

Mise en œuvre de carottages de sol et de minirhizotrons pour l'étude à long terme de la réponse des fines racines d'épicéa (*Picea abies* (L.) Karst.) à l'augmentation de la concentration en CO₂ dans l'atmosphère et la nutrition minérale

Claire Lebègue, Éric Laitat, Dominique Perrin, Geneviève Pissart

Unité de Biologie végétale. Faculté universitaire des Sciences agronomiques de Gembloux. Avenue de la faculté, 2A. B-5030 Gembloux (Belgique).

La biomasse racinaire fine de l'épicéa (*Picea abies* (L.) Karst.) se développant en chambres de culture à ciel ouvert sous CO₂ élevé depuis 1987 a été estimée à Vielsalm (Ardenne, Belgique) à l'aide de carottages du sol et par des mesures réalisées avec des minirhizotrons. Quatre niveaux de concentration en CO₂ atmosphérique (700, 580, 470 et 350 $\mu\text{mol}\cdot\text{mol}^{-1}$ CO₂) ont été considérés, en combinaison avec deux niveaux de nutrition minérale : l'optimum nutritionnel des arbres et l'alimentation minérale naturelle sur le site expérimental. Les premiers carottages du sol ont été réalisés en 1997 pour décrire le système racinaire en place au début de notre étude. Un nouveau carottage a été réalisé à la fin de l'expérimentation en 2003. Entre ces deux campagnes de mesures destructives destinées à décrire la distribution spatiale et quantifier la biomasse racinaire dans nos conditions expérimentales, nous avons réalisé deux campagnes d'observation et de mesure par minirhizotrons en 2001 et 2002. C'est ainsi que nous avons mis en évidence l'importance des très fines racines, parmi les classes de diamètres classiquement rapportées dans la littérature :]0–1 mm],]1–2 mm],]2–5 mm] et > 5 mm. L'observation régulière de 2.252 racines a montré que plus de 92 % des racines autour des minirhizotrons ont un diamètre inférieur à 0,5 mm et que le maximum de fréquence des diamètres observés culmine à 0,28 mm. Enfin, 2 % seulement des racines observées dans les minirhizotrons ont un diamètre compris entre 1 et 3 mm. Aucune racine visible dans les minirhizotrons n'avait un diamètre supérieur à 3 mm. La biomasse racinaire estimée à l'aide des minirhizotrons sous les concentrations élevées en CO₂ atmosphérique (580 et 700 $\mu\text{mol}\cdot\text{mol}^{-1}$ CO₂) est au moins deux fois plus grande que sous la concentration en CO₂ ambiante (350 $\mu\text{mol}\cdot\text{mol}^{-1}$ CO₂). Dans la mesure où ces estimations sont basées sur la longueur racinaire spécifique (SRL), elles sont largement sous-estimées. La distribution de ces racines est plus superficielle sous CO₂ élevé. L'épicéa présente un seul cycle annuel de production des fines racines, qui n'est pas influencé par la concentration en CO₂. L'augmentation de la concentration en CO₂ atmosphérique affecte par contre la ramification racinaire. Sous CO₂ élevé les fines racines sont plus courtes et quatre fois plus ramifiées qu'à la concentration ambiante actuelle. Ces différences ne sont pas confirmées pour les racines de plus gros diamètre et n'ont pas été mises en évidence avec les carottages. L'optimum nutritionnel réalisé dans cette expérimentation a induit un développement racinaire plus ramifié, quel que soit le niveau de concentration en CO₂ atmosphérique.

Mots-clés. Système racinaire, poil absorbant, biomasse, rhizosphère, analyse de sol, échantillonnage, *Picea abies*, dioxyde de carbone, flux d'air, chambre à ciel ouvert.

Use of soil cores and minirhizotrons for the long-term study of the response of Norway spruce fine roots (*Picea abies* (L.) Karst.) to the increase in CO₂ concentration in the atmosphere and nutrition. The fine root biomass of Norway spruce (*Picea abies* (L.) Karst.) grown in open top chambers (OTCs) under elevated CO₂ since 1987 was investigated with soil cores and minirhizotrons, at Vielsalm (Ardenne, Belgium). Four levels of CO₂ concentration (700, 580, 470 and 350 $\mu\text{mol}\cdot\text{mol}^{-1}$ CO₂) were applied in combination with two nutrition regimes: the optimal nutrition and the nutrition corresponding to the local brown forest soil. First soil coring was performed in 1997 to describe the root biomass and root distribution according depth, at the initial stage of this study. Soil coring was repeated in 2003. Two observation and measurement campaigns using minirhizotrons were carried out in 2001 and in 2002. These latter measurements shown a very large proportion of very fine roots within the root classes classically reported in the literature:]0–1 mm],]1–2 mm],]2–5 mm] and > 5 mm. Among the 2252 roots we regularly observed in minirhizotrons, more than 90 % were thinner than 0.5 mm in diameter, less than 2 % were in the range [1–3 mm] in diameter and their mean was 0.28 mm. Calculations on the

roots observed with minirhizotrons shown that root biomass under elevated atmospheric CO₂ concentrations (580 and 700 μmol·mol⁻¹ CO₂) were two times higher than root biomass under ambient concentration (350 μmol·mol⁻¹ CO₂). As these figures are based on specific root length (SRL), they are supposed to be largely underestimated. A larger proportion of these roots were exploring the upper soil horizons under elevated CO₂. Norway spruce showed an annual production cycle of fine roots, independent from the atmospheric CO₂ concentration. Increased CO₂ affected root branching. Under elevated CO₂ roots were shorter and four times more branched than roots under ambient CO₂. These differences were not to be observed for thicker root (> 0.5 mm diameter) using soil cores. The optimum nutrition regime conducted in this experiment induced, in comparison to the 'normal' nutrition regime, a root system made off smaller but branchier roots mostly located in the upper layers, independently from the CO₂ atmospheric concentration.

Keywords. Root systems, root hairs, biomass, rhizosphere, soil analysis, sampling, carbon dioxide, air flow, *Picea abies*, open top chambre.

1. INTRODUCTION

La mesure du carbone (C) séquestré dans les forêts est devenue un centre d'intérêt majeur, dans la mesure où on leur reconnaît un rôle dans la temporisation des émissions de dioxyde de carbone (CO₂) (Brown, 2002). Les forêts, avec plus de 1.140 gigatonnes de C stocké, représentent plus de 50 % des puits de C terrestres, dont 2/3 sont séquestrés dans les sols. Dans les forêts tempérées, les sols contiennent le double du C stocké dans la végétation (Watson *et al.*, 2000). Le transfert de C au sol suit deux voies : la litière et la rhizodéposition impliquant la mortalité racinaire, les exsudats, et la destruction des cellules des extrémités racinaires. Le *turnover* des fines racines représente le plus important transfert de C aux sols (Raich, Nadelhoffer, 1989 ; Hendrick, Pregitzer, 1993 ; Pritchard, Rogers, 2000). Dans de nombreux écosystèmes, la production racinaire est supérieure à la production aérienne. Le C assimilé par les plantes est en grande partie alloué à la production des fines racines, et, dans certaines forêts, plus de la moitié de la production primaire nette est transférée au système racinaire (Fogel, 1985 ; Hendrick, Pregitzer, 1992 ; Hendrick, Pregitzer, 1993 ; Lopez *et al.*, 1996 ; Kozłowski, Pallardy, 1997). D'un point de vue global, le stock total de C des fines racines représente environ 5 % du stock de C dans l'atmosphère, et la biomasse des fines racines représente 33 % de la productivité primaire nette annuelle (Jackson *et al.*, 1997 ; Pritchard *et al.*, 2001a).

Certaines estimations des stocks de C dans les forêts sont basées sur les inventaires forestiers. Des relations allométriques entre les composantes aériennes et racinaires sont utilisées dans le calcul des stocks de C dans les racines, en utilisant par exemple des facteurs d'expansion de la biomasse racinaire, ne tenant pas compte des racines de plus faibles diamètres, dans la mesure où les informations y relatives sont largement manquantes. Les estimations des stocks de C dans les forêts peuvent en conséquence être améliorées par la prise en compte de la biomasse racinaire fine.

