



HAL
open science

Etude du système racinaire de l'Eucalyptus en plantation tropicale : analyse architecturale, croissance et respiration

Armel Thongo M'Bou

► **To cite this version:**

Armel Thongo M'Bou. Etude du système racinaire de l'Eucalyptus en plantation tropicale : analyse architecturale, croissance et respiration. Biologie végétale. Université Henri Poincaré - Nancy 1, 2008. Français. NNT : 2008NAN10039 . tel-01748463

HAL Id: tel-01748463

<https://hal.univ-lorraine.fr/tel-01748463>

Submitted on 29 Mar 2018

HAL is a multi-disciplinary open access archive for the deposit and dissemination of scientific research documents, whether they are published or not. The documents may come from teaching and research institutions in France or abroad, or from public or private research centers.

L'archive ouverte pluridisciplinaire **HAL**, est destinée au dépôt et à la diffusion de documents scientifiques de niveau recherche, publiés ou non, émanant des établissements d'enseignement et de recherche français ou étrangers, des laboratoires publics ou privés.



AVERTISSEMENT

Ce document est le fruit d'un long travail approuvé par le jury de soutenance et mis à disposition de l'ensemble de la communauté universitaire élargie.

Il est soumis à la propriété intellectuelle de l'auteur. Ceci implique une obligation de citation et de référencement lors de l'utilisation de ce document.

D'autre part, toute contrefaçon, plagiat, reproduction illicite encourt une poursuite pénale.

Contact : ddoc-theses-contact@univ-lorraine.fr

LIENS

Code de la Propriété Intellectuelle. articles L 122. 4

Code de la Propriété Intellectuelle. articles L 335.2- L 335.10

http://www.cfcopies.com/V2/leg/leg_droi.php

<http://www.culture.gouv.fr/culture/infos-pratiques/droits/protection.htm>

THESE

Présentée pour obtenir les grades de
Docteur de l'Université Henri Poincaré, Nancy I
en Biologie végétale et forestière

et de Docteur de l'Université Marien Ngouabi, Brazzaville
en Biologie végétale

Etude du système racinaire de l'Eucalyptus en plantation
tropicale : analyse architecturale, croissance et respiration.

Par **Armel THONGO M'BOU**

Soutenue publiquement le 23 juin 2008

Directeurs de thèse

Fidèle MIALOUNDAMA, Professeur, Université Marien Ngouabi, Brazzaville

Daniel EPRON, Professeur, Université Henri Poincaré, Nancy I

Co encadrement scientifique :

Christophe JOURDAN, Chercheur au CIRAD, Montpellier

Membres du jury :

Thomas SILOU, Professeur, Université Marien Ngouabi, Brazzaville (Président du Jury)

Loïc PAGES, Directeur de Recherches, INRA, Centre d'Avignon (Rapporteur)

Joseph MABANZA, Maître de Recherches, CERAG-DGRST, Brazzaville (Rapporteur)

Jean Pierre BOUILLET, Docteur, Chercheur au CIRAD, Montpellier

Fidèle MIALOUNDAMA, Professeur, Université Marien Ngouabi, Brazzaville

Daniel EPRON, Professeur, Université Henri Poincaré, Nancy I

REMERCIEMENTS

Cette thèse en cotutelle est le fruit d'une collaboration entre les universités Henri Poincaré (Nancy) et Marien Ngouabi (Brazzaville). Il a aussi impliqué trois centres de recherches : l'UR2PI à Pointe-Noire, le CIRAD à Montpellier et l'INRA à Nancy.

Arrivé au terme de ma thèse, je tiens à remercier tous ceux qui m'ont aidé pendant toutes ces années.

Merci à Daniel Epron et Christophe Jourdan de m'avoir accepté en thèse et assuré mon encadrement de bout en bout, et ceci malgré votre temps de travail partagé entre des multiples engagements. Merci aussi pour l'accueil à Nancy et à Montpellier et pour les moments passés au sein de vos familles.

Merci aux membres du jury d'avoir accepté de juger ce travail.

Je remercie les directeurs de l'UR2PI anciens et actuel : Jean Pierre Bouillet, Jean Noël Marien, Aubin Saya et Yves Nouvellet. Vos avez contribué au montage de cette thèse, au suivi ou à la mise à disposition des moyens financiers nécessaires à sa réalisation.

Merci au personnel de l'UR2PI (permanent et contractuel), chacun à d'une certaine manière apporté sa contribution pour cette thèse. Une mention spéciale à :

- Mélanie Toto, pour le bon travail de bouturage et d'éducation des plants à la pépinière de Kissoko,
- Jean Claude Mazoumbou pour la mise en place et le suivi des essais à Kondi,
- François Walmar Nganga et Rodrigue Loubaki qui m'ont aidé à excaver les systèmes racinaires et prendre des mesures sous des conditions climatiques quelque fois difficiles. Vous êtes devenus avec le temps des spécialistes en architecture racinaire.

A l'INRA de Nancy, je tiens à remercier André Granier pour son accueil au sein de l'UMR 1137.

Pascal Courtois et Jean Marie Giora ont été impliqué dans le suivi des plants et les mesures de respiration racinaire. Merci à Jean Marie qui a réussi à faire pousser les eucalyptus venus droit de Pointe-Noire en hiver, et à Pascal pour de nombreuses heures de mesure passées sous la serre. Merci aussi aux autres membres de l'UMR pour avoir facilité mon intégration et pour les discussions scientifiques.

Au CIRAD à Montpellier, je remercie le personnel de l'UPR 80, en particulier Martine Bourcier toujours prête à aider pour faciliter une démarche administrative ou l'achat d'un matériel.

Phillippe Deleporte, pendant des années en mission au Congo a suivi ce travail avec un grand intérêt. Merci donc pour l'aide à la mise en place des essais et pour les discussions fructueuses.

Laurent Saint-André et Yann Nouvellon ont apporté leur contribution dans l'analyse statistique des données et dans la correction de certains chapitres de cette thèse. Merci pour la rigueur scientifique qui a contribué à améliorer la qualité de ce manuscrit. Je remercie les chercheurs de l'AMAP pour leur accueil, leur disponibilité et leur investissement dans la modélisation de l'architecture du système racinaire de l'eucalyptus. Je pense à Hervé Rey, Yves Caraglio et Jean François Barczi. Merci aussi à Claire Atger qui s'est souvent jointe à nous pendant les discussions.

Merci à la FAO qui a mis à la disposition des scientifiques des pays du sud un accès bibliographique à travers le réseau OARE. C'est grâce à cette facilité que j'ai pu accéder à des revues scientifiques à partir du Congo.

Une partie de cette thèse a été financée par l'IFS, en particulier les travaux de terrain à Pointe-Noire. Merci à tout le staff pour ce soutien.

Je remercie Blaise MATSONGUI, qui m'a souvent hébergé à Nancy. La bonne humeur à la maison après des journées de travail à un été une bonne source de motivation. A Montpellier, j'ai été reçu chez Hélène et Marc Lartaud ou chez les sœurs de Saint-François d'Assise. Merci pour l'accueil et tous les moments passés ensemble.

Ma famille a toujours été présente au cours de ces années de thèse. Je vous remercie tous.

Merci à ma mère qui bien que ne sachant pas précisément ce que je faisais entre le Congo et la France m'a assurée d'un soutien sans faille. Merci à Kevin et à sa famille pour l'accueil pendant mes séjours en France. Enfin je remercie la famille Mfoutou-Sambala qui une fois encore a été m'a apporté amour et joie. Qu'elle soit mille fois bénie.

Merci à tous mes amis avec lesquels j'ai eu des bonnes discussions scientifiques ou passé quelques moments en dehors du travail de thèse. Je pense à Rémi d'Annunzio, Guy Moukandi, Sylvain Ngoyi, Guy Kazotti, Patricia Vassy, Kimberley Castillo Morales, Fanny Bikindou, Christophe Fourmy, Evelyne Correggia, François Mankessi, Hugues Gomat, Constant Mouanda Dzok', Romuald Mabélé. Merci aux moniteurs, monitrices et enfants de l'ECODI-Plateau. Même hors de Pointe-Noire, j'ai une pensée pour vous

Enfin pour terminer, Merci à Agnès pour tout. Tes services sont innombrables, tu as toujours été présente aussi bien au labo qu'en dehors. Ton amour a été une précieuse source de motivation surtout à l'approche de la fin de cette thèse. Merci beaucoup, entouka !

RESUME

L'objectif de cette étude a été d'étudier le développement du système racinaire du clone d'*Eucalyptus* 1-41 au Congo. L'architecture du système racinaire a été abordée dans une chronoséquence. Elle a permis de définir une typologie composée de cinq catégories de racines assurant trois fonctions essentielles : l'exploration grâce aux racines latérales et pivotantes, l'exploitation du milieu assurée par un réseau de racines fines et la réexploitation du milieu, qui se fait par la mise en place tardive d'un système racinaire traçant. Tous ces types racinaires se mettent en place au cours du temps, grâce à une stratégie réitérative, qui permet au système racinaire de se déployer dans un volume important de sol. L'étude de la respiration racinaire a permis de paramétrer un modèle décomposant la respiration totale en des termes dépendants de la croissance, de l'entretien et de l'absorption minérale. Les paramètres de ce modèle ont ensuite été appliqués sur des données de biomasse et minéralomasse au champ afin d'estimer la respiration des racines fines à l'échelle du peuplement. Les résultats obtenus se rangent bien dans la gamme des mesures *in situ* au champ. L'étude de la production des racines fines a permis de mettre en évidence une forte variation des estimations en fonction des méthodes de prélèvement utilisées. Cependant l'estimation la plus réaliste donne un turnover racinaire de l'ordre de 4 an⁻¹, impliquant un important retour d'éléments minéraux et de carbone dans le sol. Les résultats de cette étude offrent de bonne perspective pour développer un modèle architectural utile pour l'établissement des bilans de carbone, d'eau et de nutriments des plantations d'*Eucalyptus* au Congo.

Mots clés : racine, architecture, respiration, production, eucalyptus

SUMMARY

The aim of this study was to study the development of the root system of the 1-41 clone of *Eucalyptus* in Congo. Root architecture was studied in an age serie stands. A root typology was proposed with five classes of roots and three main functions: soil exploration with both lateral and vertical roots, soil exploitation with a network of fine roots and re exploitation of the soil zone by late emitted roots. All of these root types appeared at all the studied stages because of reiterations that allow the root system to explore a large soil volume. The results of root respiration study were used to parameterize a root respiration model with root respiration partitioned between a growth component, a maintenance component and a nutrient absorption component. The model was then applied using field data of fine root biomass and nitrogen content of whole tree biomass to estimate fine root respiration of a *Eucalyptus* stand. The simulated value fits reasonably well with independent estimates of root respiration in this site. Estimations of fine root production and turnover were highly variable depending of the methods used. The more realistic one predicts a turnover of 4 year⁻¹, i.e. a high recycling of carbon and nutrient by belowground litter. Results of this study offer promising perspective for developing an architectural model of root development and its use to establish carbon, water and nutrient budget in Congolese *Eucalypt* plantation.

