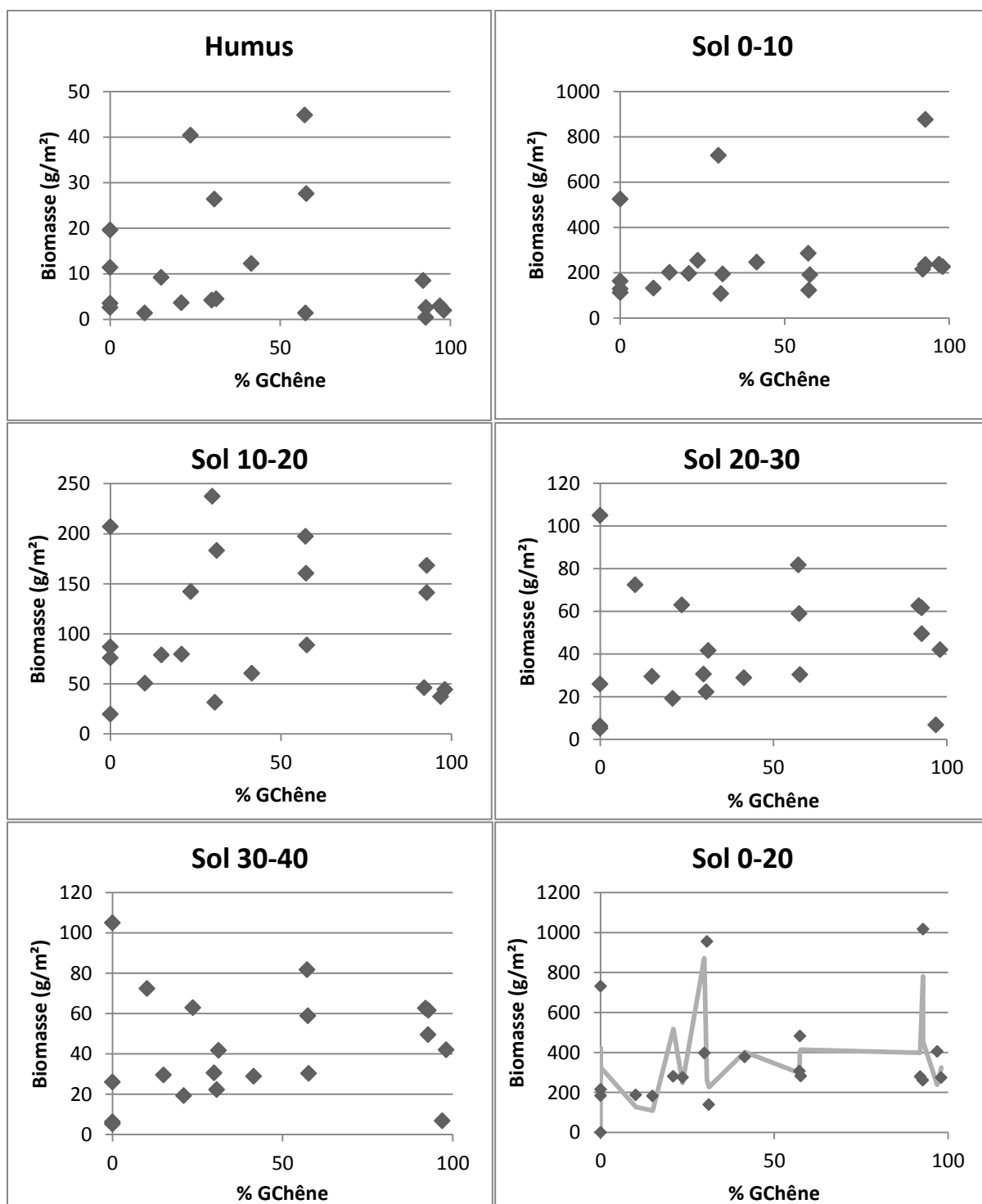
Tableau 13 : Résultats du modèle avec pierrosité – Abondance (g/m²) – Baileux

BAILLEUX	Intercept		%G chêne		Chêne centré		Pierrosité		Modèle	
	Valeur	pval	Valeur	pval	Valeur	pval	Valeur	pval	R ²	p val
Humus	17,3889193	0,002	0,037816	0,6803	-0,00615	0,0546	/	/	0,213827	0,1294
0-10	192,756641	0,225	1,070132	0,5075	0,006749	0,9092	142,2679	0,8998	0,05168	0,8315
10-20	64,6936087	0,0604	0,35507	0,411	-0,03112	0,0447	198,0369	0,0229	0,357798	0,0631
20-30	57,7217971	0,0075	-0,01897	0,9362	0,000571	0,9367	-55,8388	0,2739	0,092103	0,661
30-40	57,7217971	0,0075	-0,01897	0,9362	0,000571	0,9367	-55,8388	0,2739	0,092103	0,661
0-20	-128,20085	0,3049	2,123729	0,1131	-0,08752	0,0677	2168,961	0,0003	0,579173	0,0026
0-40	-125,14462	0,5963	3,236685	0,1004	-0,08672	0,184	2172,246	0,0181	0,32717	0,091
Humus + 0-20	-130,38791	0,3007	2,27031	0,0945	-0,08603	0,0741	2186,902	0,0003	0,582569	0,0024
Humus+ 0-40	-101,0211	0,6699	3,253842	0,1002	-0,09208	0,1617	2146,078	0,0198	0,319178	0,0965
0-40/humus	-1014,3593	0,086	7,974679	0,0529	0,000037	0,5371	3426,991	0,0778	0,290476	0,1298

Le modèle est significatif pour les couches 0-20 et 0-20+humus et presque significatif dans la couche 10-20.

On observe un effet significatif du mélange dans la couche 10-20 et un effet significatif de la pierrosité dans les couches 10-20, 0-20, 0-40, humus+0-20 et humus+0-40. Dans le cas de ces deux dernières couches, l'effet n'est pas lié à l'humus mais aux couches minérales, qui contiennent la plupart de la biomasse racinaire ainsi que les cailloux. L'effet de la pierrosité est positif là où il est significatif, c'est-à-dire que la biomasse racinaire augmente quand le sol est plus caillouteux, ce qui semble contre intuitif.

Dans la figure 22, la représentation graphique du modèle apparaît extrêmement saccadée. Cela est dû au fait que c'est la pierrosité qui influence le plus la biomasse racinaire, et pas la proportion de chêne, qui est utilisée dans comme abscisse pour toutes les figures de cette section.