De nombreuses études ont montré que le doublement de la concentration en CO₂ atmosphérique augmente l'activité photosynthétique et la biomasse chez de nombreuses espèces végétales, impliquant souvent une plus grande allocation de C aux racines (Rogers *et al.*, 1992 ; Norby, 1994 ; Medlyn *et al.*, 1999 ; Medlyn *et al.*, 2001). La stimulation à long terme de la productivité forestière par l'augmentation de la concentration en CO₂ dans l'atmosphère peut, cependant, être limitée par la nutrition minérale (Laita *et al.*, 2000 ; Tingey *et al.*, 2000). Sous une concentration élevée en CO₂, les systèmes racinaires peuvent réaliser au sein de la plante la plus grande augmentation de croissance, avec une augmentation du rapport biomasse racinaire/biomasse aérienne (Rogers *et al.*, 1996 ; Pritchard *et al.*, 2001a ; Pritchard *et al.*, 2001b). Ce n'est pas toujours le cas (Fitter *et al.*, 1996). Ces réponses différentes suggèrent que le C alloué en plus grande quantité aux racines est perdu à travers la respiration racinaire pour la production de nouvelles racines ou l'entretien des racines existantes, le turnover racinaire, le transfert de C aux mycorrhizes, les exsudats, et/ou les herbivores du sol (Caldwell, 1977 ; Rouhier *et al.*, 1994). Eissenstat et Yanai (1997) définissent l'efficacité racinaire par le rapport de la quantité d'ions prélevés par les racines sur la quantité de C dépensé pour la respiration et l'entretien des racines. Selon un modèle d'optimisation développé par Eissenstat et Van Rees (1994), un système racinaire efficace acquiert comparativement plus d'eau et de minéraux qu'il ne dépense de C pour prélever ces ressources. L'efficacité racinaire est donc un indicateur de la durée de vie optimale des racines pour un environnement donné (Eissenstat, Yanai, 1997). Le turnover racinaire permet à la plante de mieux explorer le sol et d'atteindre des microsites fertiles, non accessibles par les racines existantes. Ainsi, pendant une période de stress, les racines les plus fines sont remplacées quand le coût induit pour maintenir ces racines en vie excède le coût de construction de nouvelles racines (Pritchard *et al.*, 2001b). Augmenter le turnover racinaire représente alors un moyen de

compenser ce stress en augmentant le prélèvement d'éléments nutritifs (Tingey *et al.*, 2000). Les données existantes concernant les effets de l'augmentation de la concentration en CO₂ dans l'atmosphère sur la dynamique racinaire sont très peu nombreuses et contradictoires (Pritchard *et al.*, 2001b).

2. OBJECTIFS

Notre recherche à Vielsalm a débuté en 1987. Elle est orientée sur les effets à long terme de l'augmentation du CO₂ atmosphérique sur l'épicéa (*Picea abies* (L.) Karst.) se développant dans des chambres de culture à ciel ouvert (*Open Top Chambers*, OTCs). Les détails concernant la mise en place du dispositif expérimental se trouvent dans Laitat, Boussard (1996) et Laitat *et al.* (2000). Entre 1997 et 2002, nous avons focalisé notre étude sur les fines racines (< 5 mm de diamètre). Dans la mesure où le temps est un paramètre souvent critique dans les expérimentations dédiées à l'étude des fines racines, les points suivants sont à mentionner :

- En 1997, les fines racines ont été analysées à l'aide de carottages de sol afin de déterminer le stade initial de la biomasse racinaire et sa distribution verticale.
- En 2000, des minirhizotrons ont été installés dans toutes les unités expérimentales (UE) pour analyser la production racinaire (nombre de racines et biomasse) et la dynamique racinaire (croissance et turnover). Deux séries de collecte d'images ont été mises en œuvre de mars à octobre 2001 et de février à novembre 2002. Les résultats étaient totalement cohérents. Dans la mesure où la première campagne se voulait exploratoire et la seconde suivait un schéma opératoire systématique, les résultats présentés ici concernent uniquement la campagne de 2002.
- En 2002, les systèmes racinaires de trois arbres sélectionnés ont été excavés afin de déterminer le rapport de leur biomasse racinaire fine à leur biomasse racinaire totale, ainsi que les longueurs racinaires spécifiques de l'épicéa (*Specific Root Length*, SRL) pour chaque classe de diamètre.
- En 2003, la biomasse racinaire fine a été à nouveau analysée à l'aide de carottages de sol au stade final de notre expérimentation.

3. MATÉRIELS ET MÉTHODES

3.1. Description du site

Cette étude a été menée en Ardenne belge à Vielsalm (55°17'N, 5°5' E, alt. 495 m). Le sol minéral est un Cambisol dystrique. Le dispositif expérimental consiste en 14 UEs : 12 OTC et deux unités expérimentales témoins à l'air libre (UET). Dix plants

d'épicéas ont grandi dans chaque UE depuis leur plantation en 1987. Les traitements expérimentaux furent poursuivis sans discontinuer depuis lors. Chaque UE a été divisée en deux sous-unités dans lesquelles deux régimes nutritifs ont été appliqués : l'optimum nutritionnel selon Linder et McDonald (1993) : irrigation-fertilisation (IF) et irrigation (IS). La solution nutritive a été appliquée pendant la saison de végétation d'avril à octobre. Une plaque en PVC a été introduite dans le sol jusqu'à une profondeur de 40 cm afin de séparer les deux traitements. Quatre niveaux de concentration en CO₂ ont été appliqués dans les OTC en injectant le CO₂ (Air Liquide) contenu dans un réservoir par des régulateurs de débit massique (Sierra Instrument, 830/840, Carmen Valley, US) : 700 ± 122 , 580 ± 72 et 467 ± 47 $\mu\text{mol}\cdot\text{mol}^{-1}$ CO₂ en plus du traitement à la concentration ambiante en CO₂ de 350 ± 47 $\mu\text{mol}\cdot\text{mol}^{-1}$ CO₂ (valeurs moyennes \pm écarts-types). La **figure 1** montre la température de l'air et du sol pour l'année 2002 dans les OTC, ainsi que les précipitations. Les températures du sol présentées sur cette figure sont les moyennes des trois températures moyennes mensuelles du sol mesurées à trois profondeurs (10, 20 et 30 cm) dans les chambres de cultures à ciel ouvert (OTC). La température moyenne annuelle était de 8,5 °C dans les OTC et une augmentation moyenne de température de 0,5 °C a été observée suite à l'effet de chambre (**Tableau 1**) ; un pour cent des températures ont présenté un écart de plus 5 °C. La température moyenne était de 0,0 °C en janvier et de 14,7 °C en juillet. Les précipitations moyennes annuelles s'élevaient à 1086 mm.

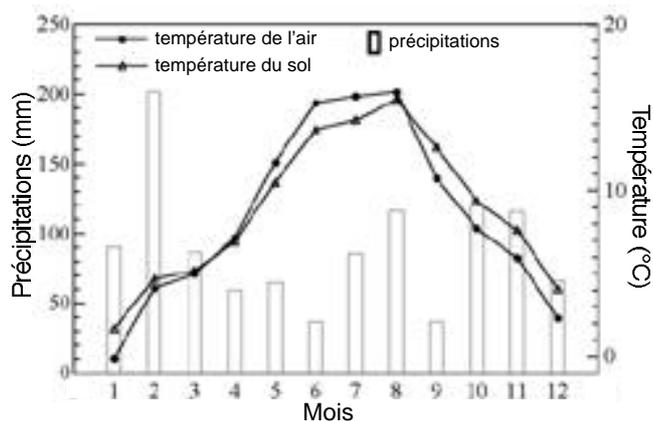


Figure 1. Diagramme ombrothermique pour l'année 2002. Températures moyennes mensuelles de l'air et du sol (°C) et précipitations moyennes mensuelles (mm) — *Ombrothermic diagram for year 2002. Monthly mean temperatures of the air and the soil (°C) and monthly mean precipitations (mm).*

Tableau 1. Températures moyennes annuelles du sol mesurées à trois profondeurs (10, 20 et 30 cm) en 2002 dans les parcelles témoins (UET) et les chambres de culture à ciel ouvert (OTC) — *Annual mean temperatures of the soil measured at three depth levels (10, 20, and 30 cm) in unchambered experimental units (UET) and open top chambers (OTC) in 2002.*

Profondeur (cm)	Température du sol (°C)	
	UET	OTC
10	8,0	8,5
20	8,1	8,7
30	7,8	8,8

3.2. Les mesures racinaires

Les carottages de sol. Les protocoles pour les carottages de sol ont été définis afin de caractériser la rhizosphère au stade initial et final de notre étude en 1997 et en 2003. Leur comparaison figure au **tableau 2**. Les débris organiques ont été séparés de la fraction minérale de chaque échantillon de sol à l'aide d'un système de lavage "fait maison", basé sur la technique de Kirchhof et Pendar (1993). Après lavage, les racines ont été prélevées à la main, séchées sur papier et groupées en classes de diamètre :]0–1 mm],]1–2 mm],]2–5 mm] et > 5 mm ainsi que classiquement citées dans la littérature (Hendricks, Bianchi, 1995 ; Laitat *et al.*, 2000), en faisant autant que possible la distinction entre les racines vivantes et mortes, en utilisant la couleur et la flexibilité des tissus comme critère. La matière sèche (*Dry Matter*, DM) des racines a été pesée pour chaque classe de diamètres.

L'excavation racinaire. En 2002, une surface de 1 m² au sol a été délimitée sur notre site expérimental autour de trois épicéas non sujets aux observations minirhizotroniques. Le sol a été collecté par couches de 15 cm sur une profondeur de 45 cm, et lavé selon la méthode décrite ci-dessus. Les racines ont été triées. Les longueurs et masses sèches racinaires ont été mesurées. Toutes les racines de diamètre inférieur à 1 mm ont été scannées et leurs longueurs mesurées à l'aide de ROOT ANALYSER, logiciel également utilisé pour l'analyse des images prises dans les minirhizotrons et décrit ci-dessous.