TABLE DE MATIERES

I.	INTRODUCTION.....	8
I.1.	Les plantations d'Eucalyptus dans le monde et au Congo	8
I.2.	Les études sur le système racinaire d'Eucalyptus	9
I.3.	La durabilité des plantations d'Eucalyptus au Congo.....	10
I.4.	Objectifs de l'étude	11
II.	PRESENTATION DE LA ZONE D'ETUDE.....	13
II.1.	Localisation	13
II.2.	Le Climat.....	14
II.3.	Les sols	16
II.4.	La végétation	17
II.5.	Etat hydrique du sol.....	18
III.	ANALYSE BIBLIOGRAPHIQUE.....	19
III.1.	Architecture et développement du système racinaire.....	19
III.1.1.	Définitions	19
III.1.2.	Architecture racinaire et ancrage.....	20
III.1.3.	Architecture racinaire et absorption hydro-minérale.....	20
III.1.4.	Typologie des éléments du système : Polymorphisme racinaire et notion d'hétérorhizie.....	21
III.1.5.	Définition des processus impliqués dans l'architecture racinaire	22
III.1.6.	Analyse de l'architecture du système racinaire	26
III.1.7.	Méthodes d'analyse architecturale	27
III.1.8.	Synthèse sur l'analyse architecturale: une approche expérimentale complémentaire.	31
III.2.	La respiration racinaire.....	31
III.2.1.	Introduction	31
III.2.2.	La respiration racinaire.....	32
III.2.3.	Composantes de la respiration racinaire.....	32
III.2.4.	Les coûts associés aux différents composants de la respiration	35
III.2.5.	Facteurs de contrôle de la respiration racinaire.....	36
III.2.6.	Différentes approches pour déterminer les composantes de la respiration racinaire	36

III.2.7.	Systèmes de mesure de la respiration.....	40
III.3.	Production et turnover de racines fines	41
III.3.1.	Contenu et importance des concepts	41
III.3.2.	La racine fine.....	42
III.3.3.	Contrôle et facteurs de variation de la production et du turnover racinaire	43
III.3.4.	Méthodes d'estimation de la production racinaire	43
III.3.5.	La méthode des carottes séquentielles.....	44
III.3.6.	Méthode d'estimation du turnover racinaire	47
III.3.7.	Synthèse : une diversité de méthodes de prélèvement et d'estimation de la production racinaire.....	48
IV.	ARCHITECTURE RACINAIRE.....	49
IV.1.	Introduction	49
IV.2.	Parcelles de la chronoséquence	49
IV.3.	Analyse architecturale	51
IV.3.1.	L' approche dynamique.....	52
IV.3.2.	Approche statique.....	54
IV.4.	Résultats	59
IV.4.1.	Typologie des éléments du système et unité architecturale	59
IV.4.2.	Caractérisation des paramètres racinaires	84
IV.4.3.	Caractérisation de la croissance racinaire	84
IV.4.4.	Caractérisation de la ramification racinaire.....	86
IV.4.5.	Caractérisation du délai de ramification.....	90
IV.4.6.	Caractérisation des paramètres géométriques	95
IV.4.7.	Discussion	100
IV.4.8.	Conclusion.....	108
V.	LA RESPIRATION RACINAIRE.....	109
V.1.	Introduction	109
V.2.	Matériel et Méthodes.....	109
V.2.1.	Préparation du matériel végétal.....	109
V.2.2.	Dispositif de mesure de la respiration	111
V.2.3.	Mesures complémentaires	114
V.2.4.	Paramétrage du modèle de respiration	115
V.2.5.	Estimation de la respiration racinaire à l'échelle du peuplement.....	117
V.2.6.	Analyse statistique.....	119

V.3.	Résultats	119
V.3.1.	Analyses chimiques	119
V.3.2.	Croissance	120
V.3.3.	Biomasse	122
V.3.4.	L'effet de la température sur la respiration racinaire	124
V.3.5.	Modélisation de la respiration	127
V.3.6.	Les composantes de la respiration.....	128
V.3.7.	Estimation de la respiration de racines fines au champ.....	130
V.4.	Discussion	134
V.5.	Conclusion.....	138
VI.	PRODUCTION ET TURNOVER DE RACINES FINES	139
VI.1.	Introduction	139
VI.2.	Matériel et méthodes	139
VI.2.1.	Estimation de la production racinaire.....	139
VI.2.2.	Estimation de la production de racines fines.....	142
VI.2.3.	Mesure de la pluviométrie.....	142
VI.2.4.	Le turnover racinaire et la durée de vie des racines	142
VI.2.5.	Analyse statistique.....	143
VI.3.	RESULTATS	143
VI.3.1.	Estimation de la masse et de la production racinaire à partir des carottes séquentielles	143
VI.3.2.	Production racinaire annuelle en fonction des méthodes de prélèvement.....	146
VI.3.3.	Comparaison des méthodes d'estimation de la production racinaire	147
VI.3.4.	Production racinaire mensuelle dans les carottes de recolonisation.....	150
VI.3.5.	Le turnover et la durée de vie de racines fines	153
VI.4.	Discussion	153
VI.5.	Conclusion.....	158
VII.	DISCUSSION ET CONCLUSION GENERALE.....	159
VIII.	BIBLIOGRAPHIE	162

I. INTRODUCTION

1.1. Les plantations d'Eucalyptus dans le monde et au Congo

La superficie forestière mondiale, estimée en 2005 à près de 4 milliards d'hectares représente 30% de la surface totale des continents (FAO, 2006). Les forêts contiennent environ 280 gigatonnes de carbone dans la biomasse. Cependant, leur superficie a subi des nombreuses évolutions au cours des dernières années principalement à cause de la déforestation conduisant à la transformation des forêts en terre agricole. Par exemple, pour la période de 2000-2005, la perte de surface forestière est estimée à 7,3 millions d'hectares par an (FAO, 2006). Les plantations forestières, qui ne représentent que 4% de la superficie forestière totale (FAO, 2006), permettent une restauration forestière nécessaire à la réduction des pertes nettes de la superficie forestière. Ces plantations en plein essor sont essentiellement établies pour la production des fibres et dans une moindre mesure, pour d'autres usages tels que la production des poteaux, du bois de sciage ou la lutte anti-érosive (Bouvet, 1999).

Parmi les espèces les plus utilisées en reboisement, le genre *Eucalyptus* a pris une ampleur majeure depuis la fin des années soixante, grâce à une prise de conscience de son intérêt économique par les grands groupes industriels (Bouvet, 1999). Ainsi les plantations d'*Eucalyptus* représentent environ 20% des superficies reboisées en zone tropicale et subtropicale (Pandey, 1997).

Originaire d'Australie et des îles de la Sonde, l'*Eucalyptus* qui comprend environ 700 espèces a été le genre le plus disséminé au cours des deux derniers siècles. Il a été introduit dans des latitudes et des conditions pédoclimatiques très diverses (Bouvet, 1999). En république du Congo, une soixantaine d'espèces d'origines géographiques et taxonomiques diverses a été testé dans les essais de comparaison au cours des années 1950. Ces introductions avaient pour but de mettre en valeur les savanes côtières de la région de Pointe-Noire. Cependant très peu de ces espèces ont supporté les conditions écologiques locales, parmi lesquelles *Eucalyptus urophylla*, *Eucalyptus pelita*, et *Eucalyptus alba*. Ce fait résulte de l'effet conjugué de plusieurs facteurs pédoclimatiques et écologiques affectant la croissance des espèces introduites : saison pluvieuse très variable, fortes pluies, pauvreté chimique du sol, forte chute de feuilles en saison sèche (Deleporte *et al.*, 2002, Bouvet, 1999). Néanmoins, la découverte dans les essais d'introduction de deux hybrides naturels aux performances largement supérieures à celles des espèces parentales a ouvert la voie à la mise en place des plantations clonales industrielles dès la fin des années 1970 (Bouvet, 1999). Ces deux hybrides sont

l'Eucalyptus PF1 (parents mal identifiés) et l'Eucalyptus 12ABL Saligna (*Tereticornis x grandis*).

Les recherches sur la multiplication végétative ont permis de mettre au point des techniques de bouturage industriel qui ont été à la base des gains génétiques importants et une augmentation considérable de la production (Saya *et al.*, 2008). C'est ainsi qu'un hybride artificiel (*Urophylla x grandis*) a donné des clones qui peuvent atteindre dans les meilleures conditions de croissance une production de 20 m³ ha⁻¹ an⁻¹.

La technique de bouturage a évolué au cours des cinq dernières années. Le bouturage dit 'hors-sol' dont les boutures sont prélevées sur les rameaux des jeunes plants en pépinière est en train de remplacer une ancienne technique (dite classique) qui consiste à prélever les boutures sur les réitérations des plants coupés dans les parcs multiplicatifs (Saya *et al.*, 2008). Le gain en temps, en main d'œuvre et peut être aussi en production de cette nouvelle technique donne de bonnes perspectives pour l'extension des superficies des plantations d'Eucalyptus au Congo.

1.2. Les études sur le système racinaire d'Eucalyptus

Le système racinaire de l'Eucalyptus a déjà fait l'objet de nombreuses études menées principalement dans les pays producteurs (Portugal, Brésil, Congo, Australie, Madagascar, ...). Plusieurs d'entre elles ont portées sur la dynamique de croissance racinaire en relation avec l'effet des facteurs environnementaux. L'effet de la fertilisation et de l'irrigation sur la croissance racinaire a été testé (Fabião *et al.*, 1994; Katterer *et al.*, 1995; Madeira *et al.*, 2002). Elle révèle une augmentation de la croissance dans les traitements irrigués et fertilisés par rapport aux traitements non irrigués. Ce résultat met en avant le rôle déterminant de la pluviométrie ou de l'humidité du sol dans la croissance du système racinaire de l'Eucalyptus. Il a été confirmé par l'étude de la variation saisonnière que la croissance racinaire est fortement corrélée avec l'humidité du sol notamment en régions tropicales (Thongo M'bou *et al.*, 2008). Cette croissance est aussi plus forte de nuit que de jour (Halter *et al.*, 1996). Dans les régions tempérées, la température qui varie beaucoup au cours de l'année semble être le facteur déterminant de la dynamique racinaire (Misra, 1998). La croissance du système racinaire en relation avec les conditions pédologiques a permis de mettre en évidence des modifications de l'architecture du système racinaire dans les sols de structures différentes (Szota *et al.*, 2007).

Plusieurs autres études sur le système racinaire de l'Eucalyptus ont permis une description statique de la distribution racinaire et une quantification de la biomasse à différentes profondeurs du sol (Bouillet *et al.*, 2002; Harmand *et al.*, 2003 ; Laclau *et al.*, 2000; Mello *et al.*, 2007; Moroni *et al.*, 2003; O'Grady *et al.*, 2006; Saint-André *et al.*, 2005; Stape *et al.*, 2004; Teixeira *et al.*, 2002). A cet effet, divers traitements ont été utilisés incluant la fertilisation (Teixera *et al.*, 2002) et l'exploitation des arbres (Mello *et al.*, 2007; Teixeira *et al.*, 2002). Toutes ces études mettent en évidence une diminution de la densité racinaire et de la biomasse racinaire avec la profondeur du sol. En outre, certaines d'entre elles ont abouti à l'établissement des relations allométriques permettant une estimation de la biomasse racinaire à partir de certains paramètres aériens (Saint-André *et al.*, 2005).

La minéralomasse de racine d'Eucalyptus a aussi fait l'objet de quelques études (Teixera *et al.*, 2002; Laclau *et al.*, 2000). Mais les concentrations d'éléments minéraux majeurs semblent varier en fonction des écosystèmes et du type de sol. Le mat racinaire de l'Eucalyptus poussant dans les litières aériennes a aussi été étudié (Laclau *et al.*, 2004). Il joue un rôle important dans le prélèvement d'éléments minéraux issus de la décomposition surtout dans les sols chimiquement pauvres. Enfin, la physiologie des racines de l'Eucalyptus a été abordée à travers des études de la respiration mesurée directement ou indirectement sur des placeaux intacts et les placeaux d'exclusion racinaire (Epron *et al.*, 2006 ; Marsden *et al.*, 2008 a,b). Elles ont permis de mettre en évidence l'effet de certains facteurs tels que l'humidité du sol et le diamètre racinaire sur la respiration racinaire.

1.3. La durabilité des plantations d'Eucalyptus au Congo.

En dépit de la mise au point des clones de plus en plus performants, la productivité des plantations clonales d'Eucalyptus au Congo demeure faible en comparaison à celle obtenue dans d'autres pays tels que le Brésil (Gonçalves et Benedetti, 2003). Comme déjà évoqué, cette faible productivité résulte de l'effet combiné des facteurs climatiques, pédologiques et édaphiques. Dans ces conditions, une utilisation efficiente de l'eau et des éléments minéraux apparaît comme un facteur déterminant de la productivité des plantes.

De nombreuses études portant sur la durabilité des plantations clonales d'Eucalyptus au Congo ont été menées par l'UR2PI (Unité de Recherche sur la Productivité des Plantations Industrielles). Elles ont porté principalement sur les cycles biogéochimiques. En effet, un bilan entrée-sortie d'éléments minéraux majeurs a montré un déficit en azote ($-24 \text{ Kg ha}^{-1} \text{ an}^{-1}$) en fin de rotation (Laclau *et al.*, 2005). Au cours des rotations suivantes, un apport d'azote

sous forme d'engrais et une bonne gestion des rémanents d'exploitation (Nzila *et al.*, 2002) sont nécessaires pour compenser ces pertes.