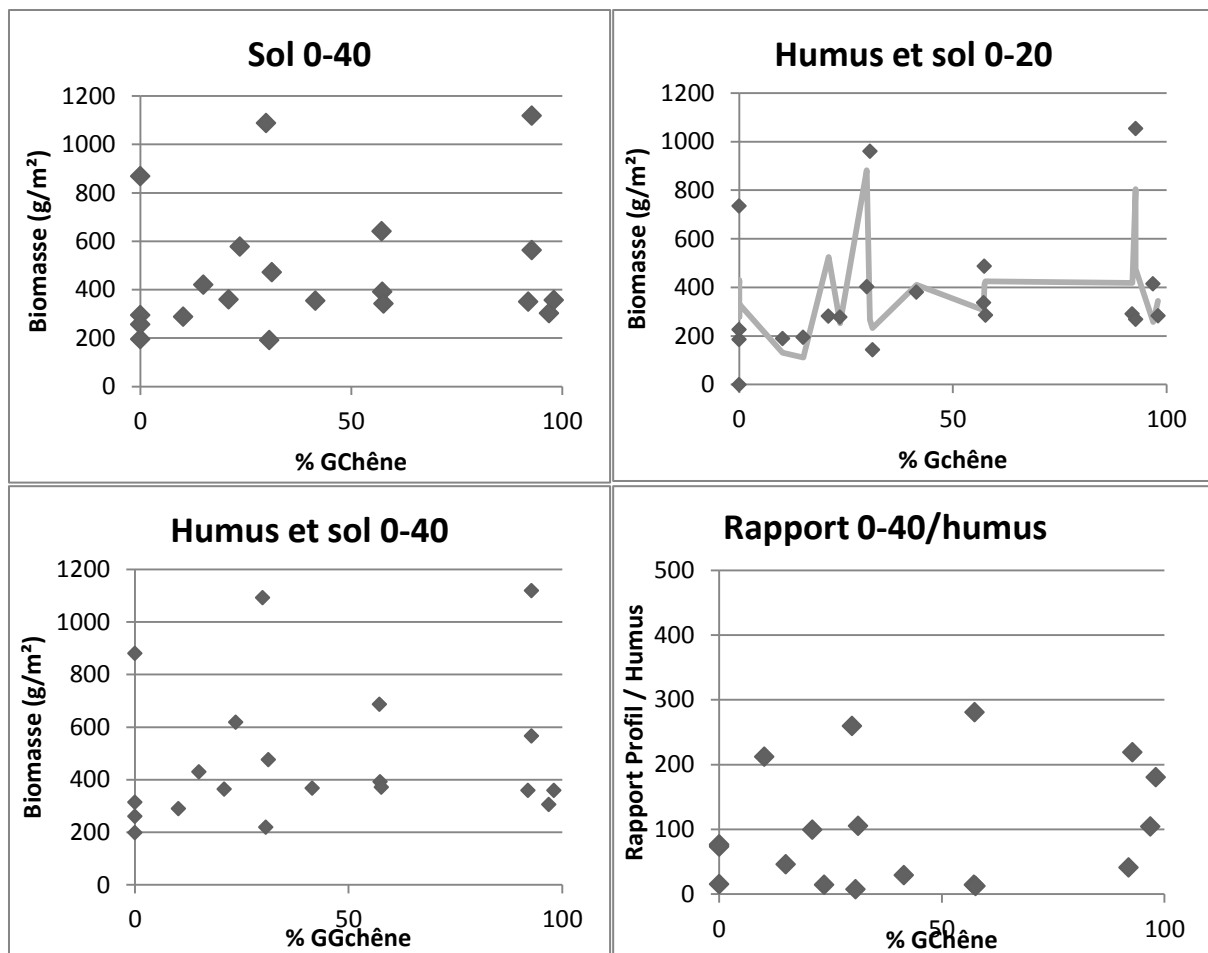


Figure 22 : Evolution de l'abondance (g/m²) en fonction de la proportion de chêne dans différentes couches sur le site de Baileux

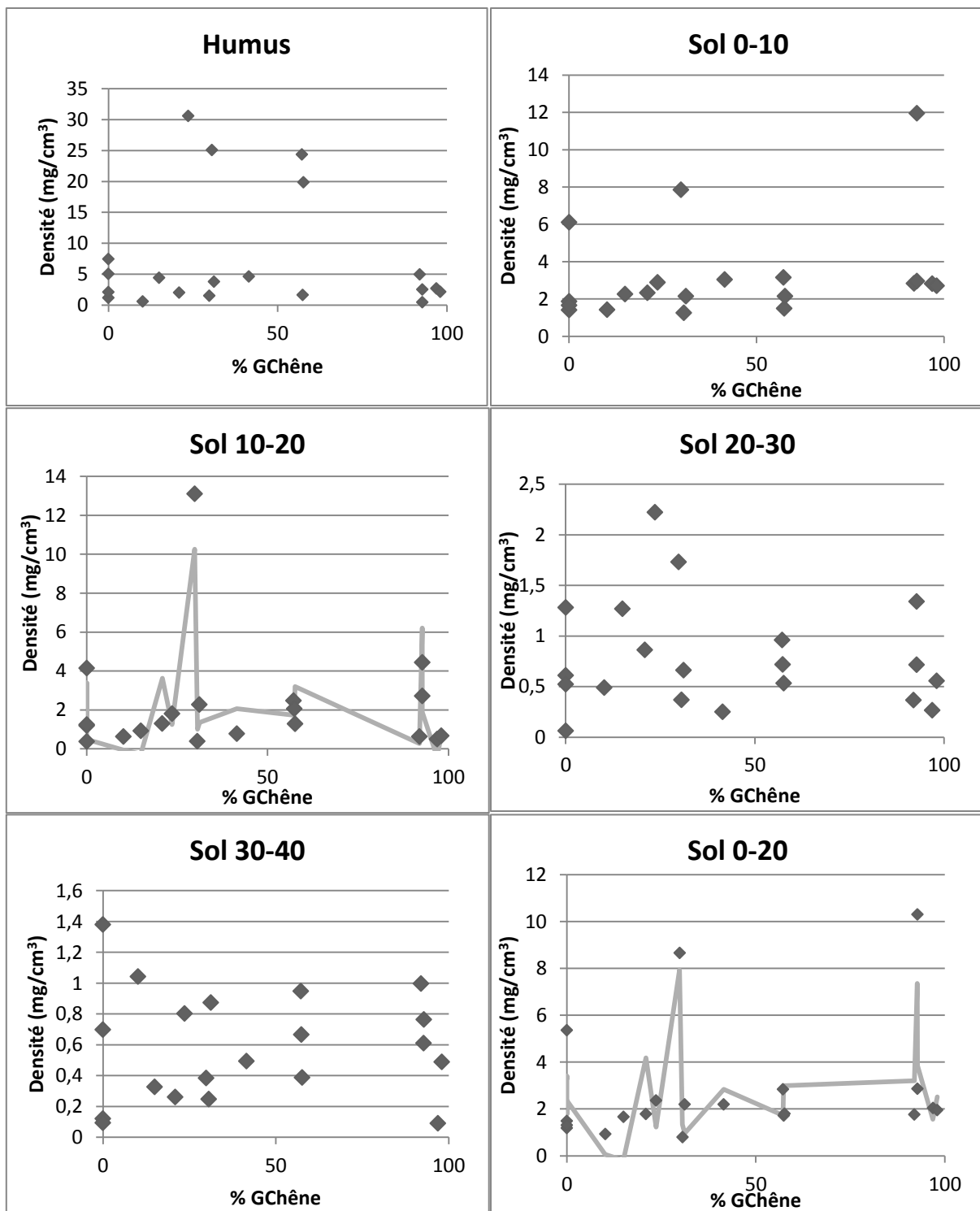
Densité racinaire

Tableau 14 : Résultats du modèle avec pierrosité – Densité (mg/cm³) – Baileux

BAILLEUX	Intercept		%G Chêne		Chêne centré		Pierrosité		Modèle	
	Valeur	pval	Valeur	pval	Valeur	pval	Valeur	pval	R ²	p val
humus	11,01319	0,0041	0,046545	0,4678	-0,00458316	0,0407	/	/	0,22753	0,1114
0-10	1,415954	0,4677	0,014346	0,4764	0,00007866	0,9151	7,057837	0,6174	0,096241	0,6441
10-20	-1,60555	0,0663	0,011982	0,2795	-0,00119994	0,0045	14,29135	<0,0001	0,769723	<0,0001
20-30	0,184805	0,6435	0,000938	0,8002	-0,000112813	0,3559	2,501136	0,041	0,281069	0,1425
30-40	0,555851	0,0505	0,000402	0,903	-1,05859E-05	0,9158	0,087986	0,8995	0,001414	0,9991
0-20	-2,87996	0,0179	0,022388	0,0678	-0,00076493	0,0759	23,45459	<0,0001	0,66719	0,0004
0-40	-6,56813	0,134	0,06103	0,0859	-0,0019222	0,1061	50,17265	0,0038	0,427024	0,0271

Les modèles significatifs sont ceux des couches 10-20, 0-20 et 0-40. On observe un effet significatif et négatif du mélange dans la couche 10-20.

L'effet « pierrosité » est significatif et positif dans les couches 10-20, 20-30, 0-20 et 0-40, la densité racinaire augmente donc avec la pierrosité.



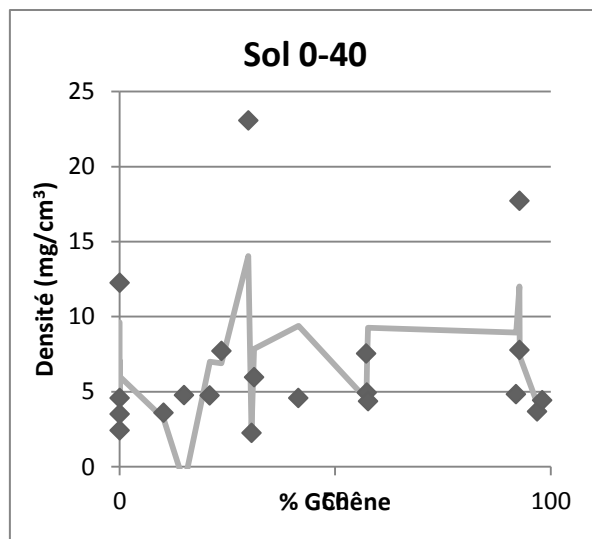


Figure 23 : Evolution de la densité (mg/cm^3) en fonction de la proportion de chêne dans différentes couches sur le site de Baileux