Les minirhizotrons. Nous avons utilisé des minirhizotrons comme méthode d'analyse non destructive des racines. Le minirhizotron consiste en un tube en acrylique transparent enfoncé dans le sol. En 2000, nous avons installé 56 tubes (quatre par UE) selon un angle de ± 45° à l'aide d'un guide afin de respecter autant que possible l'angle d'inclinaison. Les tubes ont 5 mm d'épaisseur, 5 cm de diamètre

Tableau 2. Comparaison des protocoles des campagnes de mesures destructives par carottages du sol en 1997 et en 2003 dans les unités expérimentales (UE) : les parcelles témoins (UET) et les chambres de culture à ciel ouvert (OTC) — *Protocol comparison of destructive measurement campaigns using soil coring in 1997 and 2003 in the experimental units (UE): unchambered experimental units (UET) and open top chambers (OTCs).*

	Échantillonnage par carottages du sol	
	1997	2003
Diamètre tarière	2 cm	8 cm
Hauteur des carottes	15 cm	15 cm
Profondeur de sol	0–60 cm	0–45 cm
Nombre total de UE	6 UE	9 UE
Nombre de UETs	2 UE	1 UE
Nombre d'OTCs à		
350 µmol·mol ⁻¹ CO ₂	2 UE	2 UE
470 µmol·mol ⁻¹ CO ₂		2 UE
580 µmol·mol ⁻¹ CO ₂		2 UE
700 µmol·mol ⁻¹ CO ₂	2 UE	2 UE
Nombre d'échantillons par UE	8 (4IF/4IS)	6 (3IF/3IS)

IF = sous parcelles fertilisées — *fertilised sub-plots* ; IS = sous parcelles simplement irriguées — *irrigated sub-plots*.

externe et 90 cm de longueur. Ils sont fermés aux extrémités avec des bouchons en silicone. Plus de 70 cm de tube ont été enfoncés dans le sol de façon à ce que les 45 premiers centimètres verticaux de sol soient explorés. Aucune racine n'a été observée au-delà de cette profondeur par sondage à la tarière. La partie du tube dépassant du sol est protégée de la lumière à l'aide d'un ruban adhésif noir et l'ouverture couverte d'un capuchon en PVC blanc contre la chaleur. Une grille a été gravée à 20,5 cm de l'extrémité supérieure du tube avec de l'encre indélébile noire, afin de délimiter des fenêtres d'observation qui ont été numérotées. Une fenêtre fait 1,5 cm de largeur et 1 cm de hauteur. Nous avons tracé 70 fenêtres par tube, alignées sur une droite parallèlement à l'axe du tube. Nous avons utilisé une caméra vidéo BTC-100 et le logiciel de capture d'images I-CAP (Bartz Technology Corporation, Santa Barbara, US). Lors des prises de vues, la caméra est introduite dans le tube. Chaque fenêtre est photographiée à travers la paroi du tube. Les images ont été prises environ tous les mois. Nous avons mis au point un logiciel appelé ROOT ANALYSER pour la mesure des longueurs et des diamètres ainsi que la numérotation univoque de chaque segment racinaire se développant à la surface des fenêtres. Cette numérotation a permis de répéter les observations dans le temps et d'estimer l'élongation des segments

racinaires. ROOT ANALYSER consiste, après calibration, à cliquer sur les extrémités des segments de racines pour la mesure des longueurs et des diamètres. De plus, les options telles que l'ordre de ramification et l'état racinaire ("morte" ou "vivante" selon la couleur) ont été choisies. Les données ont directement été enregistrées dans un fichier Excel.

3.3. Calculs basés sur les images racinaires

Nombre de répétitions. Nous avons installé quatre tubes par UE, deux par sous-parcelle IS et IF. Les traitements à 470 et 580 $\mu\text{mol}\cdot\text{mol}^{-1}$ CO_2 dans les OTCs ont été répétés deux fois, tout comme les témoins. Quatre répétitions des traitements à 350 et 700 $\mu\text{mol}\cdot\text{mol}^{-1}$ CO_2 dans les OTCs ont été opérées. Trois tubes ont montré une mauvaise interface tube/sol, impliquant une visibilité insuffisante des racines et une qualité d'image médiocre. Ces tubes n'ont pas été pris en considération dans les données présentées ici. Dans la mesure où nous avons considéré la période entre l'installation des tubes dans le sol et la première collecte d'images comme une variable clé afin de permettre un développement comparable des racines autour de chaque minirhizotron, ces trois tubes n'ont pas été remplacés. Nous avons finalement sept tubes dans les parcelles témoins et les OTCs à 470 et à 580 $\mu\text{mol}\cdot\text{mol}^{-1}$ CO_2 au lieu de huit. Ces détails sont résumés dans le **tableau 3**.

Nombre de racines. Les minirhizotrons sont composés de 70 fenêtres d'observation. Le nombre total de segments racinaires par tube est défini comme

Tableau 3. Nombre de minirhizotrons dans les unités expérimentales (UE) : les unités expérimentales témoins (UET) et les chambres de culture à ciel ouvert (OTC), les sous-parcelles simplement irriguées (IS), les sous-parcelles fertilisées (IF), utilisés dans le calcul des valeurs moyennes et des erreurs standards des différents paramètres étudiés — *Number of minirhizotrons in the experimental units (UE), the unchambered experimental units (UET), and the open top chambers (OTC), the irrigated sub-plots (IS), the fertilised sub-plots (IF), used in the calculation of mean and standard deviation of the different parameters studied.*

	Nombre de minirhizotrons
UET	7 (3 IL / 4 IF)
OTC à	
350 $\mu\text{mol}\cdot\text{mol}^{-1}$ CO_2	16 (8 IL / 8IF)
470 $\mu\text{mol}\cdot\text{mol}^{-1}$ CO_2	7 (3 IL / 4 IF)
580 $\mu\text{mol}\cdot\text{mol}^{-1}$ CO_2	7 (4 IL / 3 IF)
700 $\mu\text{mol}\cdot\text{mol}^{-1}$ CO_2	16 (8 IL / 8IF)

la somme des nombres de segments de racines présents dans chaque fenêtre. La production racinaire dans une fenêtre pour une période donnée est le nombre cumulé de racines produites pendant cette période. Les données présentées ici se réfèrent à toute la saison de végétation du début des observations en février à la fin de celle-ci en novembre 2002. Au total, 2.252 racines ont été observées.

Occurrence et intensité racinaires. Nous avons utilisé les définitions d'occurrence et d'intensité racinaires proposées par Tingey *et al.* (1997). L'occurrence racinaire est le pourcentage de fenêtres d'observation du tube qui contiennent des racines. L'intensité racinaire est le nombre de racines par fenêtre. Nous avons défini trois classes d'intensité contenant chacune un tiers des observations, soit approximativement 140 fenêtres pourvues de racines : les fenêtres avec 1 racine, de 2 à 4 racines et plus de 4 racines.

Distribution racinaire. Les angles entre l'axe longitudinal des tubes et l'horizontale (θ) ainsi que la longueur des tubes dépassant de la surface du sol ont été mesurés afin de permettre une estimation correcte de la distribution spatiale des racines selon la profondeur dans le sol. La profondeur moyenne (p) des racines dans un tube a été calculée en pondérant les profondeurs (p_i) de chaque fenêtre du tube contenant des racines par le nombre de racines contenues dans ces fenêtres (n_i), comme le donne la formule :

$$p = \left[\left(\frac{1}{n} \sum_{i=1}^n n_i \cdot p_i \right) + (l - l_{obs}) \right] \cdot \sin \theta_{obs} \quad \text{Formule 1}$$

où

p est la profondeur moyenne des racines dans le tube (en cm), n le nombre total de racines dans le tube, n_i le nombre de racines dans la fenêtre d'observation correspondant à la profondeur p_i ,

l la distance entre l'extrémité supérieure du tube et la première fenêtre (égale à 20,5 cm),

l_{obs} la longueur mesurée de la partie du tube dépassant du sol, et

θ_{obs} l'angle mesuré entre l'axe du tube et l'horizontale.

Trois classes de profondeur ont été définies contenant chacune un tiers des racines :]0–10 cm],]10–20 cm] et]20–45 cm].

Biomasse racinaire par unité de surface de sol. Les biomasses racinaires sont exprimées en tDM·ha⁻¹ et se réfèrent à une surface de sol horizontale. Les longueurs racinaires mesurées par ROOT ANALYSER

sont converties en biomasse par la longueur racinaire spécifique (SRL), fonction quadratique ajustée aux valeurs mesurées de SRL. La biomasse racinaire par minirhizotron est calculée par la formule :

$$B_i = \frac{\sum_{i=1}^n L_i \cdot SRL_i}{l \cdot \left(\frac{1}{n} \sum_{i=1}^n d_i\right) \cdot \cos \theta_{obs}} \cdot 10^4 \quad \text{Formule 2}$$

où

B_i est la biomasse racinaire totale du minirhizotron (t DM.ha⁻¹),

n le nombre total de racines par minirhizotron,

L_i la longueur de la racine i (mm),

SRL_i la longueur racinaire spécifique (mm.g⁻¹)

correspondant au diamètre d_i (mm) de la racine i ,

l la largeur des fenêtres (15 mm),

$\frac{1}{n} \sum_{i=1}^n d_i$ le diamètre moyen des racines dans le tube et,

θ_{obs} l'angle entre l'axe du tube et la surface du sol.

Ramification racinaire. Le premier segment de racine qui émerge à la surface d'une fenêtre est défini comme une racine de premier ordre. Cette racine peut se ramifier en racines d'ordre deux ou plus. Nous avons calculé le pourcentage de racines ramifiées par tube.