Dans la même optique, un travail de thèse (d'Annunzio, 2008) a permis de suivre le devenir de l'azote dans les litières marquées au ^{15}N et l'azote apporté sous forme d'engrais. Cette étude a montré par exemple que le prélèvement de l'azote se faisait essentiellement à partir de l'engrais au cours de la première année de croissance, avant que d'autres sources ne soient mobilisées. De plus ce prélèvement se fait essentiellement dans les horizons superficiels du sol une fois que le système racinaire est complètement installé (d'Annunzio, 2008). La capacité du système racinaire à extraire les ressources édaphiques (eau, éléments minéraux) est fortement liée à leur disposition spatiale (Tardieu *et al.*, 1992) et donc de son architecture surtout dans des conditions de ressources faibles et de compétition comme c'est le cas dans les plantations d'Eucalyptus au Congo particulièrement.

Au delà de leur intérêt économique immédiat en termes de production de bois de trituration ou de bois d'énergie, les plantations d'Eucalyptus représentent également un puits de carbone potentiel qui reste néanmoins à démontrer et à quantifier. La durée de vie des matériaux exportés étant limitée (papier, bois énergie), c'est le compartiment sol qui a fait l'objet du plus grand nombre d'investigations ces dernières années (Epron *et al.*, 2004, 2006; Marsden *et al.*, 2008 a; Nouvellon *et al.*, 2008). La contribution de la respiration du système racinaire à la respiration du sol, et le taux de renouvellement (turnover) des racines fines sont des questions importantes.

Cependant, l'ensemble des travaux sur le système racinaire de l'Eucalyptus au Congo, restent très partiels, essentiellement descriptifs, et ne rendent pas compte des lois de sa construction et de son fonctionnement (Bouillet *et al.*, 2002; Laclau *et al.*, 2001, 2004; Saint-André *et al.*, 2005 ; Thongo M'bou *et al.*, 2008). Il apparaît donc nécessaire de suivre une démarche structurée qui permette d'analyser et de comprendre le développement de l'architecture du système racinaire au cours du temps ainsi que de son fonctionnement.

1.4. Objectifs de l'étude

Le principal objectif de ce travail de thèse est l'étude du développement du système racinaire de l'Eucalyptus. A cet effet, notre approche intègre aussi bien les aspects liés à sa structure et sa croissance (mise en place de l'architecture) qu'à son fonctionnement (production, turnover, respiration). La démarche adoptée pour atteindre cet objectif intègre tous les stades de développement du système racinaire depuis le stade juvénile (pépinière) jusqu'au stade adulte,

et la volonté à terme de coupler la description architecturale du système racinaire à son fonctionnement. Cela nous a conduit :

- à définir une typologie racinaire de l'Eucalyptus, ainsi que la caractérisation de paramètres de croissance associés à chaque type racinaire;
- à compléter les estimations de respiration du système racinaire actuellement disponible pour les grosses racines (Marsden *et al.*, 2008 a,b) par des mesures ciblées sur les racines fines de jeunes plants en pépinière et à paramétrer un modèle permettant de décomposer cette respiration en des termes dépendants de la croissance, la maintenance et l'absorption d'ions. Les paramètres du modèle seront ensuite appliqués sur des données au champ afin d'estimer la respiration racinaire à l'échelle du peuplement;
- à estimer la production annuelle et le turnover des racines fines. Une démarche impliquant plusieurs méthodes d'estimation sera utilisée, et permettra de discuter sur la méthode la mieux adaptée au regard des connaissances déjà acquises sur la dynamique de croissance des racines de l'Eucalyptus.

Cette étude devrait apporter des éléments de réponse aux principales questions de recherche suivantes :

- La capacité des Eucalyptus à exploiter les ressources édaphiques limitantes sur sols pauvres au Congo est-elle reliée à une architecture racinaire particulière ?
- Quelle est la contribution de la production et de la respiration racinaire dans le bilan de carbone des plantations d'Eucalyptus ?

Après une présentation de notre zone d'étude (Chapitre II), nous présenterons un état de l'art sur la croissance développement du système racinaire (Chapitre III). Chaque aspect impliqué dans ces processus (architecture, production et respiration) sera ensuite abordé séparément selon une procédure classique de 'chapitre-article' comprenant introduction, matériel méthodes, résultats, discussion et conclusion (Chapitre IV, V et VI). Les principaux résultats de l'étude seront ensuite repris dans une discussion générale qui ouvrira la voie aux perspectives de l'étude (Chapitre VII).

II. PRESENTATION DE LA ZONE D'ETUDE

II.1. Localisation

Ce travail de thèse a été réalisé dans les plantations clonales d'Eucalyptus de la région côtière de Pointe-Noire (Région du Kouilou, sud de la République du Congo). Ces plantations d'une superficie de 43000 ha (Figure II-1) ont été mises en place sur des savanes. Elles sont gérées sur des courtes rotations avec un âge d'exploitation à 6 ou 7 ans. Notre étude a été menée sur deux sites expérimentaux. Le premier est la station de Kissoko (11°59'21"E 4°45'51"S) situé à environ 20 km au nord-est de Pointe-Noire qui abrite la pépinière industrielle de EFC (Eucalyptus Fibre Congo). C'est dans cette pépinière que nous avons mené l'analyse architecturale du système racinaire au stade juvénile (0-3 mois). Le second est la station de Kondi, situé à environ 40 km au nord de Pointe-Noire à une altitude d'environ 100 m (Laclau, 2001). C'est dans cette station que sont localisées les parcelles de la chronoséquence utilisées pour l'analyse architecturale du système racinaire et pour l'estimation de la production de racines fines. Deux des parcelles de cette chronoséquence font d'ailleurs l'objet d'études intensives du cycle biogéochimique des éléments minéraux majeurs (Laclau *et al.*, 2003).

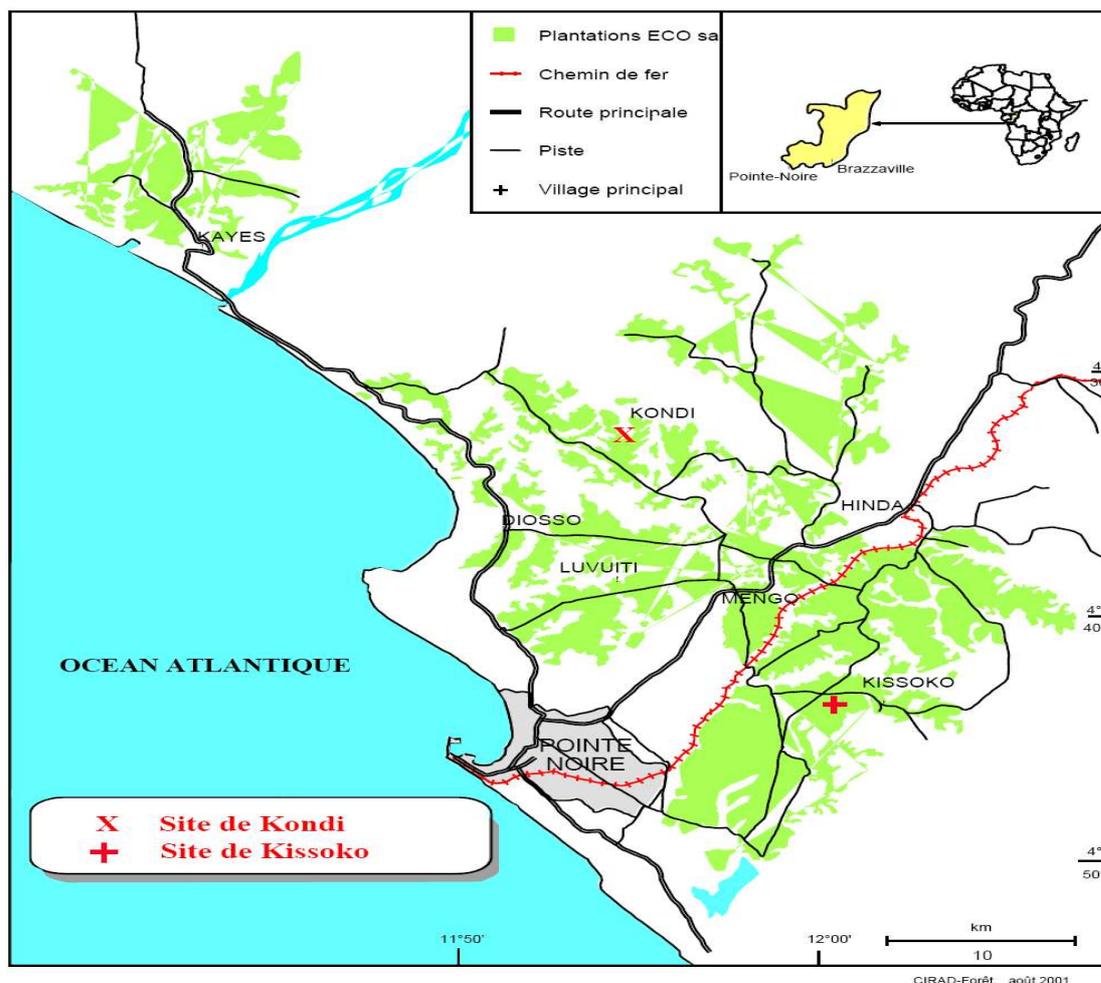


Figure II-1 Plantations d’Eucalyptus de la région de Pointe-Noire. Les signes + et X représentent les positions de nos sites d’études dans le massif d’Eucalyptus.

II.2. Le Climat

Le sud du Congo présente un climat de type équatorial de transition (Jamet et Rieffel, 1976), caractérisé en général par l’alternance de deux saisons climatiques : une saison de pluies (Octobre-mai) et une saison sèche (juin-septembre). La première saison est souvent marquée par un ralentissement (janvier-février) puis une recrudescence (mars-avril) des pluies (Figure II-2). Mais d’importantes variations de la durée de ces saisons ont été observées au cours des dernières années. Ainsi l’année 2001 par exemple a été marquée par une saison sèche qui s’est prolongée jusqu’au mois de novembre (Epron *et al.*, 2006).

Des pluviomètres installés sur le site de Kondi ont permis des mesures en continu de la pluviométrie au cours de la période de 1998 à 2006. La pluviométrie moyenne sur ce site expérimental est de 1400 mm au cours de ces neuf années. Mais, des variations annuelles de pluviométrie moyenne annuelle ont aussi été notées. A une année bien arrosée, peut succéder

une année peu arrosée (Figure II-3). Par exemple, les années 2001, 2002 et 2004 sont marquées par les plus faibles pluviométries (<1200 mm de pluies) alors que l'année 1998 est celle qui a atteint le maximum de pluviométrie au cours de ces neuf années (1700 mm de pluie). La température moyenne annuelle de la région d'étude est de 25°C et l'humidité de l'air de 80%. Pour ces deux paramètres, les variations intra- et inter-annuelles sont très faibles (Laclau, 2001).

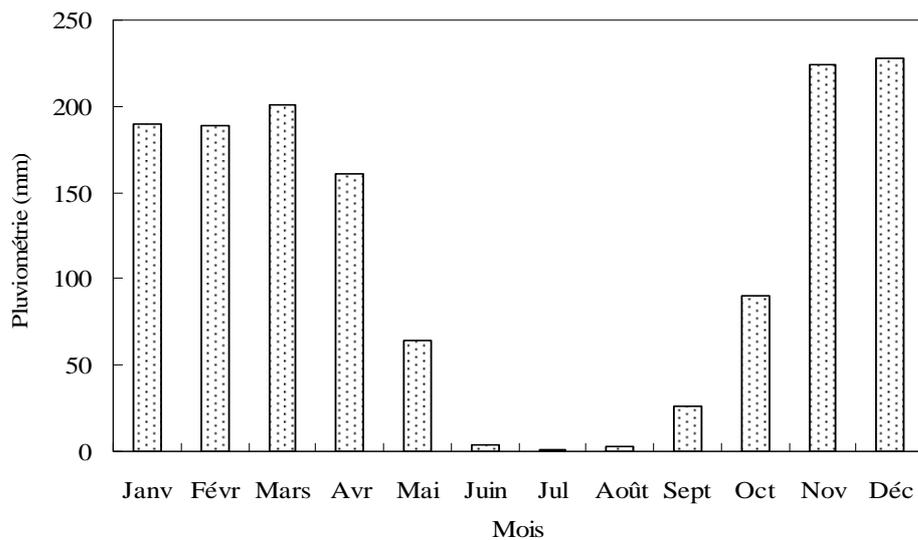


Figure II-2 Pluviométrie moyenne mensuelle au cours des neuf dernières années (1998-2006) sur le site de Kondi.