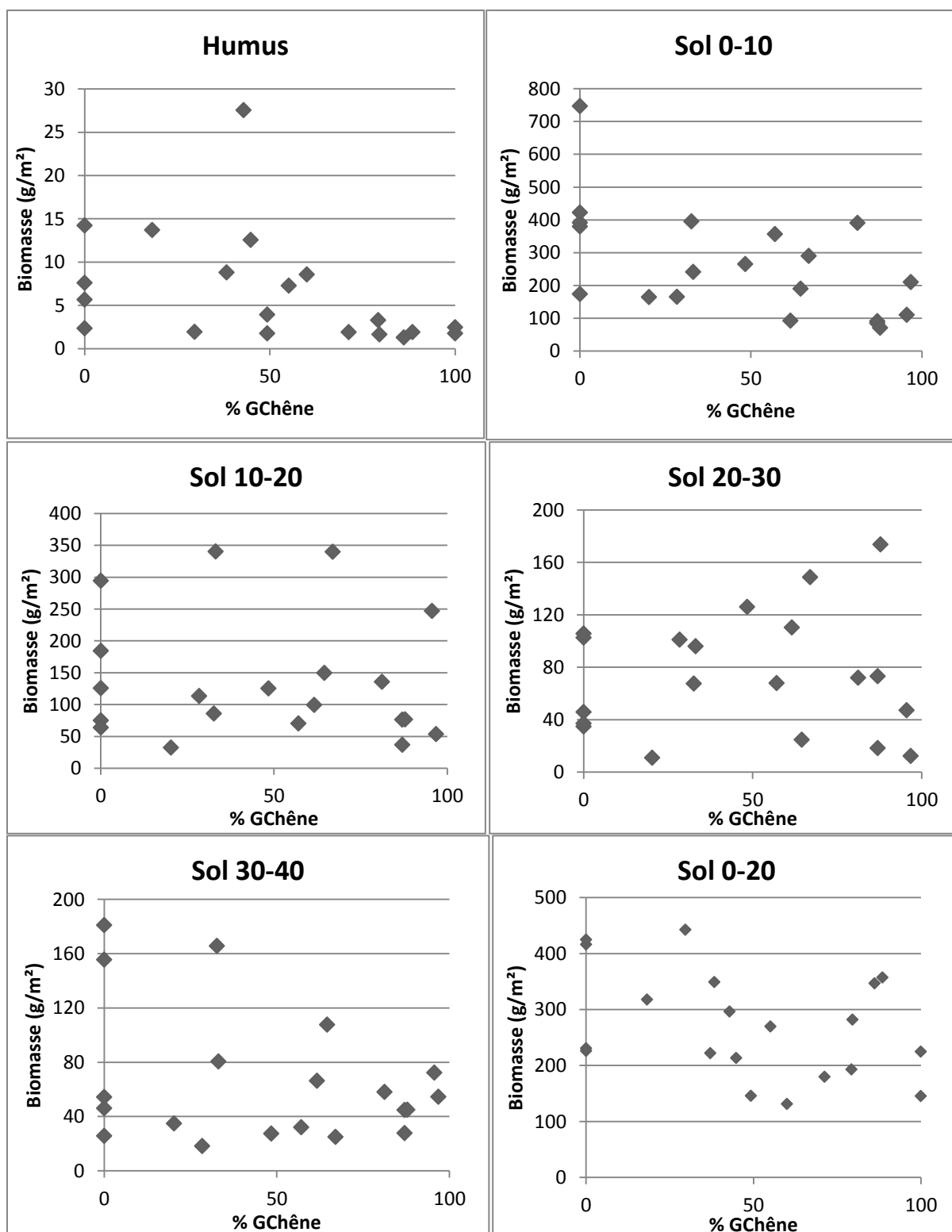
3.5.3. Grune

Abondance racinaire

Tableau 15 : Résultats du modèle sans pierrosité – Abondance (g/m^2) – Grune

GRUNE	Intercept		%G chêne		Chêne centré		Modèle	
	Valeur	pval	Valeur	pval	Valeur	pval	R ²	p val
Humus	12,7667593	0,0005	-0,0838	<u>0,058</u>	-0,0019097	0,1765	0,242062	0,0948
0-10	195,849393	0,0002	-1,01455	0,0913	0,0156288	0,4144	0,202972	0,1454
10-20	113,046217	0,0006	-0,02003	0,9575	-0,0040506	0,7442	0,006438	0,9466
20-30	262,463636	0,044	-0,62283	0,7142	-0,0771653	0,1795	0,105341	0,3882
30-40	99,3953342	0,0002	-0,44406	0,1149	-0,0095577	0,2962	0,191133	0,2037
0-20	308,895586	<0,0001	-1,03445	0,1184	0,0115782	0,5837	0,162049	0,2225
0-40	659,957061	0,0001	-2,09644	0,2633	-0,0716186	0,2453	0,125866	0,3187
Humus + 0-20	328,09493	<0,0001	-1,01839	0,1503	0,0086718	0,7019	0,1327	0,2982
Humus+ 0-40	672,72382	0,0001	-2,18024	0,2523	-0,0735283	0,2403	0,129725	0,307
0-40/humus	58,2417945	0,2077	1,220281	<u>0,0617</u>	0,0111755	0,5843	0,193597	0,1606

Aucun modèle significatif n'a été obtenu à Grune et le seul effet significatif est l'intercept.