4. RÉSULTATS ET DISCUSSION

4.1. Biomasse racinaire

Nous avons estimé la biomasse des fines racines d'épicéa de [0–5 mm] de diamètre à 24 % de la biomasse racinaire totale, par la campagne destructive de l'été 2002. Cairns *et al.* (1997) ont estimé ce pourcentage de fines racines compris entre 10 et 30 % de la biomasse racinaire totale.

Dans la mesure où, pour les minirhizotrons, la biomasse n'est pas mesurée directement comme pour l'excavation ou les carottages de sol, mais estimée à l'aide d'un facteur de conversion, les résultats relatifs à la SRL et aux diamètres sont présentés en préambule des résultats relatifs à la biomasse.

La SRL des fines racines d'épicéa à Vielsalm est de 18,25, 0,94 et 0,20 m.g⁻¹ pour les classes de diamètres respectives [0–1 mm], [1–2 mm] et [2–5 mm]. Les valeurs de SRL trouvées pour les racines de la plus fine classe de diamètre sont cohérentes avec celles déterminées par George et Seith (1998) pour l'épicéa croissant sur des sols similaires : 17,48 m.g⁻¹. La distribution des valeurs de SRL selon les classes de

diamètres racinaires n'est pas linéaire. Appliquer une SRL identique à toute une classe de diamètre représentée par sa valeur médiane conduirait à sous-estimer la biomasse racinaire, surtout pour les racines de plus faibles diamètres. Dans la mesure où la SRL est une fonction quadratique du diamètre racinaire, une équation polynomiale du second degré a été ajustée à ces trois valeurs de SRL, comme présentée à la **figure 2** et utilisée pour estimer la biomasse individuelle de chaque racine :

$$SRL = 4.532 d^{-2} \quad \text{Formule 3}$$

où

SRL est la longueur racinaire spécifique (mm.g⁻¹),

4,532 un coefficient (mm³.g⁻¹) et,

d le diamètre (mm).

Les longueurs de chaque racine observée autour des minirhizotrons ont été converties en biomasse en application de la **formule 3**.

La majorité des racines récoltées par carottages de sol (plus de 50 %) appartient à la classe de diamètre la plus petite ([0–1 mm]) (**Tableau 4**). Cependant, malgré un tri précis et méticuleux, les plus petits segments racinaires ne peuvent être séparés des autres débris organiques issus du lavage des échantillons de sol. La **figure 3** présente la distribution de fréquence des diamètres de racines (%) pour 2.252 observations dans les minirhizotrons. Les mesures ont été faites avec ROOT ANALYSER. Les diamètres racinaires varient de 0,1 mm à 4 mm. Le diamètre moyen est de 0,35 mm, la fréquence maximale correspond à un

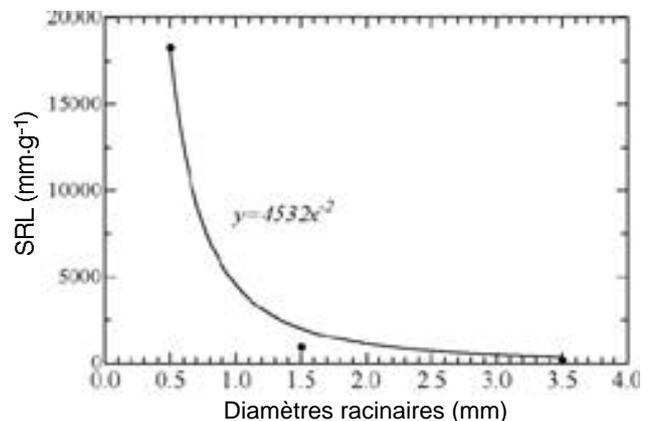


Figure 2. Longueurs racinaires spécifiques (SRL) pour les trois valeurs médianes des classes de diamètres [0–1 mm], [1–2 mm] et [2–5 mm] déterminées par excavation du système racinaire d'un épicéa en 2002, ainsi que la fonction polynomiale du second degré ajustée à ces trois points — *Specific root length (SRL) for the three median values of diameter classes [0-1 mm], [1-2 mm] and [2-5 mm] determined by excavating the root system of a Norway spruce in 2002, as well as second-degree polynomial function adjusted to those three points.*

Tableau 4. Biomasse racinaire ($tDM \cdot ha^{-1}$) estimée par les trois campagnes de mesures (les carottages du sol en 1997 et en 2003 et les minirhizotrons en 2002) et groupée en 3 classes de diamètres ($[0-1 \text{ mm}]$, $[1-2 \text{ mm}]$, $[2-5 \text{ mm}]$) pour les carottages de 2003 et les minirhizotrons, ou uniquement une classe de diamètres ($[0-5 \text{ mm}]$) pour les carottages de 1997, dans les parcelles témoins (UET) et les chambres de culture à ciel ouvert (OTC). Les valeurs sont les moyennes \pm les erreurs standards calculées avec 16 répétitions par niveau de concentration en CO_2 pour les carottages en 1997, avec 12 répétitions par niveau de concentration en CO_2 pour les carottages en 2003, avec 7 répétitions pour les UETs, les OTCs à 470 et à 580 $\mu mol \cdot mol^{-1}$ et avec 16 répétitions pour les OTCs à 350 et 700 $\mu mol \cdot mol^{-1}$ CO_2 pour les minirhizotrons — *Root biomass ($tDM \cdot ha^{-1}$) assessed through the three measurement campaigns (soil coring in 1997 and 2003 and minirhizotrons in 2002) and classified in three diameter classes ($[0-1 \text{ mm}]$, $[1-2 \text{ mm}]$, $[2-5 \text{ mm}]$) for the 2003 soil cores and the minirhizotrons, and only one diameter class ($[0-5 \text{ mm}]$) for the 1997 soil cores, in the unchambered experimental units (UET) and open top chambers (OTC). These are mean values \pm standard deviation calculated with 16 repetitions by level of CO_2 concentration for the 1997 cores, with 12 repetitions by level of CO_2 concentration for the 2003 cores, with 7 repetitions for the UETs, the 470 and the 580 $\mu mol \cdot mol^{-1}$ OTC, and with 16 repetitions for the 350 and 700 $\mu mol \cdot mol^{-1}$ CO_2 OTC for the minirhizotrons.*

Classes de diamètres racinaires	Campagnes de mesures						
	Carottages du sol (1997)	Minirhizotrons (2002)			Carottages du sol (2003)		
	$[0-5 \text{ mm}]$	$[0-1 \text{ mm}]$	$[1-2 \text{ mm}]$	$[2-5 \text{ mm}]$	$[0-1 \text{ mm}]$	$[1-2 \text{ mm}]$	$[2-5 \text{ mm}]$
UET	$7,6 \pm 0,7$	$6,3 \pm 1,8$	$2,9 \pm 1,3$	$1,0 \pm 0,6$	$5,6 \pm 0,6$	$1,5 \pm 0,2$	$2,0 \pm 0,4$
OTC à							
350 $\mu mol \cdot mol^{-1}$ CO_2	$8,2 \pm 1,4$	$6,2 \pm 1,4$	$0,9 \pm 0,3$	$1,1 \pm 0,8$	$6,5 \pm 0,7$	$2,0 \pm 0,2$	$3,0 \pm 0,5$
470 $\mu mol \cdot mol^{-1}$ CO_2		$4,9 \pm 1,7$	$2,0 \pm 1,3$	$0,0 \pm 0,0$	$6,4 \pm 1,2$	$2,0 \pm 0,5$	$2,6 \pm 0,2$
580 $\mu mol \cdot mol^{-1}$ CO_2		$9,3 \pm 2,6$	$0,1 \pm 0,1$	$0,0 \pm 0,0$	$4,8 \pm 1,0$	$1,4 \pm 0,2$	$3,8 \pm 0,8$
700 $\mu mol \cdot mol^{-1}$ CO_2	$9,9 \pm 1,2$	$10,8 \pm 2,4$	$1,1 \pm 0,5$	$0,0 \pm 0,0$	$7,6 \pm 1,0$	$2,0 \pm 0,2$	$3,6 \pm 0,4$

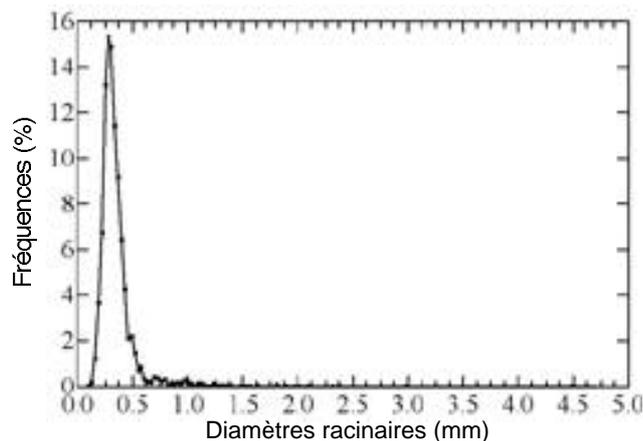


Figure 3. Distribution de fréquences relatives des diamètres de 2.252 racines observées et réparties dans les 56 minirhizotrons dans les parcelles témoins (UET) et les chambres de culture à ciel ouvert (OTC) — *Relative frequency distribution of the diameters of 2,252 roots observed and distributed in the 56 minirhizotrons in the unchambered experimental units (UET) and the open top chambers (OTC).*

diamètre de 0,28 mm, 92 % des racines ont un diamètre $< 0,5$ mm et 98 % des racines ont un diamètre < 1 mm. Il est évident qu'aucun segment racinaire d'aussi faible section ne puisse être prélevé après le nettoyage et le tri des carottes de sol. Par conséquent, la classe de diamètres $[0-1 \text{ mm}]$ contient majoritairement, pour les carottages du sol, des racines de diamètre $> 0,5$ mm.