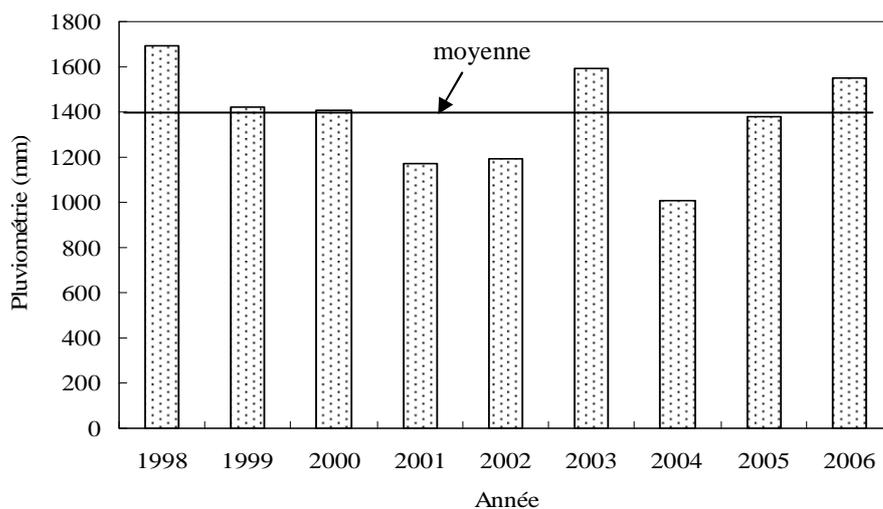


Figure II-3 Variation annuelle de la pluviométrie moyenne au cours des neuf dernières années (1998-2006) sur le site de Kondi.

II.3. Les sols

D'après le système de classification des sols mis au point par la FAO (FAO, 1998), le sol de la région de Pointe-Noire est de type 'Arénosol ferralic'. Les sols reboisés en Eucalyptus de Pointe-Noire se sont développés sur des dépôts sableux continentaux du plio-pleistocène (Laclau *et al.*, 2003). Des analyses de sol ont été réalisées sur le site de Kondi dans une plantation d'Eucalyptus âgée de 6 ans (Tableau II-1; Laclau *et al.*, 2004). La teneur en matière organique est d'environ 1% dans l'horizon 0-5 cm, puis elle diminue avec la profondeur du sol (0.7% à 0.14% de 5 à 120 cm de profondeur). La teneur en sable des sols de la région de Pointe-Noire peut atteindre 90% en surface. En général, ces sables sont fins pour deux tiers et grossiers pour un tiers dans le massif d'Eucalyptus, mais sur le site de Kondi, la proportion des sables fins est de 65% en moyenne (d'Annunzio *et al.*, 2008). La teneur en sable tend à diminuer avec la profondeur du sol. La teneur en argile est d'environ 7% en surface, mais elle augmente avec la profondeur du sol. Enfin la teneur en limon est très faible, et tend à augmenter dans les horizons profonds (d'Annunzio *et al.*, 2008, Laclau *et al.*, 2004). Des racines fines (de diamètre < 2 mm) remontent en surface et forment au contact des débris végétaux en décomposition un mat racinaire au dessus du sol caractéristique de l'horizon Of+Oh (Laclau *et al.*, 2004). Les profils de sol n'ont mis en évidence aucune barrière à la prospection du système racinaire.

Tableau II-1 Principales caractéristiques des sols sous plantations d'Eucalyptus à 6 ans (source : Laclau *et al.*, 2004)

Profondeur (cm)	Granulométrie (%)				N total (%)	C/N	Cations échangeables (cmolc/Kg)						pH eau	CEC
	Argile	Limon	Sable	Mat org			K	Ca	Mg	Mn	Na	Al		
A ₁₁ 0-5	7,7	2,1	87,7	1,14	0,47	14,0	0,03	0,11	0,08	0,01	0,04	0,24	4,8	0,53
A ₁₂ 5-50	6,5	2,1	89,5	0,66	0,31	12,3	0,02	0,08	0,03	0,01	0,01	0,17	4,7	0,29
B ₁ 50-80	9,8	2,2	86,7	0,36	0,18	11,7	0,01	0,08	0,03	0,01	0,00	0,14	4,9	0,31
B ₂₁ 80-200	10,2	2,4	86,2	0,19	0,10	11,0	0,01	0,09	0,02	0,01	0,01	0,11	5,2	0,28
B ₂₂ 200-600	11,3	2,7	85,1	0,14	0,11	8,1	0,01	0,08	0,03	0,01	0,01	0,13	5,0	0,32

CEC : Capacité d'échange cationique

II.4. La végétation

Les plantations d'Eucalyptus sont mises en place sur des savanes. Les différents traitements chimiques (principalement au glyphosate) réalisés régulièrement dans les plantations ont conduit à l'élimination du sous-étage. Cependant certains herbacées sont toujours visibles dans les parcelles d'Eucalyptus mal entretenues.

Des inventaires des espèces présentes dans la savane originelle ont été réalisés (Yoka, 1997; Laclau *et al.*, 2002). Les quatre espèces herbacées les plus fréquentes de ces savanes sont *Loudetia arundinacea* (Hochst) Stend, *Eriosema ericii* R.E. Fries, Schewed, *Bulbostylis laniceps* C.B.C.I et *Andropogon gabonensis* Stopf.

Loudetia est l'espèce dominante, avec une biomasse qui atteint 80% de la biomasse herbacée totale en fin de saison pluvieuse (Laclau *et al.*, 2002). *Eriosema ericii* est une légumineuse qui peut réaliser un apport dans le cycle de l'azote dans ces savanes. Sa biomasse maximale est de 20 g m⁻², valeur atteinte en fin de saison pluvieuse.

Sur le site de Kondi, *Anona senegalensis* reste la seule espèce arbustive présente dans les savanes, mais à une densité très faible (< 10 individus ha⁻¹, Laclau, 2001). Sur d'autres sites, cet arbuste peut atteindre 300 tiges ha⁻¹ (d'Annunzio, 2008).

Des feux souvent intentionnels provoqués par les populations locales brûlent les savanes et une partie des plantations d'Eucalyptus de la région chaque année pendant la saison sèche (juin-septembre).

La présente étude a porté sur le clone 1-41 de l'hybride naturel Eucalyptus PF1 (Platiphylla 1^{ère} génération). Cet hybride a été découvert fortuitement dans les plantations mises en place avec des espèces exotiques. Son adaptation aux conditions climatiques de la région et sa production, bien supérieure à celle des espèces introduites a été à la base de la mise en place des plantations clonales industrielles au Congo à partir de 1978 (Bouvet, 1999). Le clone 1-41 est issu d'un croisement entre *Eucalyptus alba* (arbre mère) et un groupe d'Eucalyptus mal identifié comprenant *Eucalyptus grandis*, *Eucalyptus robusta* et *Eucalyptus botryoïdes* (Bouvet, 1995).

Avec une superficie d'environ 7000 ha (soit 16% de la superficie totale du massif), ce clone reste l'un des plus planté dans le massif d'Eucalyptus au Congo. Bien que supplanté ses dernières années par des clones de plus en plus performants (issus de l'hybride Eucalyptus *Urophylla x grandis*), ce clone est toujours utilisé comme témoin et a fait l'objet de nombreux travaux de recherche menés à l'UR2PI.

II.5. Etat hydrique du sol

Des mesures d'humidité volumique du sol ont été effectuées dans une des parcelles de notre étude (R0013B, 4 ans), grâce aux sondes TDR (Time Domain Reflectometry) installées au voisinage des arbres à différentes profondeurs du sol (15, 50, 100, 200, et 300 cm, avec trois répétitions pour chacune). Les mesures ont été prises une fois par semaine grâce à un analyseur de type Trase (Soil Moisture, Santa Barbara, CA, USA) depuis la mise en place de cette plantation en avril 2001 jusqu'en janvier 2007. L'humidité du sol à différentes profondeurs du sol est présentée par la Figure II-4. Elle suit une évolution saisonnière similaire à celle de la pluviométrie. La saison pluvieuse est marquée par une augmentation de l'humidité (10-18%) qui chute considérablement en saison sèche (3-10%). Il apparaît en général, une augmentation de l'humidité avec la profondeur du sol quelle que soit la période de l'année considérée.

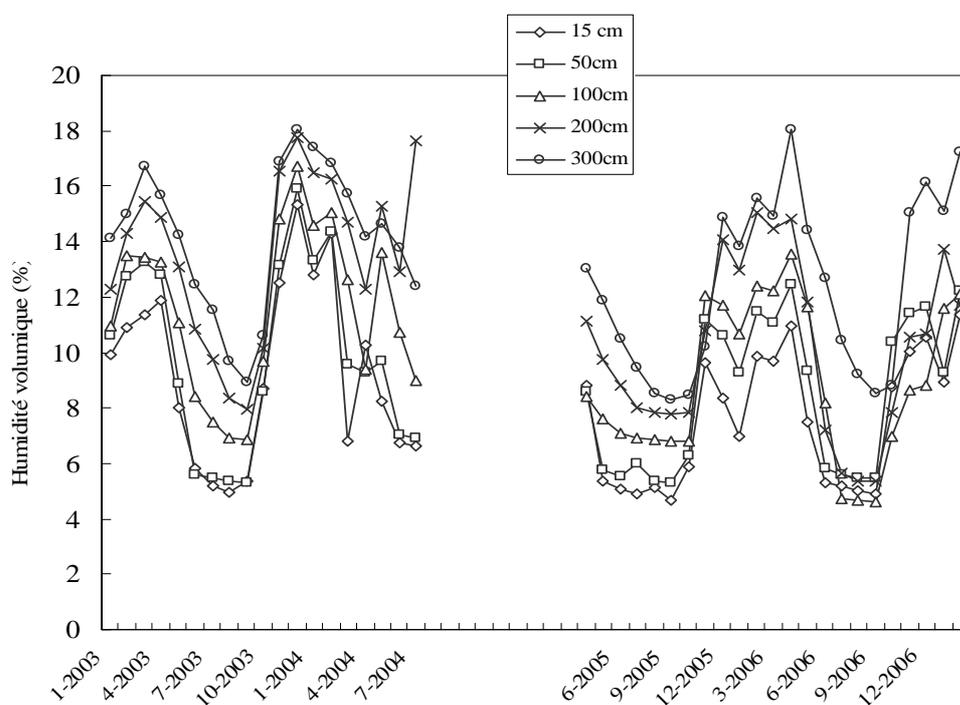


Figure II-4 Variation mensuelle de l'humidité volumique du sol au cours de la période de janvier 2003 à février 2007. Chaque point correspond à la moyenne de toutes les valeurs hebdomadaires du mois. Aucune donnée n'est disponible pour la période d'août 2004 à mars 2005 à suite à une panne de l'analyseur.

III. ANALYSE BIBLIOGRAPHIQUE

III.1. Architecture et développement du système racinaire

III.1.1. Définitions

Pour bien comprendre le développement d'un organe (ou d'une partie le constituant), il est nécessaire de définir clairement l'ensemble des processus qui le caractérise.

Le développement d'un système racinaire est son évolution au cours du temps. Au cours de la phénologie de tout système on observe une alternance ou une synchronisation des périodes au cours desquelles les dimensions des parties existantes s'accroissent et des périodes caractérisées par l'apparition d'organes nouveaux et la disparition d'organes anciens (Le Roux, 1994). Deux concepts couramment utilisés rendent compte du développement d'un système racinaire : la croissance et la différenciation. Bien que la séparation entre ces processus soit sujette à controverses, nous retiendrons les définitions suivantes. La croissance d'un système racinaire (ou d'une de ses parties) est l'ensemble des modifications quantitatives ayant lieu au cours de son développement. Elle se rapporte donc à des changements de taille et de masse (Hopkins, 1999) et conditionne l'architecture racinaire. A l'opposé, la différenciation renvoie aux modifications qualitatives qui se traduisent par l'acquisition des propriétés nouvelles. Elle détermine certains processus racinaire tels que la respiration et la production.