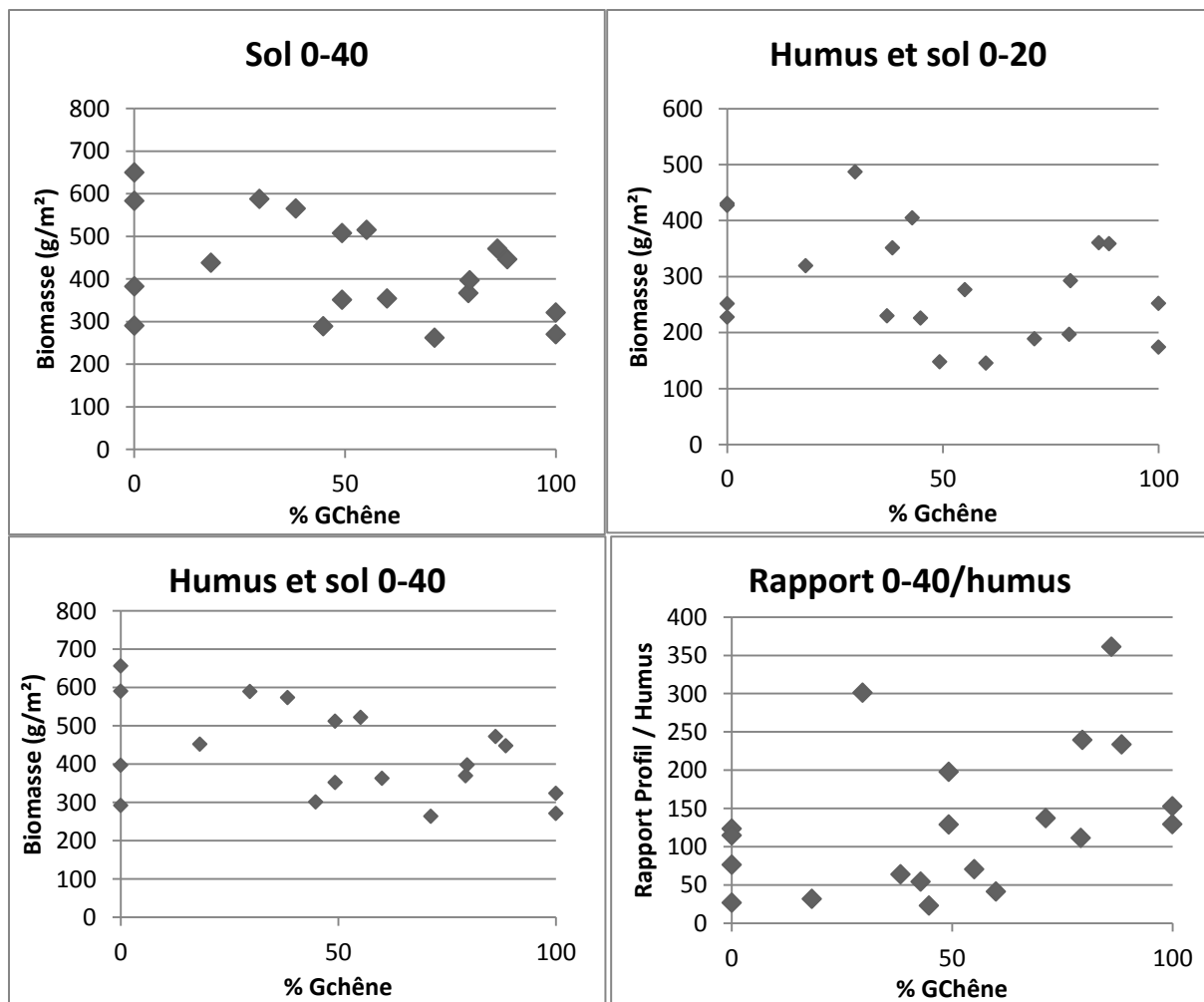


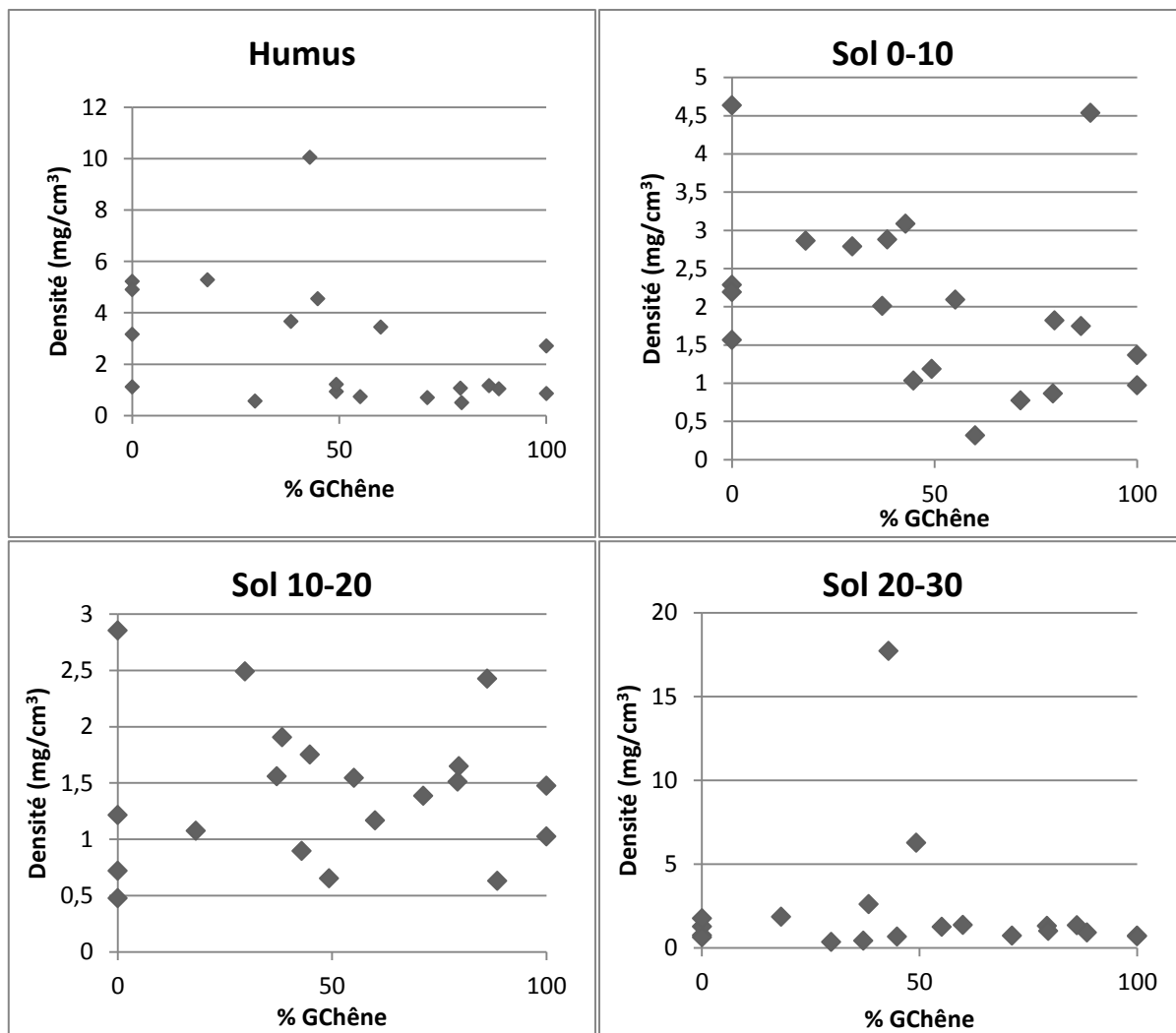
Figure 24 : Evolution de l'abondance (g/m²) en fonction de la proportion de chêne dans différentes couches sur le site de Grune

Densité racinaire

Tableau 16 : Résultats du modèle sans pierrosité – Abondance (g/m²) – Grune

GRUNE	Intercept		%G Chêne		Chêne centré		Modèle	
	Valeur	pval	Valeur	pval	Valeur	pval	R ²	p val
humus	4,454378	0,0013	-0,03134	<u>0,0659</u>	-0,000231394	0,6643	0,186309	0,1733
0-10	2,447401	0,0004	-0,01151	0,1562	0,000154419	0,5539	0,142429	0,2709
10-20	1,504524	0,0003	-0,00021	0,9638	-0,000067743	0,6618	0,011527	0,9061
20-30	4,133332	0,0431	-0,01165	0,6624	-0,001259859	0,163	0,114569	0,3555
30-40	1,293311	0,0002	-0,00564	0,1185	-0,000121988	0,2992	0,188172	0,2094
0-20	1,901108	<0,0001	-0,00465	0,303	0,000018609	0,8989	0,065697	0,5612
0-40	0,131398	0,0003	-0,02875	0,3179	-0,001248934	0,1914	0,131398	0,302

Comme pour l'abondance, aucun modèle n'est significatif à Grune et le seul effet significatif est l'intercept.



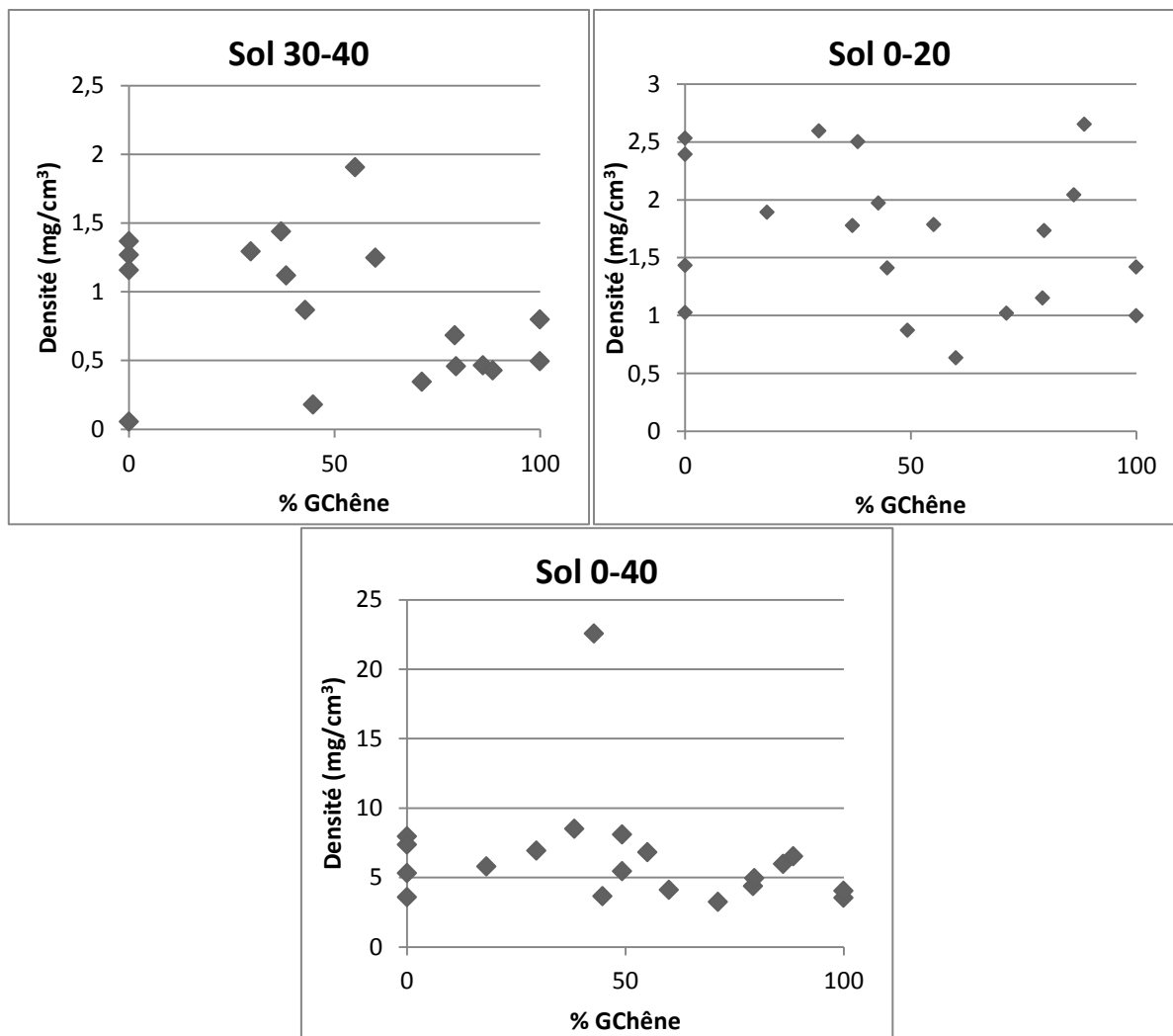


Figure 25 : Evolution de la densité (mg/cm^3) en fonction de la proportion de chêne dans différentes couches sur le site de Grune

4. Discussion

Cette section commencera par comparer les résultats obtenus avec la littérature, puis tentera d'interpréter les résultats des différentes analyses présentés dans la section précédente. Seuls les résultats des modèles significatifs seront discutés.