Deux conclusions peuvent être tirées à ce stade :

- Les populations de racines observées autour des minirhizotrons et dans les carottes de sol sont différentes. Les extrémités racinaires qui apparaissent à la surface des fenêtres d'observation dans les minirhizotrons étaient blanches, alors que les racines prélevées dans les carottes étaient brunes, correspondant à des racines pourvues de tissus secondaires. Les racines observées dans les minirhizotrons sont des racines appartenant à un ordre hiérarchique plus élevé dans la ramification.
- Les racines observées dans les minirhizotrons et collectées dans les carottes de sol présentent des distributions de fréquences des diamètres différentes. Les deux méthodes sont complémentaires : d'une part, la probabilité d'observer des racines de gros diamètres à travers les minirhizotrons est faible, et, d'autre part, il est très difficile de récolter des racines de très petits diamètres avec les carottages de sol. Ceci nous amène à formuler l'hypothèse selon laquelle les deux échantillons de racines observées diffèrent par leur ordre de ramification : plus l'ordre est élevé, plus le diamètre racinaire est faible.

Le **tableau 4** compare les estimations de biomasse racinaire au début de l'expérimentation en 1997 par carottages du sol (pour une seule classe de diamètres < 5 mm), en 2002 avec les minirhizotrons et à la fin en 2003 par carottages du sol (pour trois classes de diamètres : $[0-1 \text{ mm}]$, $[1-2 \text{ mm}]$ et $[2-5 \text{ mm}]$). À la

concentration ambiante en CO₂ (dans les UETs et les OTCs à 350 µmol·mol⁻¹ CO₂), la biomasse moyenne totale est de 9,7 t DM·ha⁻¹ pour les trois campagnes de mesures et la distribution de la biomasse dans les trois classes de diamètres est approximativement la même : 6,0, 2,2 et 1,5 t DM·ha⁻¹ en moyenne pour les classes de diamètres respectives. La majorité des racines (62 %) observées avec les deux méthodes d'échantillonnage (minirhizotrons et carottages) sous la concentration ambiante en CO₂ est inférieure à 1 mm de diamètre. Pour les minirhizotrons, la concentration élevée en CO₂ (OTCs à 700 µmol·mol⁻¹ CO₂) augmente de 75 % la biomasse des racines < 1 mm de diamètre en comparaison à la concentration ambiante, sans affecter les autres classes de diamètres. Aucune différence entre la biomasse racinaire sous concentration ambiante et sous concentrations élevées en CO₂ n'a été observée, à la fois pour les carottages de 1997 et ceux de 2003. De plus, les carottages n'ont montré aucun changement dans la répartition de la biomasse des racines dans les trois classes de diamètres. Le niveau de fertilisation n'a pas affecté la biomasse racinaire.

4.2. Distribution racinaire

Le **tableau 5** présente la distribution racinaire sur le profil de sol. Il est reconnu que le système racinaire de l'épicéa est traçant, c'est-à-dire qu'il se développe horizontalement dans les horizons supérieurs du sol. Les deux campagnes de carottages menées en 1997 et en 2003, ainsi que la campagne minirhizotronique de

2002 ont exploré le sol jusqu'à une profondeur de 45 cm au-delà de laquelle nous n'avons jamais observé de racines. Presque 50 % de la biomasse racinaire fine observée avec les carottages sont localisés dans les dix premiers cm. Les carottages n'ont révélé aucune différence entre les niveaux de concentration en CO₂.

La **figure 4** présente la distribution de fréquences des profondeurs de chacune des 2.252 racines observées

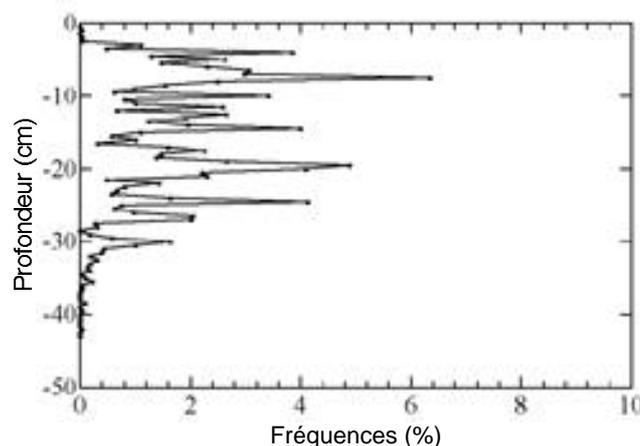


Figure 4. Distribution de fréquences des profondeurs de 2.252 racines observées et réparties dans les 56 minirhizotrons dans les parcelles témoins (UET) et les chambres de culture à ciel ouvert (OTC) — *Distribution of the depth frequency of 2,252 roots observed and distributed in the 56 minirhizotrons in the unchambered experimental units (UET) and the open top chambers (OTC).*

Tableau 5. Distribution de la biomasse racinaire (t DM·ha⁻¹) selon trois classes de profondeur dans le sol ([0–10 cm], [10–20 cm], [20–45 cm]) contenant chacune le tiers des observations. Estimations par les trois campagnes de mesures (les carottages du sol en 1997 et en 2003 et les minirhizotrons en 2002), dans les parcelles témoins (UET) et les chambres de culture à ciel ouvert (OTC). Les valeurs sont les moyennes ± les erreurs standards calculées avec 16 répétitions par niveau de concentration en CO₂ pour les carottages en 1997, avec 12 répétitions par niveau de concentration en CO₂ pour les carottages en 2003, avec 7 répétitions pour les UET, les OTC à 470 et à 580 µmol·mol⁻¹ et avec 16 répétitions pour les OTC à 350 et 700 µmol·mol⁻¹ CO₂ pour les minirhizotrons — *Distribution of the root biomass (t DM·ha⁻¹) according to three depth ranges in the soil ([0–10 cm], [10–20 cm], [20–45 cm]) with one third of the observations each. Estimations through the three measurement campaigns (coring in 1997 and 2003 and minirhizotrons in 2002), in the unchambered experimental units (UET) and open top chambers (OTC). These are mean values ± standard deviation calculated with 16 repetitions by level of CO₂ concentration for the 1997 cores, with 12 repetitions by level of CO₂ concentration for the 2003 cores, with 7 repetitions for the UET, the 470 and the 580 µmol·mol⁻¹ OTCs, and with 16 repetitions for the 350 and 700 µmol·mol⁻¹ CO₂ OTC for the minirhizotrons.*

Classes de profondeur dans le sol	Campagnes de mesures								
	Carottages du sol (1997)			Minirhizotrons (2002)			Carottages du sol (2003)		
	[0–10 cm]	[10–20 cm]	[20–45 cm]	[0–10cm]	[10–20 cm]	[20–45 cm]	[0–10 cm]	[10–20 cm]	[20–45 cm]
UET	3,2 ± 0,3	2,3 ± 0,2	2,1 ± 0,4	0,3 ± 0,2	5,9 ± 2,6	5,9 ± 3,0	4,3 ± 0,5	2,7 ± 0,3	2,2 ± 0,3
OTC à									
350 µmol·mol ⁻¹ CO ₂	2,9 ± 0,4	2,4 ± 0,5	2,9 ± 0,9	1,5 ± 0,5	4,3 ± 2,3	3,5 ± 1,0	5,5 ± 0,5	3,4 ± 0,2	2,7 ± 0,4
470 µmol·mol ⁻¹ CO ₂				2,1 ± 1,0	2,1 ± 1,0	2,8 ± 1,7	6,2 ± 1,0	3,5 ± 0,6	1,4 ± 0,3
580 µmol·mol ⁻¹ CO ₂				2,9 ± 1,3	3,1 ± 1,4	2,1 ± 1,5	4,9 ± 1,3	3,2 ± 0,4	1,8 ± 0,7
700 µmol·mol ⁻¹ CO ₂	3,5 ± 0,5	2,5 ± 0,3	3,9 ± 0,7	5,3 ± 2,3	2,7 ± 0,8	4,4 ± 1,0	6,0 ± 0,7	4,0 ± 0,5	3,1 ± 0,5

autour des minirhizotrons. Cette distribution montre que 96 % des racines sont localisées dans les 30 premiers centimètres du sol. Autour des minirhizotrons, 25 % de la biomasse racinaire observée est localisée dans les dix premiers centimètres du sol et presque 40 % entre 20 et 45 cm de profondeur. Sous une concentration en CO₂ élevée (OTC à 700 µmol·mol⁻¹ CO₂) et dans les dix premiers centimètres du sol, la biomasse racinaire a été plus de trois fois supérieure à celle observée sous une concentration ambiante (UET et OTC à 350 µmol·mol⁻¹ CO₂). Ces différences n'ont pas été observées pour les autres classes de profondeur. Le niveau de fertilisation n'a pas eu d'effet sur la distribution racinaire.