L'architecture est la manière dont est construit tout édifice (Le Roux, 1994). Elle résulte de l'effet combiné des facteurs internes et externes et évolue au cours du temps chez tous les systèmes végétatifs (Barthélémy et Caraglio, 2007). L'architecture d'un système racinaire est sa structure tridimensionnelle (3D). Elle englobe l'agencement topologique de ses différents composants et leurs caractéristiques géométriques (Danjon et Reubens, 2008; Gregory, 2006; Reubens *et al.*, 2007). La topologie racinaire définit la nature des éléments constitutifs du système et la manière dont ils sont agencés les uns par rapport aux autres (Godin *et al.*, 1999; Gregory, 2006). Comme paramètre définissant la nature du réseau, la topologie est importante pour l'étude des transferts de matière entre les différentes parties de la plante (Thaler, 1996 ; Godin *et al.*, 1999). La géométrie intègre la forme, les dimensions, l'orientation et la répartition spatiale des composants du système racinaire (Godin *et al.*, 1999; Gregory, 2006 ; Reubens *et al.*, 2007). Ces notions permettent de caractériser la colonisation de l'espace par le système racinaire (extension latérale, profondeur...). Les paramètres géométriques sont en outre pertinents pour caractériser le rôle de capteur d'eau du système racinaire, ainsi que l'ancrage et les échanges entre la plante et son environnement (Danjon et Reubens, 2008).

L'architecture racinaire est un aspect fondamental de la productivité des plantes (Lynch, 1995). Elle est directement liée aux principales fonctions du système racinaire (Le Roux, 1994) dont l'ancrage et le prélèvement des nutriments.

III.1.2. Architecture racinaire et ancrage

Jusqu'à une époque récente, l'étude de l'ancrage des arbres n'a connu qu'une attention moindre en raison des difficultés méthodologiques (Stokes *et al.*, 1995).

En France, la chute des arbres occasionnés par les fortes tempêtes survenues en décembre 1999 (Bergonzini, 2000; Dupuy, 2003) a permis de lancer plusieurs travaux visant à mieux comprendre les principes qui régissent l'enracinement des arbres.

Ainsi, plusieurs facteurs impliqués dans la résistance des arbres au déracinement ont été mis en évidence incluant notamment les caractéristiques du système aérien (Cucchi *et al.*, 2004), la structure et les conditions du sol (Ray et Nicoll., 1998). Par ailleurs, d'autres études ont montré l'impact de l'architecture et du développement du système racinaire comme déterminant de l'ancrage des arbres (Coutts, 1983 ; Stokes *et al.*, 2000 cités par Dupuy, 2003; Tamassi *et al.*, 2005). Ces études menées sur des espèces et des conditions environnementales différentes ont permis de mettre en lumière le rôle de certains types racinaires comme le pivot dans l'ancrage. Le diamètre basal des racines et leur nombre de ramifications apparaissent comme des facteurs déterminants de la résistance des système racinaire exposés aux vents (Coutts, 1983; Dupuy *et al.*, 2005, Genet *et al.*, 2005).

Dans le cas de la lutte contre l'érosion, il apparaît en général que les racines fines sont plus importantes que les grosses racines. C'est pourquoi un réseau dense de racines fines dans un système peut permettre une importante fixation au sol des arbres (Gyssels *et al.*, 2005).

III.1.3. Architecture racinaire et absorption hydro-minérale

Les critères les plus importants pour caractériser l'absorption de l'eau par les racines sont la profondeur d'enracinement et la longueur des racines (Tardieu, 1987). Dans un sol, la disponibilité en eau dépend d'une part de la distance à parcourir jusqu'à la racine la plus proche en chaque point du sol, et d'autre part de la conductivité hydraulique du sol sur ce trajet. Le rôle de capteur hydro-minéral, dévolu aux racines fines (Danjon et Reubens, 2008) est de ce fait fortement dépendant de la répartition spatiale des racines. La profondeur d'enracinement conditionne la survie des plantes en période de stress hydrique. C'est le rôle souvent attribué aux grosses racines qui puisent l'eau dans les horizons profonds et assurent leur transport vers les horizons superficiels (Danjon et Reubens, 2008).

Plus généralement, les racines épuisent rapidement leur environnement immédiat, conditionnant ainsi l'absorption minérale à la colonisation de nouvelles zones de sol.

Il est reconnu que l'absorption des éléments minéraux est conditionnée par leur contact avec la surface de la racine selon trois processus : l'interception racinaire, le flux de masse et la diffusion (Jungk, 2002 cités par Wang *et al.*, 2006). L'interception est la croissance racinaire jusqu'au lieu où se trouvent les nutriments. Le flux de masse est le transport des nutriments avec la solution du sol lors de ses mouvements vers la racine généré par le flux transpiratoire et la diffusion. Leur déplacement dans la solution du sol résulte du gradient de concentration généré par leur absorption.

Certains ions, notamment le potassium et le phosphore, sont peu mobiles dans le sol (Bosc et Maertens, 1981 ; Sattelmacher *et al.*, 1993). Leur absorption va donc dépendre de la vitesse de croissance des racines comme le montrent Bosc et Maertens, (1981) sur la tomate. Ces auteurs mettent en évidence un arrêt de l'absorption du K dès que les racines cessent de croître.

III.1.4. Typologie des éléments du système : Polymorphisme racinaire et notion d'hétérorhizie

La structure du système racinaire résulte de la mise en place d'axes morphologiquement et physiologiquement différents. Très souvent une évolution morphologique s'observe à partir du pivot sur lequel s'insèrent les racines latérales (Barthélémy *et al.*, 1989). Mais, contrairement au système aérien, les éléments constitutifs du système racinaire ne sont pas nettement différenciés rendant ainsi difficile la définition des stades de différenciation racinaire. Pourtant ces critères de différenciation sont un préalable pour la modélisation du système racinaire des arbres (Jourdan et Rey, 1997). Une distinction des racines est souvent faite sur la base des critères morphologique, anatomique, et géométrique (Pagès, 1988). Au delà de la forte unité structurale de base chez les racines, on peut distinguer deux types extrêmes de racines chez les plantes ligneuses (Jenik et Sen, 1964 cités par Atger, 1992).

- Les macrorhizes qui ont un fort diamètre à leur apparition, s'allongent rapidement, sont lignifiées et pérennes. Ils reprennent leur direction après le contournement d'un obstacle,
- Les brachyrhizes qui ont un diamètre faible à leur apparition, ont une croissance initiale lente, cessent rapidement de s'allonger, ne se lignifient pas et ont une durée de vie limitée.

Le terme d'hétérorhizie défini par Tschirch (1905, cité par Atger, 1992) rend compte de la présence de ces deux types anatomiques d'axes dans les systèmes racinaires. Cette définition n'exclut cependant pas la possibilité de l'existence d'un type racinaire présentant les caractéristiques intermédiaires aux deux précédents. D'après Atger (1992), l'hétérorhizie est à

l'origine de la diversité racinaire, d'où l'existence de plusieurs sous-classes établies à partir des deux types anatomiques précédemment décrits (Kahn, 1980).

III.1.5. Définition des processus impliqués dans l'architecture racinaire

III.1.5.1. La croissance primaire

Encore appelée "croissance axiale", elle se déroule dans les zones méristématiques et péri-méristématiques, c'est-à-dire à l'apex de la racine. L'analyse structurale du méristème révèle l'existence de trois zones : un méristème distal qui donne naissance à la coiffe, un méristème central qui donne naissance au corps de la racine et une zone centrale à activité mitotique réduite : le centre quiescent. Ce sont principalement les méristèmes périphériques qui donnent naissance aux différents tissus primaires. Ils constituent le méristème qui est en position sub-terminale et recouvert par la coiffe (Le Roux, 1994). L'allongement primaire de la racine résulte de l'augmentation du nombre de cellules (meresis) et de leur longueur (auxesis) qui vont repousser les méristèmes en avant (Champagnat *et al.*, 1969). La vitesse d'élongation primaire dépend donc de l'effectif des cellules produites et de la valeur de leur accroissement par unité de temps (Le Roux, 1994). Elle varie aussi en fonction des types racinaires. Il en est de même pour la durée d'élongation. Mais, il apparaît en général que les racines de type primaire (émises à partir de la tige) s'allongent plus vite et plus longtemps que les racines des ordres supérieurs (Coutts, 1987; Pagès *et al.*, 1993).

La forme du système racinaire, fondamentale dans les fonctions d'ancrage et d'exploitation du milieu, résulte de la direction de croissance des racines (Coutts, 1987) qui est fortement dépendante de son orientation initiale (Thaler, 1996). De cette direction dépendra la manière dont le sol sera exploité par le système racinaire (Coutts, 1989).

Au cours de sa croissance, la direction initiale peut être modifiée par certains facteurs du milieu comme la lumière, la température ou l'humidité. Mais le tropisme le plus connu est le gravitropisme (ou le géotropisme) qui correspond au phénomène par lequel les différentes parties d'un végétal s'orientent selon un angle spécifique par rapport à la direction de la pesanteur (Jackson et Barlow, 1981). On distingue deux grands types de sensibilité en fonction de la capacité des racines à retrouver une direction de croissance après une déviation par rapport au vecteur de gravité : l'orthogéotropisme et le plagiogéotropisme. Une racine orthogéotrope reprend une direction verticale après une déviation. C'est le cas souvent observé chez les pivots des arbres. Une racine plagiogéotrope retrouve une pente initiale, non verticale après une déviation.

III.1.5.2. Déterminisme de la croissance primaire

La vitesse de croissance des racines individuelles est souvent mise en relation avec certaines variables particulièrement le diamètre apical qui reflète la taille du méristème (Pagès, 1995; Barlow et Pilet, 1984 cités par Lecompte *et al.*, 2005). Par exemple, sur des semis d'Hévéa croissant en pépinière, Thaler et Pagès (1996) montrent une corrélation positive entre le diamètre apical des racines et leur vitesse de croissance. Une tendance similaire est observée sur les racines latérales de banane poussant en rhizotron (Lecompte *et al.*, 2001). Le diamètre apical est aussi corrélé à d'autres variables telles que la durée de croissance, l'activité respiratoire et le gravitropisme (Bidel *et al.*, 2000 ; Le Roux et Pagès, 1996). L'émergence des racines filles a lieu à une plus ou moins longue distance de l'apex. Cette distance est appelée longueur de la zone apicale non ramifiée (LZANR). De nombreuses études ont montré une corrélation positive entre la LZANR et la vitesse de croissance des racines dans un milieu sans contraintes particulières (Jourdan, 1995; Lecompte *et al.*, 2001; Pellerin et Tabourel, 1995).

III.1.5.3. La croissance secondaire

La croissance secondaire est un processus qui conduit à l'augmentation de diamètre de certaines racines. Il est dû à l'activité d'une assise génératrice, le cambium, qui est initiée dans la zone de la racine jouxtant la tige et se propage vers la région apicale (Fayle, 1968). La croissance secondaire est souvent retenue comme un critère permettant de classer les racines. D'une manière générale, elle est absente chez les espèces monocotylédones et présente chez les dicotylédones. La croissance radiale est déterminante pour la pérennité du système racinaire. En effet, comme le souligne Coutts (1987), à quelques exceptions près, les racines constituant les 'membres permanents' du système sont celles qui présentent une croissance radiale.

En outre, l'existence ou non de la croissance secondaire peut avoir une influence sur la résistance de certaines espèces aux agressions mécaniques (Le Roux, 1994). Par exemple, l'étude de l'effet du vent sur l'architecture racinaire de *Quercus robur* révèle une meilleure croissance radiale des racines du côté exposé au vent par rapport à celle poussant dans le côté opposé (Tamassi *et al.*, 2005).

III.1.5.4. Ramification racinaire

La ramification du système racinaire diffère de celle du système aérien. En effet, les racines latérales ne sont pas émises directement à partir des cellules du méristème axillaire, mais par

dédifférenciation cellulaire du péricycle situé juste derrière l'endoderme (Barthélémy et Caraglio, 2007).

Deux processus sont à l'origine de la ramification racinaire : l'initiation et la croissance d'une ébauche. Ainsi, lors de l'extension d'une racine porteuse, les ébauches latérales sont émises derrière son apex dans un ordre acropète (Coutts, 1987). Le nombre et la taille de ces ébauches sont fonction des espèces, du type racinaire et de l'intensité de l'activité racinaire. En outre, il est sous le contrôle de l'apport des nutriments et des régulateurs de croissance (Torrey, 1976). La division d'une cellule du péricycle donne naissance aux ébauches latérales (Figure III-1). Ces ébauches sont rangées longitudinalement le long de l'axe de la racine. Le méristème de l'axe porteur contrôle l'emplacement des ébauches consécutives sur les rangées longitudinales. Le diamètre d'une racine dépend principalement de la dimension de son ébauche. Ainsi, le potentiel de croissance d'une racine est déterminé avant son émergence sur le cortex de la racine porteuse (Coutts, 1987).