4.1. Confrontation des résultats et de la littérature

Il est difficile de comparer nos résultats à la plupart de ceux obtenus dans la littérature, car le découpage du profil et les unités utilisées varient. En effet nous avons opté pour un découpage du profil par couche de 10 cm alors que selon les sources, le découpage est fait par horizon ou par couche dans la littérature. De même, les densités dans l'humus sont souvent exprimées en g/100 ml alors que nous les avons exprimées en mg/g d'humus. Les seules études dont les résultats sont comparables aux nôtres ont été réalisées sur des sols sableux, dont les contraintes pour les racines sont bien différentes de celles des sols bruns caillouteux que nous avons étudiés. La comparaison de ces résultats avec les nôtres ne nous aide donc pas à les interpréter.

Voici pour rappel les abondances et densités mesurées dans l'humus et le profil complet.

Tableau 17 : Abondance moyenne (g/m²) mesurée dans l'humus, selon le site et le type de peuplement

	Baileux	Grune	La Roche	Moyenne peuplements
Chêne pur	3,27	1,82	9,16	4,44
Hêtre pur	14,46	6,37	68,98	28,97
Mélange	14,02	8,94	13,83	12,26
Moyenne site	10,58	5,71	30,65	15,22

Tableau 18 : Abondance moyenne (g/m²) mesurée dans la couche 0-40 , selon le site et le type de peuplement

	Baileux	Grune	La Roche	Moyenne peuplements
Chêne pur	339,48	84,35	118,54	418,58
Hêtre pur	252,12	154,08	368,48	547,20
Mélange	266,40	361,26	182,49	263,37
Moyenne site	286,00	199,90	223,17	409,72

Tableau 19 : Densité moyenne (mg/cm³) mesurée dans la couche 0-40, selon le site et le type de peuplement

	Baileux	Grune	La Roche	Moyenne peuplements
Chêne pur	7,69	5,00	4,92	5,94
Hêtre pur	5,88	6,23	9,89	7,24
Mélange	6,78	7,26	8,49	7,10
Moyenne site	6,78	6,16	7,77	6,76

Dans l'humus, Büttner (1994) obtient des biomasses de 130, 56 et 186 g/m², respectivement pour le peuplement pur de hêtre, de chêne et le peuplement mélangé, soit des valeurs bien supérieures à celles que nous avons mesurées : 29, 4 et 12 g/m² pour le hêtre, le chêne et le mélange (moyenne sur les 3 sites).

Dans le sol minéral, Leuschner (2004) obtient une abondance de 140g/m² dans les 40 premiers cm du profil sous un peuplement de hêtre, ce qui est inférieur à nos résultats.

D'autres résultats d'abondance dans les sols minéraux (Büttner 1994), mais cette fois sur une profondeur de 30 cm, renseignent des biomasses de 135, 32 et 167 g/m², respectivement sous peuplement de hêtre, de chêne et sous mélange. En termes de densité, cette même étude obtient des valeurs de 45, 11 et 56 mg/100 cm³. Si nous convertissons nos densités pour les rendre comparables, on obtient 724, 594 et 710 mg/100 cm³ pour le hêtre, le chêne et le mélange, soit des valeurs largement plus élevées.

Les différences entre les abondances et densités mesurées par Büttner (1994) ou Leuschner (2000) et nos valeurs sont probablement davantage expliquées par le contexte pédologique (sol sableux) de leurs études que par la profondeur de sol plus réduite (30 cm) investiguée dans leur cas.

Une information intéressante qui ressort de l'étude de Leuschner (2000) dans un peuplement mélangé est la grande variabilité de ses résultats. Par exemple, pour la biomasse dans l'horizon Of (Horizon organique de fragmentation), il obtient 129 ± 110 et 62 ± 82 g/m², respectivement pour le hêtre et le chêne. La forte variabilité que nous obtenons dans nos données serait due à la variabilité naturelle des racines plus qu'à des erreurs méthodologiques.

4.2. Effet « pierrosité »

L'analyse de l'effet de la pierrosité, tous sites et peuplements confondus, montrait un effet significatif sur la densité dans la couche 10-20.

L'effet de la pierrosité sur la densité est explicable de façon assez intuitive: si une racine doit changer de direction plusieurs fois pour sortir d'un volume de sol entouré d'obstacles, on observera une densité plus élevée que si elle avait juste traversé ce volume de sol.

Dans les modèles intégrant la pierrosité comme co-variable au point 3.5., l'effet de la pierrosité est significatif et positif dans les couches 10-20, 0-20 et 0-40 à Baileux. Dans ces couches, le modèle global avec pierrosité devient significatif par rapport au modèle sans, ce qui montre un réel impact de ce facteur sur la densité racinaire.

On aurait pu s'attendre à ce que la pierrosité ait un impact négatif sur la biomasse par unité de surface, car cette mesure ne tient pas compte du volume de sol effectivement atteignable par les racines. Intuitivement, on suppose qu'un sol contenant plus de cailloux contiendra moins de racines. Ce n'est pas ce qui a été observé. En effet, la première analyse, tous sites et peuplements confondus ne montrait aucun effet, quelle que soit la couche.

Dans les modèles tenant compte de la pierrosité au point 3.5., ce facteur n'était significatif pour aucune couche ni même pour le rapport profil/humus à Grune et La Roche, tandis qu'on observait un effet positif et significatif à Baileux dans la couche 10-20 (modèle presque significatif) et 0-20 (modèle significatif).

L'absence d'effet sur l'abondance peut s'expliquer par le fait que quand une racine rencontre un obstacle, elle ne va pas s'arrêter de pousser mais simplement pousser dans une autre direction, notamment en longeant l'obstacle. En revanche, l'effet positif de la pierrosité est difficilement interprétable et peut-être dû à des facteurs non pris en compte ou à des artéfacts lors des prélèvements. Par exemple, la taille des cailloux n'a pas du tout été prise en compte, alors que pour un même volume occupé, des cailloux plus fragmentés permettront aux racines de passer. Il est aussi possible que les cailloux soient plus altérés et qu'ils libèrent des éléments favorisant la croissance des racines.

Les effets sur la densité observés dans la première analyse seraient donc surtout dus au site de Baileux. Etant donné que l'abondance est aussi corrélée positivement à la pierrosité sur le site de Baileux, il est plus vraisemblable que la densité mesurée soit influencée directement par l'abondance et pas par l'hypothèse du paragraphe précédent.

4.3. Effet « surface terrière »

On a observé aucun effet significatif de la surface terrière, ni sur l'abondance, ni sur la densité racinaire, alors qu'on s'attendait à voir augmenter la biomasse avec la surface terrière, ou des différences d'évolution de la biomasse en fonction de cette surface terrière selon les peuplements ou les profondeurs.

Le manque d'effet significatif de l'analyse statistique et la forte dispersion autour des courbes de tendances ne permettent pas de tirer de conclusion. On s'attend à ce que pour des valeurs de surface terrière plus faible, un effet puisse apparaître. En effet, dans notre cas, les peuplements étaient déjà denses et les couverts fermés ; il est donc possible que la biomasse racinaire ait atteint une valeur seuil et n'augmente plus sous l'effet de la surface terrières à cause de la compétition ou d'autres facteurs qui ne seraient pas mis en avant dans cette étude.

Toutefois, l'effet sur les peuplements de hêtre pur était presque significatif dans l'humus ($p\text{-Val} = 0.0787$), malgré une grande forte dispersion des données. Il est donc possible que les abondances plus élevées mesurées dans les peuplements de hêtre dans l'humus soient influencée par des surfaces terrière supérieures.

4.4. Effet « essence » (Première analyse)

Ce point traitera des résultats de la première analyse, faite sur les peuplements purs et tous sites confondus. Quand un site particulier est mentionné, on se réfère aux histogrammes présentés au point 3.4.

4.4.1. Humus

On observe un effet significatif du peuplement, du site et de l'interaction entre les deux. L'effet « peuplement » montre une plus grande biomasse racinaire sous les peuplements purs de hêtre que sous les peuplements purs de chêne. L'effet « site » indique une différence entre les moyennes des trois sites, tandis que l'effet « interaction » montre que la différence entre peuplements purs n'a pas la même amplitude sur chaque site. Ainsi, La Roche est le seul site pour lequel on observe une différence significative entre les deux peuplements purs.