4.3. Production racinaire

Ainsi que le montre le **figure 5**, quel que soit le niveau de concentration en CO₂, la production de racines a suivi l'évolution de la température du sol. La production de racines a commencé en mai quand la température du sol était de 10 °C et simultanément avec le débourrement des bourgeons de la partie aérienne. Elle a présenté un pic en juillet-août quand la température du sol était maximum, et enfin s'est terminée en octobre quand la température du sol tombait sous 10 °C.

Le nombre de racines par minirhizotron pour chaque niveau de concentration en CO₂ est donné au **tableau 6**. Sous une concentration élevée en CO₂ (OTC à 580 et à 700 µmol·mol⁻¹ CO₂), le nombre total

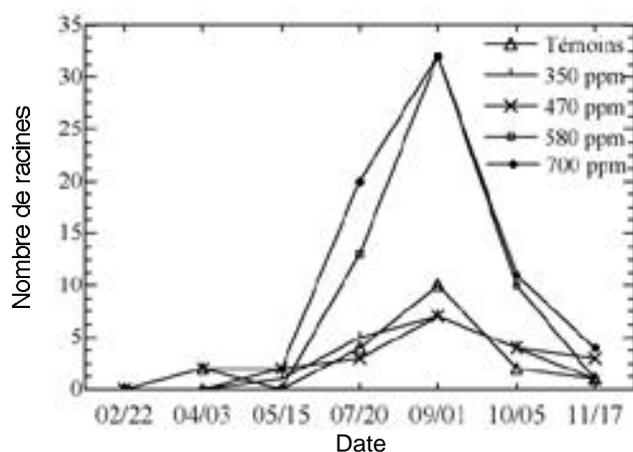


Figure 5. Production racinaire de février à novembre 2002 dans les 56 minirhizotrons des parcelles témoins (UET) et des chambres de culture à ciel ouvert (OTC). La production mensuelle de racines correspond au nombre cumulé de racines produites sur le mois — *Root production from February to November 2002 in the 56 minirhizotrons in the unchambered experimental units (UET) and open top chambers (OTC). The monthly production of roots corresponds to the cumulated number of roots produced during the month.*

Tableau 6. Nombre de racines par minirhizotron dans les parcelles témoins (UET) et les chambres de culture à ciel ouvert (OTC). Les valeurs sont les moyennes ± les erreurs standards calculées avec 7 répétitions pour les UET, les OTCs à 470 et à 580 µmol·mol⁻¹ et avec 16 répétitions pour les OTCs à 350 et 700 µmol·mol⁻¹ CO₂ — *Number of roots per minirhizotron in the unchambered experimental units (UET) and open top chambers (OTC). The following are mean values ± standard errors calculated with 7 repetitions for the UET, the 470 and the 580 µmol·mol⁻¹ OTC, and with 16 repetitions for the 350 and 700 µmol·mol⁻¹ CO₂ OTC.*

	Nombre de racines par minirhizotron
UET	10 ± 7
OTC à	
350 µmol·mol ⁻¹ CO ₂	26 ± 9
470 µmol·mol ⁻¹ CO ₂	13 ± 5
580 µmol·mol ⁻¹ CO ₂	56 ± 23
700 µmol·mol ⁻¹ CO ₂	65 ± 19

de racines produites à l'issue de la saison de végétation a été environ le double de celui observé à la concentration en CO₂ atmosphérique ambiante (OTC à 350 µmol·mol⁻¹ CO₂). La production racinaire n'a pas été affectée par le niveau de fertilisation.

4.4. Intensité racinaire

Le **figure 6** présente la distribution de fréquences des intensités racinaires dans les minirhizotrons, pour les fenêtres contenant des racines. Globalement, 10 % des fenêtres des tubes contiennent des racines. Plus de 35 % d'entre elles ne contiennent qu'une seule racine. L'intensité racinaire moyenne est de cinq racines par fenêtre, pourcentage observé pour seulement 5 % des fenêtres. L'intensité maximale est de 75 racines dans une fenêtre à 7 cm de profondeur et sous 700 µmol·mol⁻¹ CO₂.

La distribution des fenêtres selon les trois classes d'intensité racinaire est donnée au **tableau 7**. Sous la concentration ambiante en CO₂, plus de 60 % des fenêtres contiennent une seule racine, et seulement 16 % contiennent plus de quatre racines. Sous une concentration en CO₂ élevée (OTC à 580 et à 700 µmol·mol⁻¹ CO₂), près de 40 % des fenêtres présentent plus de quatre racines. L'augmentation de la concentration en CO₂ augmente l'intensité racinaire. Le **tableau 8** donne l'intensité racinaire selon la concentration en CO₂ et la classe de profondeur. Jusqu'à 470 µmol·mol⁻¹ CO₂, les valeurs d'intensité racinaire sont identiques et aucune différence entre les classes de profondeur n'est observée. Sous une concentration en CO₂ élevée (OTCs à 700 µmol·mol⁻¹ CO₂), l'intensité racinaire est quatre fois plus élevée qu'à concentration ambiante

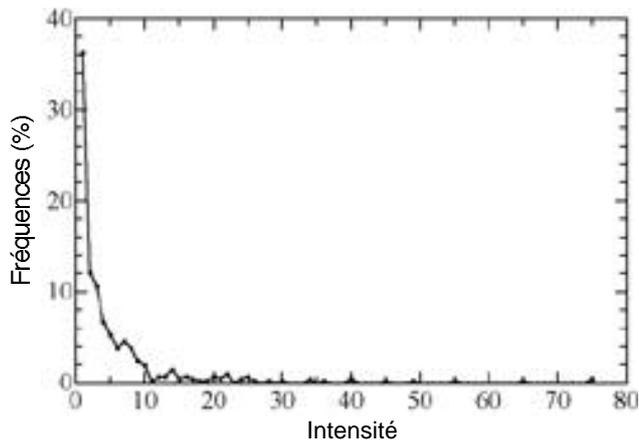


Figure 6. Distribution de fréquences des intensités racinaires (nombre de racines par fenêtre d'observation) observées dans les 2.800 fenêtres des 56 minirhizotrons, dans les parcelles témoins (UET) et les chambres de culture à ciel ouvert (OTC) — *Root intensity frequency distribution (number of roots per observation window) observed in the 2,800 windows of the 56 minirhizotrons, in the unchambered experimental units (UET) and open top chambers (OTC).*

Tableau 7. Distribution des fenêtres d'observation (en %) dans les minirhizotrons selon trois classes d'intensité (1 racine par fenêtre, 2 à 4 racines par fenêtre, plus de 4 racines par fenêtre) contenant chacune le tiers des observations, dans les parcelles témoins (UET) et les chambres de culture à ciel ouvert (OTC). Les valeurs sont les moyennes \pm les erreurs standards calculées avec 7 répétitions pour les UET, les OTC à 470 et à 580 $\mu\text{mol}\cdot\text{mol}^{-1}$ et avec 16 répétitions pour les OTC à 350 et 700 $\mu\text{mol}\cdot\text{mol}^{-1}$ CO_2 — *Distribution of the observation windows (in %) in the minirhizotrons in three intensity classes (1 root per window, 2 to 4 roots per window, over 4 roots per window) with one third of the observation each, in the unchambered experimental units (UET) and open top chambers (OTC). The following are mean values \pm standard errors calculated with 7 repetitions for the UET, the 470 and the 580 $\mu\text{mol}\cdot\text{mol}^{-1}$ OTC, and with 16 repetitions for the 350 and 700 $\mu\text{mol}\cdot\text{mol}^{-1}$ CO_2 OTC.*

	% de fenêtres contenant		
	1 racine	2-4 racines	> 4 racines
UET	75 \pm 11	12 \pm 5	13 \pm 8
OTC à			
350 $\mu\text{mol}\cdot\text{mol}^{-1}$ CO_2	51 \pm 8	30 \pm 5	20 \pm 5
470 $\mu\text{mol}\cdot\text{mol}^{-1}$ CO_2	38 \pm 12	33 \pm 9	15 \pm 7
580 $\mu\text{mol}\cdot\text{mol}^{-1}$ CO_2	36 \pm 13	20 \pm 8	44 \pm 14
700 $\mu\text{mol}\cdot\text{mol}^{-1}$ CO_2	35 \pm 8	24 \pm 4	35 \pm 7

entre la surface du sol et les 20 premiers centimètres. Au-delà de 20 cm, l'intensité racinaire est la même quel que soit le niveau de concentration en CO_2 . L'intensité racinaire n'est pas affectée par le niveau de fertilisation.