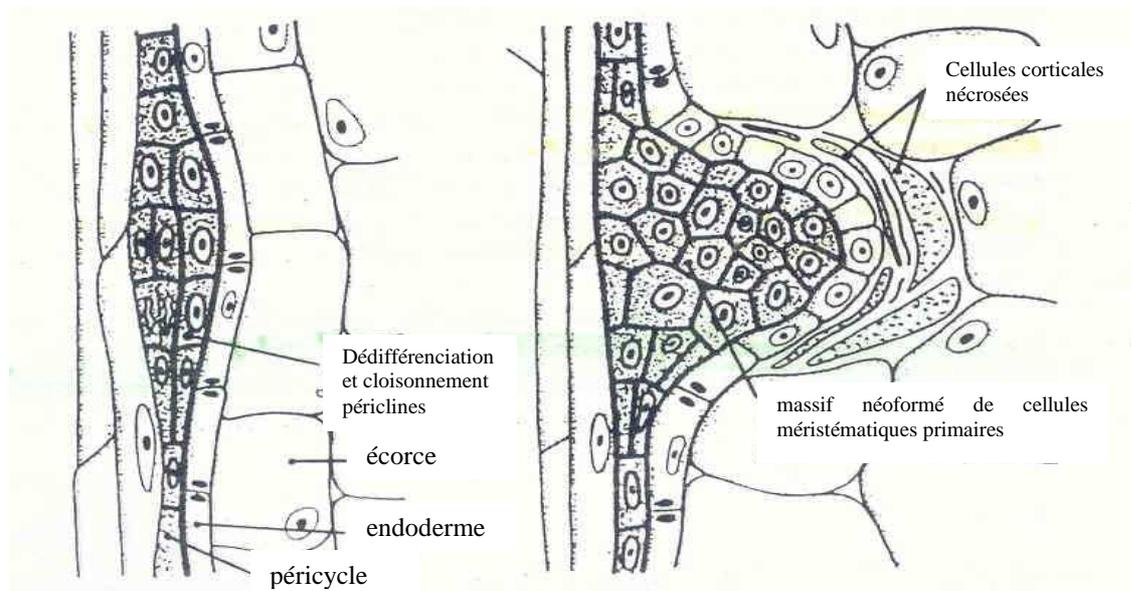


Figure III-1: Formation d'une racine latérale : cloisonnement du péricycle et formation d'un primordium racinaire (d'après Roland et Roland, 1980 cités par le Roux, 1994).

III.1.5.5. Mortalité racinaire

La définition de la mortalité racinaire diffère selon les études, ce qui rend difficile la comparaison des résultats obtenus sur la dynamique de croissance racinaire (Comas *et al.*, 2000; Vogt *et al.*, 1998; Wang *et al.*, 1995). La mortalité racinaire est reconnue comme étant un processus graduel (Colas, 1997; Lo Gullo *et al.*, 1998). En effet, une partie de la racine peut mourir et arrêter ses fonctions, alors qu'une autre partie peut maintenir ses fonctions,

notamment le transport de nutriments. Par exemple, Wang *et al* (1995), estimant la mortalité des racines poussant dans un minirhizotron montrent que 12-28% de racines considérées comme mortes (coloration brune ou noire) avaient des portions capables de réduire le triphenyltrazolium chloride, donc vivantes. Le changement de coloration peut souvent n'être qu'un indicateur de la dormance, car un axe racinaire qui se développe peut connaître des phases plus ou moins prolongées d'arrêt de croissance, la mort étant considérée comme un arrêt définitif de la croissance (Jourdan, 1995). Les critères de discrimination des racines vivantes et mortes les plus utilisés sont souvent visuels tels que la couleur et la résistance racinaire (Vogt et Persson, 1991). Des colorants vitaux comme le 'rouge Congo' ou le triphenyltrazolium chloride ont aussi été utilisés par certains auteurs (Joslin et Henderson, 1984; Ward *et al.*, 1978). Mais ceux-ci sont plus ou moins efficaces selon les espèces.

Cette difficulté a conduit certains auteurs à définir un indicateur 'par défaut' de la mortalité comme l'abscission racinaire (Le Roux, 1994) ou la longueur maximale atteinte par un type racinaire donné (Jourdan et Rey, 1997). Dans ce dernier cas, les auteurs supposent que toutes les racines qui ont atteint la longueur maximale meurent.

La mortalité racinaire est sous le contrôle de plusieurs facteurs incluant l'allocation de carbone aux racines, la nutrition azotée et la présence des mycorrhizes (King *et al.*, 2002). Cependant l'évolution de la mortalité de racines fines en fonction de la topologie est encore mal comprise (King *et al.*, 2002; Pregitzer *et al.*, 2002).

III.1.5.6. La réitération

Sur un axe racinaire en croissance ou en arrêt peuvent apparaître des relais produits par réitération (Oldeman, 1974). La mortalité de l'apex n'entraîne donc pas forcément la mortalité de l'axe. Oldeman (1974) définit la réitération comme un processus morphogénétique par lequel un organe duplique son unité architecturale (Figure III-2). Elle a lieu tardivement lors de l'ontogenèse ou sous certaines conditions particulières (Barthélémy et Caraglio, 2007). Le résultat de ce processus est appelé 'complexe réitératif' ou réitérât (Barthélémy *et al.*, 1989).

Il existe différents types de réitérations. La réitération peut nécessiter une duplication de toute l'unité architecturale (réitération totale ou complète) ou d'une partie d'un système (réitération partielle). Le complexe réitératif peut provenir d'une modification du fonctionnement du méristème apical. Dans ce cas la réitération est dite sylleptique. Dans le second, il peut être le fruit de l'entrée en croissance tardive des formations latérales sur une portion de racine déjà

ancienne. Il en résulte des changements brutaux de la structure même de l'axe racinaire. La réitération est alors dite proleptique (Atger et Edelin, 1994).

Les facteurs externes sont aussi susceptibles d'induire un complexe réitératif. Ainsi, une réitération adaptative a lieu en réponse à une augmentation du niveau de ressources, alors que la réitération traumatique survient sur un plant dont les dommages subis ont entraîné la perte d'une partie de sa structure. Ces derniers types imprévisibles, sont regroupés sous le vocable de 'réitération opportuniste'. A l'opposé, certains auteurs (Sabatier, 1999; Vester, 2001) montrent que les mêmes processus peuvent se produire automatiquement au cours du développement de la plante. Cette réitération est dite automatique ou séquentielle.



Figure III-2: Exemple d'une réitération sur le système racinaire d'Eucalyptus

III.1.6. Analyse de l'architecture du système racinaire

Chaque arbre (ou une de ses parties) développe un modèle architectural au cours de son développement (Barthélémy et Caraglio, 2007; Hallé et Oldeman, 1970). Ce modèle exprime une stratégie de croissance par laquelle la plante élabore son architecture. L'architecture racinaire est souvent caractérisée au moyen d'une analyse architecturale. Initiée au début des années 1970 par Hallé et Oldeman, cette analyse est basée sur l'étude du fonctionnement des méristèmes des axes (processus de croissance, de ramification et de mortalité, direction de croissance, diamètre, vitesse de croissance...) et leurs relations hiérarchiques au cours du temps.

Cette analyse permet aussi de définir les différents éléments constitutifs du système et de regrouper des types racinaires ayant une structure et un comportement identique. Enfin, l'analyse architecturale peut permettre de quantifier, de modéliser et de simuler les différents processus racinaires dont la croissance la mortalité et la ramification (Jourdan et Rey., 1997; Vercambre *et al.*, 2003).

La notion de l'analyse architecturale a été développée sur la structure et le développement du système aérien des plantes (Barthélémy *et al.*, 1989; Hallé et Oldeman, 1970). Les mêmes principes ont ensuite été appliqués au système racinaire des certaines espèces comme le platane (Atger et Edelin, 1995), l'Hévéa (Le Roux et Pagès, 1994), le Palmier à huile (Jourdan et Rey, 1997), le Cocotier et le Cacaoyer (Colas, 1997).

La démarche de l'analyse architecturale comprend les trois étapes suivantes : (i) l'identification et la caractérisation des différents éléments constitutifs du système, (ii) la caractérisation de leur agencement ainsi que leurs rapports hiérarchiques et (iii) la caractérisation de leur séquence d'apparition ainsi que leur mode de développement (Atger, 1992; Fitter et Stickland, 1992). L'ensemble des données de l'analyse architecturale sont synthétisées dans un tableau récapitulatif appelé diagramme architectural (Edelin, 1977) ou actuellement 'unité architecturale' (Barthélémy *et al.*, 1989). L'architecture d'une plante peut être vue comme un système ramifié hiérarchique dans lequel les différents éléments constitutifs peuvent être regroupés en catégories en fonction de leur morphologie, leur anatomie et des critères fonctionnels discriminants (Barthélémy et Caraglio, 2007). Un nombre non limité de caractéristiques peut être utilisé pour décrire la structure et la fonction de chaque catégorie d'axes. Une analyse architecturale exhaustive devrait donc fournir les critères pertinents, nécessaires à la définition d'une unité architecturale. L'unité architecturale peut comporter aussi bien des paramètres qualitatifs et quantitatifs.

III.1.7.Méthodes d'analyse architecturale

En fonction des objectifs de l'étude et de la taille du système racinaire, les méthodes d'analyse architecturale permettent des mesures sur une partie ou la totalité du système, sur un type racinaire ou sur tout le système (Danjon et Reubens, 2008).

Il existe dans la bibliographie plusieurs classifications des méthodes d'étude du système racinaire (Böhm, 1979; Reubens *et al.*, 2007; Schuurman et Goegewagen, 1979). Mais, nous retenons la classification faite par Reubens *et al* (2007) qui distinguent (i) les méthodes traditionnelles (ii) les méthodes non destructives, (iii) les méthodes destructives et (iv) la modélisation.

III.1.7.1. Les méthodes traditionnelles

Les méthodes traditionnelles de mesure de l'architecture racinaire sont basées principalement sur les cartes d'impacts sur profils horizontaux ou sur les carottes de sol (Böhm, 1979 ; Bouillet *et al.*, 2002). Elles sont en général faciles à mettre en place, et permettent des

mesures de longueur, de diamètre, de masse et de distribution spatiale de racines. Il est en outre possible d'intégrer les données obtenues avec ces méthodes dans les modèles tridimensionnels d'architecture racinaire. La précision de la méthode de carottage exige souvent un échantillonnage élevé, ce qui rend le travail laborieux. En outre, de nombreuses études réalisées avec cette méthode se limitent à des prélèvements sur les horizons superficiels du sol. Dans tous les cas, ces méthodes traditionnelles ne permettent que des mesures quantitatives partielles sur une facette du système racinaire des arbres (Reubens *et al.*, 2007).

III.1.7.2. Les méthodes non destructives

Plusieurs méthodes non-destructives ont été mises au point dans le but de mesurer l'architecture racinaire dans un milieu non perturbé.

Parmi elles, les techniques de rhizotron et de minirhizotron sont les plus largement répandues. Ce sont des méthodes visuelles d'étude de l'architecture et surtout la dynamique de croissance racinaire à travers une vitre ou un tube transparent insérés dans le sol (Hendricks *et al.*, 2006; Jourdan et Rey, 1997; Lopez *et al.*, 1998; Tierney et Fahey, 2002). Elles sont moins laborieuses et permettent de réaliser plusieurs mesures temporelles sur l'architecture racinaire. Elles n'offrent cependant qu'une description 2D de cette architecture (Lecompte *et al.*, 2001). Un autre inconvénient de la méthode demeure la perturbation de la croissance des racines au contact du tube ou de la vitre (Vogt *et al.*, 1998).

D'autres méthodes non-destructives permettent d'accéder à une description 3D de l'architecture racinaire. Parmi elles, les techniques mises au point à des fins médicales comme l'imagerie par résonance magnétique (Brown *et al.*, 1991) ou la tomodynamimétrie (Lontoc-Roy *et al.*, 2005) ont été appliquées à la description de l'architecture racinaire. Les résultats obtenus sont plus ou moins précis. De plus, ces méthodes ont été testées essentiellement sur des plants poussant dans des containers avec un substrat adapté (Brown *et al.*, 1991). Leur utilisation dans les conditions de terrain n'est donc pas garantie. Enfin, ces méthodes sont coûteuses et leur utilisation nécessite une compétence particulière.

III.1.7.3. Les méthodes destructives

Les excavations des systèmes racinaires sont souvent réalisées soit manuellement (Jourdan et Rey 1997), soit mécaniquement (Danjon *et al.*, 1999; 2005). La description de la topologie et de la géométrie de tout le système racinaire est ensuite décrite.