La première analyse sur les densités racinaires montre les mêmes résultats, excepté que l'effet « interaction » n'est plus significatif. La densité racinaire est plus élevée en hêtre qu'en chêne dans les trois sites et elle est plus élevée à La Roche qu'à Baileux, elle-même étant plus élevée qu'à Grune.

Nos mesures concordent donc avec les résultats de Bütner, à savoir une biomasse racinaire par unité de surface plus élevée sous peuplement de hêtre pur que sous chêne pur. Cela confirme aussi notre première hypothèse dans l'humus.

4.4.2. Couches minérales

Le modèle est presque significatif ($p\text{-Val}=0.0604$) dans la couche 0-10, et le seul effet significatif est l'effet « interaction ». Dans les couches minérales, seul l'effet « interaction » est significatif et seulement pour la couche 0-10. Pour les couches plus profondes ainsi que pour le profil total, aucun effet « peuplement », « site » ou « interaction » n'est observé, bien que l'effet « interaction » soit proche d'être significatif ($p\text{-Val} = 0.0521$) pour la couche 0-20.

Dans les couches 0-10 et 0-20, on observe une biomasse supérieure en peuplement de hêtre qu'en peuplement de chêne à Grune et La Roche tandis qu'à Baileux, c'est l'inverse est observé (voir figure 18). Cette différence entre peuplements est particulièrement marquée à La Roche. C'est aussi ce qu'on observe quand on regarde le profil complet ou même la somme du profil et de l'humus.

Sur les sites de La Roche et Grune, nos mesures concordent avec les résultats de Bütner et confirment aussi notre première hypothèse, comme c'est le cas pour l'humus.

L'abondance plus élevée sous peuplement de chêne à Baileux pourrait être attribuée à la présence du charme. En effet, une vérification ultérieure aux analyses révèle que le voisinage du point pour lequel la biomasse est la plus élevée et qui tire la moyenne vers le haut est riche en charme. Etant donné que les analyses ont été faites sur les biomasses totales sans différencier les essences, il est possible que les racines extraites en ce point soient des racines de charme en proportion non négligeable.

On peut tirer les mêmes conclusions pour les densités que pour l'abondance : comme dans la littérature, on observe des densités plus élevées sous peuplement de hêtre à La Roche et Grune tandis que ce n'est pas le cas à Baileux et le seul effet significatif est l'interaction dans la couche 0-10.

4.4.3. Humus et couches minérales

Les densités n'étant pas comparables dans l'humus et les couches minérales, ce point ne s'intéresse qu'aux abondances.

On observe la même chose que dans le profil quand on somme les biomasses de celui-ci à celles de l'humus : le modèle n'est pas significatif et la biomasse sous hêtre est supérieure à celle sous chêne à Grune et La Roche mais pas à Baileux où c'est l'inverse. Ces résultats semblent cohérents dans la mesure où la biomasse contenue dans le profil est très élevée comparée à celle obtenue dans l'humus et pèse plus sur le résultat du modèle.

On n'observe pas d'effet significatif sur le rapport des abondances du profil et de l'humus. Faire le rapport inverse, à savoir abondance de l'humus sur celle du profil aurait permis d'avoir des valeurs comprises entre 0 et 1. Les analyses auraient peut-être mis en évidence certains effets.

4.5. Effet composition (Seconde analyse)

Ce point traitera des résultats de la seconde analyse, réalisée séparément site par site et où l'effet composition est testé sous la forme de la variable continue « %G chêne ».

4.5.1. Humus

L'effet est significatif à La Roche et presque significatif à Grune et Baileux, mais le modèle global ne l'est qu'à La Roche. La valeur du paramètre « %Gchêne » et l'observation des modèles montre une biomasse élevée en peuplement de hêtre et une décroissance dans les peuplements mélangés, au fur et à mesure qu'on se rapproche des peuplements purs de chêne.

En plus d'être plus significative à La Roche qu'à Grune, la valeur du paramètre « %Gchêne » y est plus négative et la pente plus forte, ce qui correspond avec la forte différence entre hêtre et chêne mise en avant dans la première analyse.

On n'observe pas de modèle ou d'effet significatif sur la densité, bien que la valeur du paramètre soit négative, ce qui correspond aux résultats de la première analyse.

4.5.2. Couches minérales

L'effet de la composition et le modèle global sont significatifs pour la couche 0-10 à La Roche. On n'observe pas d'effet dans les couches minérales des autres sites. Ce résultat concorde avec ce qui ressort de la première analyse: pas d'effet peuplement mais un effet interaction, ce qui laissait supposer que l'effet peuplement serait différent selon le site, et c'est effectivement ce qu'on observe.

Les paramètres « %G chêne » des différentes couches, significatifs ou pas, montrent un effet similaire à la comparaison des peuplements purs de la première analyse. La biomasse décroît avec la proportion de chênes à La Roche et Grune tandis qu'elle croît à Baileux.

En terme de densité, la composition spécifique n'a plus aucun effet, quelle que soit la couche et le site.

4.5.3. Humus et couches minérales

Les densités n'étant pas comparables dans l'humus et les couches minérales, ce point ne s'intéresse qu'aux abondances. L'effet de la composition spécifique est significatif à La Roche, mais le modèle global ne l'est pas, ce qui ne permet pas de tirer de conclusion.

4.6. Effet « mélange » (Seconde analyse)

4.6.1. Humus

On observe un effet significatif du mélange et du modèle global à La Roche. La valeur du paramètre « chêne centré » est positive, ce qui signifie que la concavité de la courbe modélisée est orientée vers le haut, et donc que la biomasse du mélange est inférieure à la valeur attendue sur base de la proportion de chênes dans le mélange.

La p-valeur et le R^2 relativement élevés du modèle (respectivement 0,0003 et 0,61) indiquent que ce résultat est fiable et qu'on peut l'interpréter. L'effet négatif du mélange pourrait être dû à des effets de compétition interspécifique plus forts que la compétition intraspécifique.

Toutefois, l'observation des données et du modèle à la figure 20 permettent de se demander si la courbure observée n'est pas due aux biomasses particulièrement élevées obtenues dans l'humus à La Roche (Voir tableau 17 et premiers graphiques des figures 20, 22 et 24). En effet, sans les trois valeurs les plus élevées mesurées en hêtre pur, la courbe du modèle serait probablement moins marquée.

Quand on s'intéresse à l'effet du mélange sur la densité, les effets observés pour l'abondance disparaissent totalement. Ceci suggère que la plus faible abondance due au mélange serait liée à un humus plus réduit en mélange.

4.6.2. Couches minérales

Dans les couches minérales, on n'observe pas d'effet significatif du mélange sur l'abondance, mais bien sur la densité racinaire de la couche 10-20 à Baileux. La valeur du paramètre est négative, ce qui indique une concavité tournée vers le bas et donc une densité plus élevée liée au mélange. Néanmoins, cet effet est bien moins significatif que celui de la pierrosité et l'effet « mélange » est totalement absent du modèle sans pierrosité (annexe F). La représentation des données et du modèle en dent de scie (troisième graphique de la figure 23) laisse penser que la courbure observée est plus due à l'effet de la pierrosité qu'à celui du mélange.

5. Conclusions et perspectives

Nous avons réalisé toutes nos analyses sur les biomasses racinaires selon deux axes : l'abondance et la densité. La densité est une unité qui nous a permis de nous affranchir de la pierrosité, et de connaître directement d'une part la quantité de racines par volume de terre fine dans le cas des sols minéraux, et d'autre part la quantité par masse d'humus dans les couches organiques. Cette dernière unité, peu utilisée dans la littérature, ne permettait pas de comparer les couches minérales et organiques, c'est pourquoi nous avons aussi utilisé l'abondance, qui correspond à la biomasse par unité de surface. Nous avons étudié les effets de différentes variables susceptibles d'influencer la biomasse racinaire, en abondance ou en densité, dans différentes couches du profil.

La pierrosité n'a pas d'effet sur l'abondance quand les trois sites sont considérés ensemble, mais elle influence positivement la densité, particulièrement dans la couche 10-20 cm. L'analyse site par site révèle que cet effet est très marqué à Baileux et que la pierrosité y a aussi un effet positif sur l'abondance racinaire.

La surface terrière ne semble pas avoir d'effet, ni sur l'abondance, ni sur la densité racinaire, et ce quel que soit le site, le peuplement ou la couche étudiée. Une explication serait que vu le stade de développement avancé des peuplements, les biomasses et densités soient déjà à leur maximum et n'évoluent plus en fonction de la densité. Une autre possibilité est que la forte variabilité des données ne permette pas de mettre en évidence un tel effet.

Dans l'humus, la première analyse sur les peuplements purs montrait un effet de l'essence, tandis que la seconde ne montrait un effet de la composition spécifique que sur le site de La Roche. Pour les trois sites, l'abondance et la densité racinaire dans l'humus étaient supérieures en peuplement de hêtre, ce qui correspond à ce qui était attendu.