Tableau 8. Intensité racinaire (nombre de racines par fenêtre d'observation) dans les minirhizotrons selon trois classes de profondeur dans le sol ([0–10 cm], [10–20 cm], [20–45 cm]), dans les parcelles témoins (UET) et les chambres de culture à ciel ouvert (OTC). Les valeurs sont les moyennes \pm les erreurs standards calculées avec 7 répétitions pour les UET, les OTC à 470 et à 580 $\mu\text{mol}\cdot\text{mol}^{-1}$ et avec 16 répétitions pour les OTC à 350 et 700 $\mu\text{mol}\cdot\text{mol}^{-1}$ CO_2 — *Root intensity (number of roots per observation window) in the minirhizotrons according to three depth ranges in the soil ([0-10 cm], [10-20 cm], [20-45 cm]) in the unchambered experimental units (UET) and open top chambers (OTC). The following are mean values \pm standard errors calculated with 7 repetitions for the UET, the 470 and the 580 $\mu\text{mol}\cdot\text{mol}^{-1}$ OTC, and with 16 repetitions for the 350 and 700 $\mu\text{mol}\cdot\text{mol}^{-1}$ CO_2 OTC.*

	Intensité racinaire		
	[0–10 cm]	[10–20 cm]	[20–45 cm]
UET	1 \pm 0	4 \pm 1	2 \pm 0
OTC à			
350 $\mu\text{mol}\cdot\text{mol}^{-1}$ CO_2	5 \pm 1	3 \pm 0	4 \pm 1
470 $\mu\text{mol}\cdot\text{mol}^{-1}$ CO_2	3 \pm 1	5 \pm 1	3 \pm 0
580 $\mu\text{mol}\cdot\text{mol}^{-1}$ CO_2	2 \pm 4	7 \pm 3	4 \pm 1
700 $\mu\text{mol}\cdot\text{mol}^{-1}$ CO_2	8 \pm 2	9 \pm 2	5 \pm 1

4.5. Occurrence racinaire

L'occurrence racinaire selon la profondeur est présentée au **tableau 9**. Pour chaque niveau de concentration en CO_2 , les occurrences racinaires sont similaires pour les trois classes de profondeur et le sol est exploré de façon homogène par les racines. L'occurrence racinaire n'est pas affectée par la fertilisation.

4.6. Ramification racinaire

Sous une concentration en CO_2 élevée (OTC à 580 et à 700 $\mu\text{mol}\cdot\text{mol}^{-1}$ CO_2), le pourcentage de racines d'ordre deux est quatre fois plus élevé qu'à concentration ambiante (**Tableau 10**). Quel que soit le niveau de concentration en CO_2 , les fines racines sont en moyenne deux fois plus ramifiées à l'optimum de nutrition (IF) que sous irrigation simple (IS).

4.7. Turnover racinaire

Nous avons utilisé le changement de couleur pour estimer la mort des fines racines. Presque aucune racine produite dans l'année n'a disparu ou changé significativement de couleur. Nous en concluons en conséquence que très peu de racines sont mortes au cours de la saison de végétation jusqu'à la dernière collecte d'images en novembre. Cependant, seulement 5 % des racines produites en 2001 étaient encore

Tableau 9. Occurrence racinaire dans les minirhizotrons selon trois classes de profondeur dans le sol, dans les parcelles témoins (UET) et les chambres de culture à ciel ouvert (OTC). Les valeurs sont les moyennes \pm les erreurs standards calculées avec 7 répétitions pour les UET, les OTC à 470 et à 580 $\mu\text{mol}\cdot\text{mol}^{-1}$ et avec 16 répétitions pour les OTC à 350 et 700 $\mu\text{mol}\cdot\text{mol}^{-1}$ CO₂ — *Root occurrence in the minirhizotrons according to three depth ranges in the soil in the unchambered experimental units (UET) and open top chambers (OTC). The following are mean values \pm standard errors calculated with 7 repetitions for the UET, the 470 and the 580 $\mu\text{mol}\cdot\text{mol}^{-1}$ OTC, and with 16 repetitions for the 350 and 700 $\mu\text{mol}\cdot\text{mol}^{-1}$ CO₂ OTC.*

	Occurrence racinaire (%)		
	[0–10 cm]	[10–20 cm]	[20–45 cm]
UETs	0,7	8,0	10,4
OTCs à			
350 $\mu\text{mol}\cdot\text{mol}^{-1}$ CO ₂	7,1	6,7	13,0
470 $\mu\text{mol}\cdot\text{mol}^{-1}$ CO ₂	7,5	4,5	9,3
580 $\mu\text{mol}\cdot\text{mol}^{-1}$ CO ₂	13,6	7,0	7,1
700 $\mu\text{mol}\cdot\text{mol}^{-1}$ CO ₂	14,6	7,0	12,7

Tableau 10. Ramification des racines estimée par le pourcentage de racines d'ordre 2 parmi toutes les racines observées dans les minirhizotrons, dans les parcelles témoins (UET) et les chambres de culture à ciel ouvert (OTC) - les sous-parcelles simplement irriguées (IS), les sous-parcelles fertilisées (IF). Les valeurs sont les moyennes \pm les erreurs standards calculées avec 7 répétitions pour les UET, les OTC à 470 et à 580 $\mu\text{mol}\cdot\text{mol}^{-1}$ et avec 16 répétitions pour les OTC à 350 et 700 $\mu\text{mol}\cdot\text{mol}^{-1}$ CO₂ — *Root branching as estimated through the percentage of class 2 roots among all the roots observed in the minirhizotrons, in the unchambered experimental units (UET) and open top chambers (OTC) – the irrigated sub-plots (IS), the fertilised sub-plots (IF). The following are mean values \pm standard errors calculated with 7 repetitions for the UET, the 470 and the 580 $\mu\text{mol}\cdot\text{mol}^{-1}$ OTC, and with 16 repetitions for the 350 and 700 $\mu\text{mol}\cdot\text{mol}^{-1}$ CO₂ OTC.*

	% de racines d'ordre 2	
	IS	IF
UET	0 \pm 0	23 \pm 15
OTC à		
350 $\mu\text{mol}\cdot\text{mol}^{-1}$ CO ₂	12 \pm 9	17 \pm 9
470 $\mu\text{mol}\cdot\text{mol}^{-1}$ CO ₂	0 \pm 0	21 \pm 14
580 $\mu\text{mol}\cdot\text{mol}^{-1}$ CO ₂	48 \pm 24	88 \pm 3
700 $\mu\text{mol}\cdot\text{mol}^{-1}$ CO ₂	40 \pm 15	50 \pm 13

vivantes en 2002 (**Tableau 11**). Ces deux données permettent de conclure que les fines racines d'épicéa ont un cycle de production annuel. L'augmentation de la concentration en CO₂ et le niveau de fertilisation n'ont pas eu d'effet sur le turnover racinaire.

Tableau 11. Turnover racinaire estimé par le pourcentage de racines produites dans les minirhizotrons en 2001 et vivantes en 2002, dans les parcelles témoins (UET) et les chambres de culture à ciel ouvert (OTC) - les sous-parcelles simplement irriguées (IS), les sous-parcelles fertilisées (IF). Les valeurs sont les moyennes \pm les erreurs standards calculées avec 7 répétitions pour les UET, les OTC à 470 et à 580 $\mu\text{mol}\cdot\text{mol}^{-1}$ et avec 16 répétitions pour les OTC à 350 et 700 $\mu\text{mol}\cdot\text{mol}^{-1}$ CO₂ — *Root turnover as estimated on the basis of the percentage of roots produced in the minirhizotrons in 2001 and living in 2002, in the unchambered experimental units (UET) and open top chambers (OTC) – the irrigated sub-plots (IS), the fertilised sub-plots (IF). The following are mean values \pm standard errors calculated with 7 repetitions for the UET, the 470 and the 580 $\mu\text{mol}\cdot\text{mol}^{-1}$ OTC, and with 16 repetitions for the 350 and 700 $\mu\text{mol}\cdot\text{mol}^{-1}$ CO₂ OTC.*

	% de racines produites en 2001 et vivantes en 2002
UET	5,5 \pm 4,5
OTC à	
350 $\mu\text{mol}\cdot\text{mol}^{-1}$ CO ₂	5,8 \pm 5,4
470 $\mu\text{mol}\cdot\text{mol}^{-1}$ CO ₂	3,9 \pm 2,6
580 $\mu\text{mol}\cdot\text{mol}^{-1}$ CO ₂	3,6 \pm 3,3
700 $\mu\text{mol}\cdot\text{mol}^{-1}$ CO ₂	4,8 \pm 4,1

5. CONCLUSIONS

Cette étude démontre que les minirhizotrons et les carottages du sol ne permettent pas un échantillonnage identique de la population de racines en ce qui concerne leur couleur et leurs classes de diamètres. Les racines observées autour des minirhizotrons sont majoritairement blanches et de diamètre égal à 0,3 mm et 98 % de ces racines sont < 1 mm de diamètre. Les racines collectées avec les carottages du sol sont brunes et 40 % sont > 1 mm de diamètre. Les minirhizotrons et les carottages sont deux méthodes complémentaires d'analyse de la biomasse racinaire.

Les carottages sont mieux adaptés à la collecte des racines de diamètre > 1 mm et ne permettent pas de récolter les racines de très faibles diamètres. Les minirhizotrons sont la seule technique applicable aux racines de diamètre < 0,5 mm mais ne sont pas adaptés aux racines > 5 mm de diamètre. Une comparaison directe entre les données récoltées selon ces deux méthodes est donc difficile et chaque technique sous-estime la biomasse racinaire dans la mesure où toutes les catégories de racines ne peuvent être observées.