Dans le cas des systèmes racinaires complexes, les mesures manuelles sont souvent lourdes, coûteuses et se limitent à la description d'une partie du système racinaire.

Au cours des dernières années, une nouvelle méthode d'analyse de l'architecture 3D des arbres, basée sur la numérisation semi-automatique a été développée. Mis au point et testé sur le système aérien (Sinoquet *et al.*, 1999), elle a ensuite été appliquée sur le système racinaire de nombreuses espèces (Danjon *et al.*, 2005; Dupuy *et al.*, 2003; Tamassi *et al.*, 2005). La topologie des plantes est encodée par un opérateur, puis enregistrée avec les coordonnées 3D de chaque point grâce à des logiciels dévolus à l'architecture des plantes (Danjon et Reubens, 2008). L'excavation et la numérisation d'un système racinaire offre une possibilité d'obtenir des mesures précises et complètes sur son architecture comparativement aux méthodes traditionnelles. Mais cette méthode ne prend en compte que la macrostructure du système racinaire, excluant les racines fines et moyennes ainsi le système absorbant qui jouent un rôle fondamental dans l'absorption hydrique et minérale. En outre, l'efficacité de cette méthode est limitée à des systèmes racinaires peu profonds comme celui du pin maritime (Bakker *et al.*, 2006 ; Danjon *et al.*, 2005), qui peuvent être entièrement excavés. Le principal inconvénient de cette méthode demeure son coût élevé qui limite considérablement son utilisation.

Une autre méthode destructive d'analyse de l'architecture racinaire d'un système racinaire excavé est celle dite 'surface de section racinaire' (CSA : cross-sectional area, Coutts, 1983; Drexhage *et al.*, 1999). L'espace racinaire est subdivisé en des cylindres de diamètre et de profondeur croissants (Figure III-3). Les diamètres des racines ainsi que leur direction azimutale sont mesurés à chaque point où les racines interceptent la surface externe d'un cylindre. Cette méthode permet une mesure rapide de la colonisation racinaire à différentes profondeurs du sol et à différentes distances de la base du tronc. Elle est cependant moins précise car elle ne permet pas d'accéder à certains paramètres de l'architecture du système racinaire comme la structure et la ramification racinaire qui ne sont mesurées qu'au niveau de certains points du système racinaire (Reubens *et al.*, 2007).

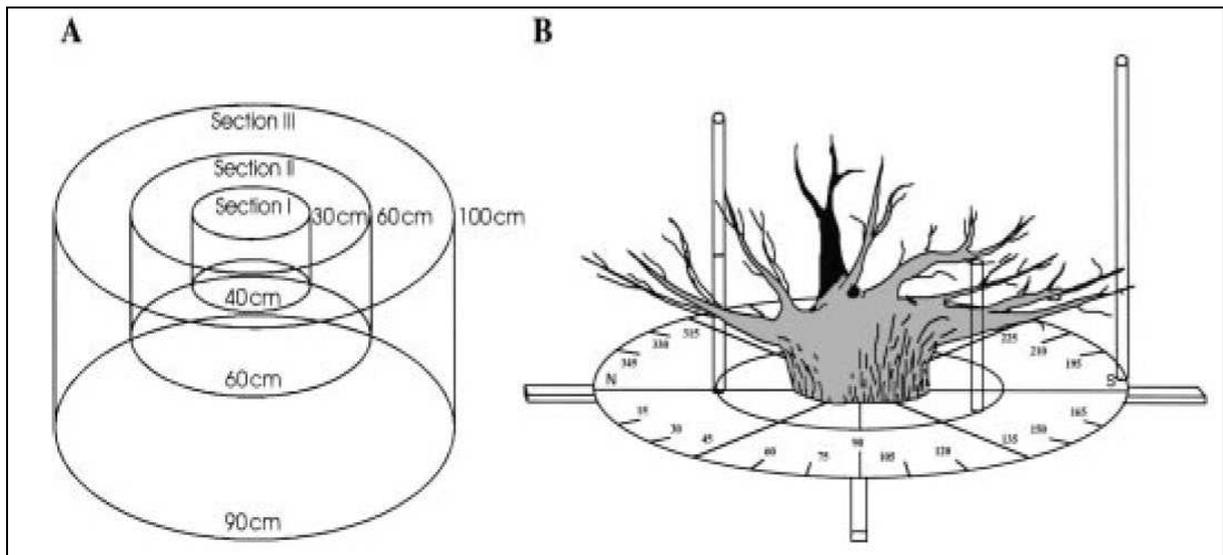


Figure III-3 : (A) mesure du système racinaire en utilisant trois sections radiales de 30, 60 et 100 cm et de sections verticales de 40, 60 et 90 cm à partir de la surface du sol. (B) représentation schématisée du système racinaire mis à l'envers sur une planche et marqué par des lignes de références (d'après Colin *et al.* 1995).

III.1.7.4. La modélisation

La modélisation n'est pas une méthode d'observation de l'architecture racinaire, mais un outil permettant d'assembler des informations éparées obtenues avec les méthodes d'analyse précédemment décrites (Reubens *et al.*, 2007; Vercambre *et al.*, 2003).

La modélisation de l'architecture racinaire est basée sur des processus de développement, comme l'émission, la ramification, la croissance radiale et axiale, la réitération et la mortalité racinaire. Elle vise une meilleure compréhension du fonctionnement et du développement du système racinaire. En tant qu'outil de synthèse, elle permet aussi de simuler différents scénarii du développement racinaire et d'estimer différents paramètres difficilement mesurables sur le terrain (biomasse, respiration, ...).

Les modèles d'architecture tridimensionnels actuels sont des modèles génériques et dynamiques (Reubens *et al.*, 2007). Les premiers modèles d'architecture 3D ont été développés sur des plantes annuelles présentant une faible extension de la croissance racinaire (Diggle, 1988; Pagès et Aries, 1988). Cependant les modèles les plus récents, développés sur des systèmes racinaires des plants âgés, tiennent compte du volume, de la croissance radiale et de la mortalité racinaire (Jourdan et Rey, 1997b; Vercambre *et al.*., 2003).

III.1.8.Synthèse sur l'analyse architecturale: une approche expérimentale complémentaire.

Il ressort de la précédente analyse que toutes les méthodes d'étude du système racinaire ont leurs avantages et leurs contraintes propres. Il n'existe pas de méthode d'étude qui permette de décrire la totalité des aspects du développement du système racinaire (Harper *et al.*, 1991). Aucune d'entre elles ne pourrait donc être prise comme la méthode d'étude idéale du système racinaire. La description de l'architecture racinaire implique des observations sur la forme, la morphologie, et la structure du système. La collecte de toutes ces informations exige l'adoption d'approches expérimentales complémentaires. Cette démarche déjà utilisée par des nombreux auteurs permet de pallier les limites de chacune de méthodes d'analyse de l'architecture racinaire (Colas, 1997; Jourdan et Rey, 1997; Le Roux et Pagès, 1994).

Dans le cadre de notre étude, nous avons adopté une démarche similaire en combinant l'excavation racinaire et la technique de rhizotron. Ces deux méthodes présentent l'avantage d'accéder à tout ou partie de l'architecture du système racinaire de l'Eucalyptus. En dépit du caractère fastidieux des excavations, elles sont faciles à mettre au point et relativement moins coûteuses dans nos conditions d'étude.

III.2. La respiration racinaire

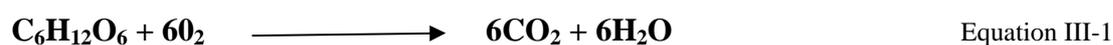
III.2.1.Introduction

Une large proportion des glucides assimilés par la photosynthèse des plantes est utilisée par la respiration au cours de la même période (Lambers *et al.*, 1998).

La respiration est le terme utilisé pour exprimer les processus biochimiques par lesquels les molécules d'un substrat sont oxydées pour donner des produits essentiels au fonctionnement et à la croissance d'un organisme : l'énergie essentiellement sous forme d'ATP et de NADPH et le squelette carboné.

Mais malgré son importance dans le métabolisme des plantes et du bilan de carbone, plusieurs facettes de la respiration sont encore peu comprises et une importance moindre lui a été accordée dans les travaux de recherche comparativement à la photosynthèse (Amthor, 2000).

La respiration se résume classiquement par l'équation suivante :



Une découverte du début du siècle dernier a mis en évidence la respiration sur tous les types de tissus, remettant ainsi en cause les résultats des travaux antérieurs qui ne l'attribuaient qu'aux tissus en croissance (Terroine et Wurmser, 1922).

Globalement, la respiration d'une plante comprend le dioxyde de carbone (CO₂) libéré par les feuilles, les branches et les racines (Trumbore, 2006).

III.2.2. La respiration racinaire.

La respiration des racines et des microorganismes associés constitue la composante autotrophe de la respiration du sol. Sa part dans l'utilisation journalière des produits de la photosynthèse, variable selon les espèces et la nutrition azotée, est estimée entre 10 et 50% (Lambers *et al.*, 1998 ; Andersen *et al.*, 2005). En outre, elle diminue avec l'âge des plants, probablement à cause de la diminution des besoins de la plante. Enfin, l'association du système racinaire avec les symbiotes fixateurs d'azote ou les mycorhizes augmente la translocation des photoassimilats vers les racines (Lambers *et al.*, 1998).

La respiration racinaire prend aussi une part importante dans la respiration totale du sol. La contribution de la respiration racinaire dans le flux de CO₂ du sol varie selon les espèces. Par exemple, Wang et Yang (2007) l'estiment entre 52 et 83% de la respiration totale du sol sur six espèces de forêt tempérée en Chine. Dans nos conditions d'étude, Epron *et al* (2006) estiment à 59% la proportion de la respiration racinaire dans la respiration totale du sol dans un peuplement de *Eucalyptus PFI*. Hanson et al (2000) dans leur revue bibliographique généralise cette contribution de 10 à 90%.

La respiration des racines est un facteur majeur affectant la productivité des plantes et des écosystèmes. Cependant, si la respiration racinaire peut être estimée précisément en condition contrôlée (par exemple en solution nutritive), cette mesure au champ se heurte à de nombreuses difficultés dues aux variations des facteurs environnementaux (Bouma *et al.*, 1997).

III.2.3. Composantes de la respiration racinaire

Il est reconnu que la respiration racinaire spécifique (respiration par unité de masse racinaire) reflète un besoin énergétique pour l'accomplissement de plusieurs fonctions. Les auteurs dénombrent plusieurs processus nécessitant de l'énergie et engendrant un flux respiratoire propre : la réduction des nitrates, le turnover des protéines, la synthèse de la biomasse, l'entretien de la biomasse, la translocation des photoassimilats, la fixation symbiotique de l'azote, l'absorption d'azote, et celle des autres ions (Penning de Vries *et al.*, 1983 cités par

Amthor, 2000). Mais tous ces processus sont difficiles à estimer avec les approches expérimentales actuelles.

L'estimation de la respiration spécifique des organes de la plante et la quantification de l'énergie nécessaire à chaque processus sont utiles pour mieux comprendre l'utilisation du carbone par la respiration (Bouma *et al.*, 1996). En effet, pour évaluer l'économie du carbone (balance entre l'acquisition et la perte de carbone), il est nécessaire d'évaluer expérimentalement les coûts en carbone et en énergie liés aux différents processus respiratoires (Hopkins, 1999).

Les modèles empiriques distinguent deux composants de la respiration racinaire : la croissance et l'entretien de la biomasse (Thornley, 1970). Elles sont respectivement définies comme l'énergie nécessaire à la synthèse de la nouvelle biomasse et l'entretien de la biomasse existante (Buwalda, 1992). Des études récentes ont introduit un autre composant dans les modèles de respiration spécialement pour le système racinaire, qui est la respiration associée à l'absorption d'ions (Amthor, 2000; Martinez *et al.*, 2002a; Mata *et al.*, 1996).

III.2.3.1. La respiration de croissance

Ce terme est utilisé pour rendre compte du coût en carbone lié à la croissance. Une fraction importante de carbone synthétisé quotidiennement est perdue par la respiration. Il en résulte une énergie et/ou un pouvoir réducteur utilisé soit à la maintenance de la biomasse existante et à l'absorption des minéraux, soit à la croissance c'est à dire les activités de biosynthèse. Une autre fraction de photoassimilats apporte les squelettes carbonés qui serviront à la production de divers molécules (lipides, protéines, lignines, phénols, sucres structuraux et non structuraux, acides organiques). On définit le coût de construction comme la quantité de photoassimilats nécessaires à la production de 1g de biomasse d'un organe (Martinez *et al.*, 2002a; Penning de Vries *et al.*, 1974). Il comprend donc la respiration de croissance et le squelette carboné.