Dans les couches minérales, l'analyse sur les peuplements purs montre un effet « interaction » et pas d'effet « essence », lié au fait qu'on observe des choses différentes sur chaque site. L'effet de la composition spécifique n'est significatif qu'à La Roche dans la couche 0-10 cm, où on observe une abondance qui décroît avec la proportion de chêne. On observe la même chose à Grune mais l'inverse à Baileux. Dans le cas de Baileux, il est possible que les mesures en peuplement pur de chêne soient faussées par la présence de charme et si l'on considère uniquement les effets significatifs, l'abondance et la densité sont plus élevés sous peuplements de hêtre, ce qui correspond également à ce qui était attendu. Notre première hypothèse est donc vérifiée.

Le modèle de Gale et Grigal ne montrait aucune différence entre les peuplements dans la distribution verticale des racines. De plus, aucun modèle ne montrait d'effet en dessous de la profondeur 0-20 cm. Notre seconde hypothèse comme quoi la biomasse serait plus élevée sous les peuplements de chêne que de hêtre n'est donc pas vérifiée. Le modèle de Gale et Grigal a tout de même permis de mettre en évidence que plus de 80% de la biomasse se trouve dans les 20 premiers centimètres. Les effets observés dans les couches minérales le sont donc là où se trouve la plupart des racines.

L'effet du mélange n'est significatif que pour deux couches, situées dans deux sites différents, pour des données exprimées en deux unités différentes et dans les deux cas, le résultat obtenu est discutable. On peut donc affirmer que notre étude n'a pas permis de mettre en évidence d'interactions, positives ou négatives, liées au mélange des deux essences. Nous ne pouvons donc pas confirmer notre troisième hypothèse, c'est-à-dire que la biomasse totale en peuplements mélangés est plus élevée que la biomasse attendue sur base de la proportion des deux essences.

Ce qui ressort de ce travail est que les résultats mis en évidence, quand ils existent, sont ténus et variables selon le site, malgré que ceux-ci soient comparables du point de vue climatique et pédologique. Une explication possible à ce manque de résultat est la forte variabilité naturelle, accentuée par les erreurs dues au traitement des échantillons. En effet, chaque étape de manipulation peut provoquer des pertes et fausser les calculs par la suite.

La première étape, dont sont tributaires toutes les suivantes, est le prélèvement des échantillons. En effet tout dépend de la collecte de l'intégralité des racines au point de prélèvement et de la mesure précise du volume de ce prélèvement. La méthode utilisée est pratique pour mesurer des volumes irréguliers comme c'était le cas. Cependant, la graduation du bécher étant de 50 ml, il est difficile d'être très précis.

De plus la forte charge caillouteuse des sites d'étude compliquait les prélèvements et abimait les racines récoltées. Or plus une racine est fragmentée, plus il sera difficile de l'isoler en entier par la suite. Ainsi, dans la couche 0-10 cm où la charge caillouteuse était la plus faible, les racines auront été moins abimées lors des prélèvements que celles des couches inférieures, plus pierreuses. On observe plus de racines dans la couche 0-10 cm que dans les couches inférieures d'une part à cause de la répartition naturelle des racines et d'autre part car les pertes sont plus élevées dans les couches plus profondes.

Dans la littérature, les sites d'échantillonnage sont rarement aussi caillouteux que ceux étudiés dans ce travail, ce qui leur permet de prendre des carottes de sol, qui abiment moins les racines et dont le volume est plus précis. Toutefois, les résultats de Leuschner (2000) semblent indiquer que la variabilité naturelle est élevée, même sur un site où les échantillons sont faciles à prélever.

Au vu des résultats, on constate que les résultats significatifs se trouvent surtout dans les couches superficielles. Il est difficile de dire si c'est dû aux pertes plus importantes lors des prélèvements dans les couches plus profondes, ou si les différents effets testés s'estompent naturellement avec la profondeur.

Si c'était à refaire et pour tenter de diminuer la variabilité, plusieurs points pourraient être améliorés. Le premier serait de réaliser les mesures sur des sites moins caillouteux pour limiter la fragmentation des racines lors des prélèvements, mais encore faut-il disposer d'autres sites avec des peuplements purs et divers niveaux de mélange, sur le même type de sols et dans la même zone bio-climatique.

Pour améliorer la précision des mesures du volume, on pourrait imaginer de peser le sable plutôt que de lire son volume sur les graduations du bécher. Cette méthode serait plus précise mais nécessiterait d'emmener une balance assez précise sur le terrain et, pour que sa masse volumique reste constante, de s'assurer que le sable reste bien sec.

Bien qu'il n'y ait pas eu de différence significative entre les échantillons ayant reposé en chambre froide et ceux ayant été directement séchés, il serait évidemment préférable qu'ils soient tous séchés dès la fin de la journée de prélèvement.

Si l'on s'intéresse uniquement aux racines et qu'on ne veut pas faire d'analyses sur le sol, l'idéal serait de séparer la terre fine des cailloux et des racines en une seule étape, en tamisant les échantillons directement sous jet d'eau.

La séparation des cailloux et des racines résiduelles par flux d'air n'est intéressante que si l'on sépare ensuite les racines résiduelles de la fraction légère (autres particules organiques) pour tous les échantillons. Cela permettrait d'avoir une masse plus proche de la réalité pour chaque échantillon, que simplement en pesant certains pour ensuite extrapoler la proportion résidu/échantillon principal à tous les échantillons. On pourrait aussi imaginer de récupérer l'intégralité des racines par flottaison, après avoir séparé la terre fine des cailloux et racines.

De même, la mesure des longueurs par analyse d'image n'est réellement intéressante que si elle est réalisée pour chaque échantillon, car elle permet de mesurer une variation du rapport masse/longueur, ce qui donne une information sur un changement dans la morphologie des racines. Dans notre cas, extrapoler les longueurs sur base de la masse pour un sous-échantillon n'apporte pas plus d'information que la biomasse elle-même.

Un autre élément qui pourrait être amélioré est le choix du rayon autour du point d'échantillonnage. La distance de 10 m est assez arbitraire et il serait intéressant de trouver la distance optimale où les effets qu'on veut mettre en évidence apparaissent. On pourrait aussi choisir de fixer un rayon beaucoup plus grand mais en donnant des poids décroissants aux arbres plus éloignés du point de sondage. Cette méthode serait probablement plus précise mais plus longue à mettre en œuvre.

Enfin, il serait très intéressant de refaire toutes les analyses en séparant au préalable les racines des deux essences ainsi que celles des autres espèces, ce qu'il était initialement prévu de faire, mais une fois encore, cela demanderait aussi plus de temps.

6. Bibliographie

Baize, D. & Girard, MC., 2008, Référentiel pédologique, Edition Quae, 405p

Bertness, Mark D., & Callaway, Ragan. 1994. Positive interactions in communities. Trends in Ecology & Evolution, 9(5), 191_193.

Bolte, A., Villanueva, I., 2006. Interspecific competition impacts on the morphology and distribution of fine roots in European beech (*Fagus sylvatica* L.) and Norway spruce (*Picea abies* (L.) Karst.). Eur. J. Forest Res. 125, 15–26.

Brassard, B. W., Chen, H. Y. H., Bergeron, Y., Pare, D. Differences in fine root productivity between mixed- and single-species stands, Functional Ecology 2011, 25, 238–246

Brassard, B. W., Chen, H. Y. H., Cavard, X., Laganier, J., Reich, P. B., Bergeron, Y., Pare, D. & Yuan, Z.Y. (2013) Tree species diversity increases fine root productivity through increased soil volume filling. Journal of Ecology, 101, 210-219.

Buttner, V., Leuschner, C., 1994. Spatial and temporal patterns of fine root abundance in a mixed oak beech forest. For. Ecol. Manage. 70, 11–21

Domisch, T., Finer, L., Dawud, S. M., Vesterdal, L. & Raulund-Rasmussen, K. (2015) Does species richness affect fine root biomass and production in young forest plantations? Oecologia, 177, 581-594.

Carte numérique des sols de Wallonie

<<http://geoapps.wallonie.be/CigaleInter/#CTX=CNSW#BBOX=150798.5219287105,183712.75442384218,109686.577173821,127863.48852764371>>(Consulté le 03/07/17)

Forrester, D.I., Kohnle, U., Albrecht, A.T., Bauhus, J., 2013. Complementarity in mixed-species stands of *Abies alba* and *Picea abies* varies with climate, site quality and stand density. For. Ecol. Manag. 304, 233–242.

Forrester, D. I., (2014), The spatial and temporal dynamics of species interactions in mixed-species forests: From pattern to process. Forest Ecology and Management, 312, 282-292.