Les très fines racines (< 0,5 mm de diamètre) sont métaboliquement les plus actives. Ce sont ces racines qui présentent le plus haut potentiel de réponse à un changement d'allocation du carbone dans la plante et donc à une augmentation de la concentration en CO₂ dans l'atmosphère. Il est donc difficile avec les

carottages de sol de mettre en évidence les effets de la concentration en CO₂ sur la biomasse racinaire. Les résultats des deux campagnes de mesures destructives de 1997 et de 2003 le confirment : aucun effet de l'augmentation de la concentration en CO₂ n'a été détecté. En revanche notre analyse de plus de 30.000 images prises dans des minirhizotrons démontre que l'augmentation de la concentration en CO₂ :

1. augmente la production racinaire (+100 % du nombre de racines et +75 % en biomasse dans les OTCs à 700 μmol·mol⁻¹ CO₂ par rapport à la concentration ambiante),
2. induit une augmentation de la ramification des racines (× 4 dans les OTCs à 700 μmol·mol⁻¹ CO₂ par rapport à la concentration ambiante),
3. est sans effet sur le turnover.

Les racines d'épicéa présentent un cycle de production annuel qui n'a pas été affecté par la concentration en CO₂ ou le niveau de fertilisation. Il est corrélé en revanche à la température du sol. Les fines racines d'épicéa (< 5 mm de diamètre) représentent 24 % de la biomasse racinaire totale et sont localisées dans les 30 premiers centimètres du sol. Sous une concentration en CO₂ ambiante, la distribution racinaire dans un profil de sol est relativement homogène, mais la moitié des racines récoltées avec les carottages était localisée dans les dix premiers centimètres du sol. Plus de 40 % des racines observées autour des minirhizotrons étaient localisées entre 20 et 45 cm de profondeur. Nous formulons donc l'hypothèse selon laquelle on retrouve chez l'épicéa des racines de plus gros diamètres en surface et très fines en profondeur. Sous une concentration élevée en CO₂ les très fines racines sont trois fois plus concentrées dans les dix premiers cm du sol que sous une concentration en CO₂ ambiante.

La fertilisation n'a pas modifié la biomasse des racines ni leur distribution dans le sol, mais a doublé la ramification, quel que soit le niveau de concentration en CO₂. L'augmentation de la ramification sous un stress environnemental peut être considérée comme la stratégie la plus efficace pour la plante d'acquérir plus de ressources et de satisfaire les besoins de la partie aérienne.

Bibliographie

- Brown S. (2002). Measuring carbon in forests: current status and future challenges. *Environ. Pollut.* **116**, p. 363–372.
- Cairns MA., Brown S., Helmer EH., Baumgardner GA. (1997). Root biomass allocation in the world's upland forests. *Oecologia* **111**, p. 1–11.
- Caldwell MM. (1977). Root structure: the considerable cost of belowground function. In Solbrig OTE., Jain S., Johnson GB., Raven PH. (eds.). *Topics in Plant Population Biology*. New York: Columbia University Press, p. 408–427.
- Eissenstat DM., Van Rees KCJ. (1994). The growth and function of pine roots. *Ecol. Bull.* **43**, p. 76–91.
- Eissenstat DM., Yanai RD. (1997). The ecology of root lifespan. *Adv. Ecol. Res.* **27**, p. 1–60.
- Fitter AH., Self GK., Wolfenden J., Van Vuuren MMI., Brown TK., Willianson L., Graves JD., Robinson D. (1996). Root production and mortality under elevated atmospheric carbon dioxide. *Plant Soil* **187**, p. 299–306.
- Fogel R. (1985). Roots as primary producers in below-ground ecosystems. In Fitter AH., Read DJ., Atkinson D., Usher M. (Eds.). *Ecological interactions in soil: plants, microbes and animals*. Oxford, UK: Blackwell Scientific Publications, p. 23–36.
- George E., Seith B. (1998). Long-term effects of high nitrogen supply to soil on the growth and nutritional status of young Norway spruce trees. *Environ. Pollut.* **102**, p. 301–306.
- Hendricks CMA., Bianchi FJJA. (1995). Root density and root biomass in pure and mixed forest stands of Douglas-fir and Beech. *Neth. J. Agric. Sci.* **43**, p. 321–331.
- Hendrick RL., Pregitzer KS. (1992). The demography of fine roots in a northern hardwood forest. *Ecology* **73** (3), p. 1094–1104.
- Hendrick RL., Pregitzer KS. (1993). Patterns of fine root mortality in two sugar maple forests. *Nature* **361**, p. 59–61.
- Watson RT., Noble IR., Bolin B. *et al.* (2000). Summary for policymakers. Land use, land-use change, and forestry. In Watson RT., Noble IR., Bolin B., Ravindranath NH., Verardo DJ., Dokken DJ. (Eds.). *Land use, land-use change, and forestry. A special report of the Intergovernmental Panel on Climate Change*. Cambridge, USA: Cambridge University Press, p. 1–20.
- Jackson RB., Mooney HA., Schulze ED. (1997). A global budget for fine root biomass, surface area, and nutrient contents. *Proc. Nat. Acad. Sci. USA* **94**, p. 7362–7366.
- Kirchhof G., Pendar K. (1993). *Delta-TScan User Manual, software version 2.0.N*. Cambridge: Delta-T devices Ltd., 244 p.
- Kozłowski TT., Pallardy SG. (1997). *Physiology of woody plants*. 2nd edition. San Diego, USA: Academy Press, 411 p.
- Laita É., Boussard H. (1996). Comparative response on gas exchange of *Picea* spp. exposed to increased atmospheric CO₂ in open top chambers at two experimental sites. *J. Biogeogr.* **22**, p. 241–248.
- Laita É., Chermanne B., Portier B. (2000). Biomass, carbon and nitrogen allocation in open top chambers under ambient and elevated CO₂ and in a mixed forest

- stand. A tentative approach for scaling up from the experiments of Vielsalm. In Ceulemans R., Veroustraete F., Gond V., Van Rensbergen J. (Eds). *Forest ecosystem modelling, upscaling and remote sensing*. The Hague: SPB Academic Publishing, p. 33–60.
- Linder S., McDonald JS. (1993). Plant nutrition and the interpretation of growth response to elevated concentrations of atmospheric carbon dioxide. In Schulze ED., Mooney HA. (Eds). *Design and execution of experiments on CO₂-enrichment*. Ecosystems research report 6. EUR 15110. Luxembourg: Office for Official Publications of the European Communities, p. 73–82.
- Lopez B., Sabaté S., Gracia C. (1996). An inflatable minirhizotron system for stony soils. *Plant Soil* **179**, p. 255–260.
- Medlyn BE., Badeck FW., de Pury DGG. *et al.* (1999). Effects of elevated [CO₂] on photosynthesis in European forest species: a meta-analysis of model parameters. *Plant Cell Environ.* **22**, p. 1475–1495.
- Medlyn BE., Barton CVM., Broadmeadow M., *et al.* (2001). Stomatal conductance of forest species after long-term exposure to elevated CO₂ concentration: a synthesis. *New Phytologist* **149** (2), p. 247–264.
- Norby RJ. (1994). Issues and perspectives for investigating root responses to elevated atmospheric carbon dioxide. *Plant Soil* **165**, p. 9–20.
- Pritchard SG., Rogers HH. (2000). Spatial and temporal deployment of crop roots in CO₂-enriched environments. *New Phytologist* **147** (1), p. 55–71.
- Pritchard SG., Davis MA., Mitchell RJ., Prior SA., Boykin DL., Rogers HH., Runion GB. (2001a). Root dynamics in an artificially constructed regenerating longleaf pine ecosystem are affected by atmospheric CO₂ enrichment. *Environ. Exp. Bot.* **46** (1), p. 55–69.
- Pritchard SG., Rogers HH., Davis MA., Van Santen E., Prior SA., Schlesinger WH. (2001b). The influence of elevated atmospheric CO₂ on fine root dynamics in an intact temperate forest. *Global Change Biol.* **7**, p. 829–837.
- Raich JW., Nadelhoffer KJ. (1989). Belowground carbon allocation in forest ecosystems: global trends. *Ecology* **70** (5), p. 1346–1354.
- Rogers HH., Peterson CM., McCrimmon JN., Cure JD. (1992). Response of plant roots to elevated atmospheric carbon dioxide. *Plant Cell Environ.* **15**, p. 749–752.
- Rogers HH., Prior SA., Runion GB., Mitchell RJ. (1996). Root to shoot ratio of crops as influenced by CO₂. *Plant Soil* **187**, p. 229–248.
- Rouhier H., Billes G., El Kohen A., Mousseau M., Bottner P. (1994). Effect of elevated CO₂ on carbon and nitrogen distribution within a tree (*Castanea sativa*) – soil system. *Plant Soil* **162**, p. 281–292.
- Tingey DT., Phillips DL., Johnson MG., Storm MJ., Ball JT. (1997). Effects of elevated CO₂ and N fertilization on fine root dynamics and fungal growth in seedling *Pinus ponderosa*. *Environ. Exp. Bot.* **37**, p. 73–83.
- Tingey DT., Phillips DL., Johnson MG. (2000). Elevated CO₂ and conifer roots: effects on growth, life span and turnover. *New Phytologist* **147** (1), p. 87–103.
- Watson RT., Noble IR., Bolin B., Ravindranath NH., Verardo DJ., Donken DJ. (Eds.) (2000). *Land Use, Land-Use Change and Forestry. Special Report of the Intergovernmental Panel on Climate Change*. United Kingdom: Cambridge University Press, 375 p.

(32 réf.)