Forrester, D.I., Bauhus, J., 2016. A review of processes behind diversity-productivity relationships in forests. Curr. For. Rep. 2, 45–61.

Fredericksen, T.S. & Zedaker, S.M. (1995) Fine root biomass, distribution, and production in young pine-hardwood stands. New Forests, 10, 99–110.

Gale, M. R. & Grigal, D. F. (1987) Vertical Root Distributions of Northern Tree Species in Relation to Successional Status. Canadian Journal of Forest Research, 17, 829-834.

Grygoruk, D., (2016) Root vitality of *Fagus sylvatica* L., *Quercus petraea* Liebl. and *Acer pseudoplatanus* L. in mature mixed forest stand, Folia Forestalia Polonica, Series A – Forestry, 2016, Vol. 58 (2), 55–61

Hölscher, D., Hertel, D., Leuschner, C., Hottkowitz, M. (2001) Tree species diversity and soil patchiness in a temperate broad-leaved forest with limited rooting space, *Flora* (2002) 197, 118–125

IRM, n.d. Climat dans votre commune - IRM [WWW Document]. Meteo IRM. URL <https://www.meteo.be/meteo/view/fr/27484519-Climat+dans+votre+commune.html> (consulté le 03/07/2017).

Jacob, A., Hertel, D., Leuschner, C. (2012) On the significance of belowground overyielding in temperate mixed forests: separating species identity and species diversity effects, *Oikos* 122 (2013): 463–473

Jacob, A., Hertel, D. & Leuschner, C. (2014) Diversity and species identity effects on fine root productivity and turnover in a species-rich temperate broad-leaved forest. *Functional Plant Biology*, 41, 678–689.

JACTEL H., BROCKERHOFF E.G., Tree diversity reduces herbivory by forest insects, *Ecology Letters*, vol. 10, n° 9, 2007, pp. 835-848.

Jose, S., Williams, R. & Zamora, D. (2006) Belowground ecological interactions in mixed-species forest plantations. *Forest Ecology and Management*, 233, 231-239.

Kelty, M. J. (1992) Comparative productivity of monocultures and mixed-species stands. *The Ecology and Silviculture of Mixed-Species Forest-s* (eds M. J. Kelty, B. C. Larson & C. D. Olivier), pp. 125-141. Kluwer Academic Publishers, Boston.

Khelifa, R., (2016) Effets de la diversité des arbres sur le fonctionnement de l'écosystème dans deux plantations de forêts tempérées, Thèse de doctorat en sciences forestières, sous la direction de Munson A.D., Université de Laval, 131.

Leuschner, C., Hertel, D., Coners, H., Büttner, V. (2000) Root competition between beech and oak: a hypothesis, *Oecologia* (2001) 126, 276–284

Lu, H. C., Mohren, G. M. J., den Ouden, J., Goudiaby, V. & Sterck, F. J. (2016) Overyielding of temperate mixed forests occurs in evergreen-deciduous but not in deciduous-deciduous species mixtures over time in the Netherlands. *Forest Ecology and Management*, 376, 321-332.

Ma, Z. L. & Chen, H. Y. H. (2016) Effects of species diversity on fine root productivity in diverse ecosystems: a global meta-analysis. *Global Ecology and Biogeography*, 25, 1387-1396.

Ma, Z. L. & Chen, H. Y. H. (2017) Effects of species diversity on fine root productivity increase with stand development and associated mechanisms in a boreal forest, *Journal of Ecology* 2017, 105, 237–245

Meinen, C., Hertel, D. & Leuschner, C. (2009) Biomass and morphology of fine roots in temperate broad-leaved forests differing in tree species diversity: is there evidence of below-ground overyielding? *Oecologia*, 161, 99-111.

Merlin, M., Perot, T., Perret, S., Korboulewsky, N. & Vallet, P. (2015) Effects of stand composition and tree size on resistance and resilience to drought in sessile oak and Scots pine. *Forest Ecology and Management*, 339, 22-33.

Mina M, Huber MO, Forrester DI, Thürig E, Rohner B., Multiple factors modulate tree growth complementarity in Central European mixed forests. *J Ecol.* 2017, 1–14.

Pretzsch, H., Bielak, K., Block, J., Bruchwald, A., Dieler, J., Ehrhart, H. P., Kohnle, U., Nagel, J., Spellmann, H., Zasada, M. & Zingg, A. (2013) Productivity of mixed versus pure stands of oak (*Quercus petraea* (Matt.) Liebl. and *Quercus robur* L.) and European beech (*Fagus sylvatica* L.) along an ecological gradient. *European Journal of Forest Research*, 132, 263-280.

Pretzsch, H., Biber, P., 2016. Tree species mixing can increase maximum stand density. *Can. J. For. Res.* 46, 1179–1193.

Rewald, B., Leuschner C., (2009) Belowground competition in a broad-leaved temperate mixed forest: pattern analysis and experiments in a four-species stand, *Eur J Forest Res* (2009) 128:387–398

Rewald, B., Meinen, C., Trockenbrodt, M., Ephrath, J. E. & Rachmilevitch, S. Root taxa identification in plant mixtures – current techniques and future challenges. *Plant Soil* 359, 165–182 (2012).

Rogers, H.H., Brett Runion, G., Krupa, S.V. (1994) Plant responses to atmospheric CO₂ enrichment with emphasis on roots and the rhizosphere, *Environmental Pollution* 83 (1994) 155-189

Service géologique de Wallonie. <<http://geologie.wallonie.be/site/geoprod/geologie>> (consulté le 3/07/17).

Smit A., L., Bengough, A., G., Engels, C., Van Noordwijk, M., Pellerin, S., van de Geijn, S., C., 2000, *Root methods : a Handbook*. Springer, Berlin, 587p

Wang, X.L., Klinka, K., Chen, H.Y.H. & de Montigny, L. (2002) Root structure of western hemlock and western redcedar in single- and mixed-species stands. *Canadian Journal of Forest Research*, 32, 997–1004.

Zapater, M., Hossann, C., Breda, N., Brechet, C., Bonal, D., Granier, A., 2011. Evidence of hydraulic lift in a young beech and oak mixed forest using O-18 soil water labelling. *Trees-Struct. Funct.* 25, 885–894

Zapater, M., Breda, N., Bonal, D., Pardonnet, S., Granier, A., 2013. Differential response to soil drought among co-occurring broad-leaved tree species growing in a 15- to 25- year-old mixed stand. *Ann .For .Sci.* 70, 31–39.

Impact de la composition spécifique sur la biomasse et la densité des racines fines en peuplements purs et mélangés de chêne sessile (*Quercus petraea*) et de hêtre (*Fagus Sylvatica*).

Présenté par Corentin Cools

Résumé

La gestion forestière doit être réfléchie à long terme, or dans un contexte de changement climatique, l'avenir de nos forêts est incertain. Les forêts mélangées semblent être plus résistantes aux stress, biotiques ou abiotiques, ce qui leur confère un avantage.

Les processus permettant d'expliquer la productivité plus élevée parfois observée en mélange par rapport aux peuplements purs correspondants relèvent de la réduction de la compétition et de la facilitation. Ces mécanismes peuvent se manifester aux niveaux aérien ou souterrain. Dans ce mémoire, nous avons tenté de déterminer si le mélange chêne-hêtre avait une influence sur la biomasse racinaire.

Nous avons donc utilisé une approche par triplets, consistant à comparer les biomasses racinaire de peuplements purs de hêtre, de chêne et de mélanges chêne-hêtre où les deux essences sont présentes en proportion variable. Nous disposons de trois triplets situés sur trois sites (Baileux, Grune et La Roche en Ardenne) dans des conditions climatiques et pédologiques équivalentes. Vingt points de prélèvement ont été sélectionnés sur chaque site. En chaque point nous avons prélevé l'humus et les sols minéraux aux profondeurs 0-10, 10-20, 20-30 et 30-40. Les racines ont ensuite été extraites de ces différents prélèvements au laboratoire.

A l'aide de modèles linéaires, nous avons testé l'impact du site, de la composition spécifique (espèce, mélange), de la pierrosité et de la surface terrière totale sur la biomasse racinaire.

Nous avons relevé que 80% de la biomasse racinaire se trouvait dans les 20 premiers centimètres du sol et que les effets significatifs étaient limités à cette couche ou à l'humus. On y observe une biomasse supérieure sous peuplements de hêtre pur que de chêne pur, et la biomasse décroît à mesure que la proportion de chêne augmente dans le site de La Roche.

Le nombre réduit d'effets 'espèce' et 'mélange' significatifs peut-être attribuable à la très forte variabilité des mesures. Cette variabilité semble être élevée naturellement et est probablement accrue par les étapes liées à l'extraction des racines. L'identification des racines des deux espèces permettrait sans doute de mettre en évidence d'autres effets et de mieux comprendre les interactions entre le hêtre et le chêne.