Les composants biochimiques de la plante ont des coûts de construction différents. Les auteurs distinguent d'une part les composants 'coûteux' comme les lipides et les lignines qui nécessitent une quantité importante de glucose (>3g/g de composé) et les composants 'bon marché' tels que les sucres structuraux et non structuraux et les acides organiques dont le coût de construction est proche de 1g de glucose/g de composé (Villar *et al.*, 2006). En conséquence, le coût de construction d'un organe est fonction de la contribution relative de ces différents composants dans l'organe en question (Poorter et Villar, 1997).

Il est en général plus élevé dans les graines et les feuilles que dans les racines et le tronc (Poorter, 1994). Le coût de construction peut être estimé à partir de la composition biochimique et du coût de synthèse des composants majeurs (protéine, lignine, lipides, minéraux, acides organiques). Une autre estimation du coût de construction peut être faite à partir l'analyse chimique des tissus d'un organe à partir de la concentration en azote et en carbone (Poorter, 1994).

III.2.3.2. Respiration d'entretien

Une fois produite, l'énergie doit être dépensée pour assurer l'entretien des structures/tissus de la biomasse (De Visser *et al.*, 1992; Ryan *et al.*, 1994). La majeure partie du coût énergétique nécessaire à l'entretien est associée au turnover des protéines et au maintien du gradient ionique à travers les membranes (Hopkins, 1999). Le turnover des protéines varie en fonction des organes, des espèces et des conditions de croissance des plants. Chez les plantes supérieures, 2 à 5% de toutes les protéines sont remplacées quotidiennement, avec une valeur maximale à 20% (Bouma *et al.*, 1994). Les protéines sont essentiellement faites d'acides aminés et donc d'azote. Ainsi, la corrélation positive entre la respiration et la concentration d'azote mise en évidence par de nombreux travaux confirme l'implication de la concentration des protéines dans la respiration d'entretien (Desrochers *et al.*, 2002; Ryan, 1991).

Chez certaines espèces, la part de la respiration d'entretien dans la respiration totale augmente en général avec l'âge de l'arbre, du fait de la diminution de la respiration de croissance (Thornley, 1977).

III.2.3.3. La respiration d'absorption d'ions

Le transport des solutés à travers une membrane est un processus complexe et diversifié. Il existe plusieurs types de transports membranaires, mais nous nous limiterons dans ce manuscrit à rappeler les principes fondamentaux de ceux qui impliquent directement les ions.

Le transport des anions nécessite en général une diffusion facilitée car il se fait sous un gradient de concentration (Lambers *et al.*, 1998). En effet, de nombreuses membranes sont pourvues de protéines jouant le rôle de transporteur qui facilitent la diffusion des anions dans les cellules. On distingue deux types de protéines selon leur aptitude à changer de configuration ou non: les transporteurs et les canaux ioniques. Les canaux disposent des

portes leur permettant de rester ouverts ou fermés. Les mécanismes régissant ce type de transport sont cependant encore mal connus (De Boer et Wegner, 1997).

Le transport de la plupart des cations a lieu contre un gradient de concentration. Il y a donc nécessité de fournir une énergie respiratoire, car ce transport qui n'est pas spontané est couplé à une protéine de transport.

La forme d'azote absorbée par les plants conditionne aussi le coût énergétique de la respiration racinaire. Quand le nitrate est la source majeure d'azote (plutôt que l'ammonium), son assimilation exige un coût énergétique supplémentaire nécessaire à sa réduction (Mata *et al.*, 1996).

III.2.4. Les coûts associés aux différents composants de la respiration

III.2.4.1. Le coût de croissance

Outre le squelette carboné, l'autre composant du coût de construction est la quantité de glucose qui doit être respiré afin de fournir de l'énergie (sous forme d'ATP ou de NADPH) nécessaire aux réactions de biosynthèse (Poorter et Villar, 1997). Le coût de croissance est considéré comme la quantité de glucose respirée par unité de biomasse produite. Il dépend de composition chimique de la nouvelle biomasse (Penning de Vries *et al.*, 1974).

III.2.4.2. Le coût d'entretien

Pour entretenir une unité de biomasse, une certaine quantité de carbone doit être respirée. On définit le coût d'entretien comme le rapport entre la quantité de CO₂ libérée par unité de temps par la quantité de matière sèche des tissus vivants à entretenir (Amthor, 2000). Ce coût est l'un des facteurs déterminant de la respiration d'entretien chez de nombreuses espèces (Reekie et Redmann, 1987).

III.2.4.3. Le coût d'absorption

C'est le coût énergétique associé à l'absorption d'ions. Il n'a été estimé que sur un nombre limité d'espèces (Bouma *et al.*, 1996; George *et al.*, 2003; Van der Werf *et al.*, 1988; Veen, 1980) grâce à une régression linéaire à trois composants. Comme nous l'avons déjà évoqué, son estimation se heurte à une difficulté en raison de l'existence d'une corrélation entre la vitesse de croissance et la vitesse d'absorption d'ions dans certaines expérimentations (Lambers *et al.*, 1998).

III.2.5. Facteurs de contrôle de la respiration racinaire

Plusieurs facteurs sont impliqués dans le contrôle de la respiration des racines :

- La respiration varie fortement en fonction du diamètre des racines étudiées. Bien que ne représentant qu'une faible proportion de la biomasse racinaire, les racines fines contribuent pour une large part dans la respiration racinaire totale (Desrochers *et al.*, 2002 ; Marsden *et al.*, 2008 a). Il a été montré que la forte concentration en azote est à l'origine des taux de respiration élevés des racines fines par rapport aux grosses racines (Pregitzer *et al.*, 1998). Dans une plantation d'Erable, Pregitzer *et al.* (1998) obtiennent une respiration de racines fines (de diamètre inférieur à 0,5mm) de 2,4 à 3,4 fois supérieure à celle des grosses racines. Dans les mêmes parcelles que celles retenues dans cette étude, Marsden *et al.* (2008 a) ont mis en évidence une relation positive et exponentielle de la respiration des racines mesurée *in situ* avec leur diamètre. L'effet d'autres facteurs biotiques sur la respiration racinaire comme la concentration en glucides non structuraux (TNC, Total Nonstructural Carbohydrates) a aussi été mis en évidence (Pregitzer *et al.*, 1998).
- La respiration des racines (comme celle des autres organes végétaux) est fortement dépendante de la température. Desrochers *et al.* (2002) testant l'effet de trois températures (5, 15 et 25°C) sur la respiration racinaire du peuplier faux-tremble ont mis en évidence une augmentation de la respiration avec la température quelle que soit la saison considérée. Une relation exponentielle est souvent utilisée pour corriger l'effet de la température sur les mesures de respiration racinaire. Elle est fonction du Q_{10} qui est le coefficient par lequel la respiration augmente consécutivement à une augmentation de température de 10°C.
- La respiration des racines est sensible à la concentration de gaz carbonique avec laquelle la mesure est faite (Burton *et al.*, 1997; Qi *et al.*, 1994).

III.2.6. Différentes approches pour déterminer les composantes de la respiration racinaire

III.2.6.1. Mesures en fonction des saisons de croissance.

Cette méthode est souvent utilisée dans les études menées en régions tempérées. Pour estimer l'énergie nécessaire à l'entretien de la biomasse, la respiration racinaire est mesurée à la fin de la saison de croissance, quand l'activité de croissance est supposée nulle (Desrochers *et al.*, 2002; George *et al.*, 2003; Ryan *et al.*, 1996). En effet, chez certaines espèces comme le peuplier faux-tremble, la croissance des plants s'arrête quand la température du sol descend au dessous de 5°C (Wang *et al.*, 1999). En conditions contrôlées, la dormance peut être induite

sur des jeunes plants en augmentant leur temps de passage à l'obscurité (Desrochers *et al.*, 2002; McCree, 1974). La respiration mesurée au cours de cette période est attribuée à l'entretien de la biomasse.

Cependant, il a été montré que le système racinaire peut être en croissance même pendant les périodes de dormance du système aérien (Desrochers *et al.*, 2002). Ce qui introduit un biais dans la mesure des différents composants de la respiration des racines selon cette approche.

Dans nos conditions, l'étude de la dynamique de croissance racinaire par la technique de rhizotron (Thongo M'bou *et al.*, 2008) a montré que la croissance des racines fines d'Eucalyptus, bien que faible, ne s'arrête pas totalement en saison sèche quand l'humidité volumique du sol descendait en dessous de 5%. La respiration mesurée sur un système racinaire à cette période ne pourrait donc être attribuée uniquement à l'entretien de la biomasse existante.

III.2.6.2. Régression linéaire

Il est possible de déterminer le coût énergétique associé à chaque processus respiratoire. Celui-ci peut être exprimé en terme de substrat ou d'oxygène consommés, ou de CO₂ dégagé par la respiration (Cannell et Thornley, 2000).

La régression linéaire est basée sur trois hypothèses : la respiration d'entretien est linéairement corrélée à la biomasse racinaire à entretenir. De même la respiration d'absorption est proportionnelle à la vitesse d'absorption d'ions (NU_{NR}), tandis que la respiration de croissance est proportionnelle à la vitesse de croissance relative des racines (RGR). En se basant sur ces hypothèses, la respiration peut être relié au RGR et au NU_{NR} (Lambers et Van der Werf, 1988; Lambers *et al.*, 1998).

-La régression linéaire à deux composants

Si la vitesse de croissance relative (RGR) est fortement corrélée à la vitesse d'absorption nette d'ions (NU_{NR}), ce qui est souvent le cas, la régression linéaire ne peut séparer le 'coût de croissance' et 'le coût d'absorption' (Lambers *et al.*, 1998; Thornley, 1970).

$$R_{rs} = a \cdot RGR + c$$

Equation III-2

Ainsi de l'équation précédente, la corrélation entre la respiration spécifique (R_{rs}) et RGR donne une fonction linéaire dont la pente est le coût de croissance 'a' (incluant le coût de prélèvement 'b') et l'ordonnée à l'origine (RGR=0) est le coût d'entretien de la biomasse 'c'

(Lambers *et al.*, 1998; Martinez *et al.*, 2002a). Cette approche est représentée graphiquement par la Figure III-4).

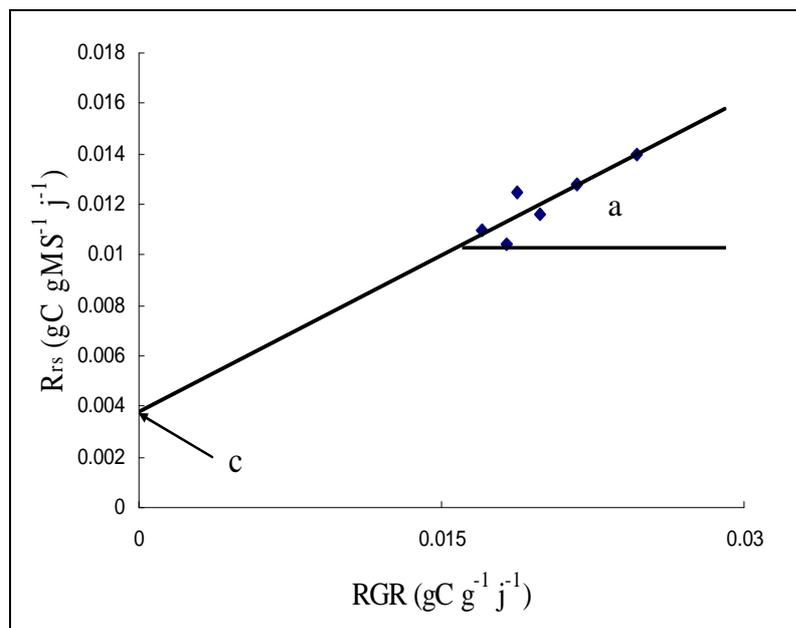


Figure III-4: Relation entre de la respiration spécifique (R_{rs}) et la vitesse de croissance relative (RGR). Les symboles 'a' et 'c' correspondent respectivement au coût de croissance (incluant le coût d'absorption) et au coût d'entretien.

- La régression linéaire à trois composants

Les coûts de croissance, d'entretien et d'absorption ont été déterminés sur un nombre limité d'espèces grâce à une régression multiple dont l'analyse est présentée graphiquement par la Figure III-5. Cependant cette démarche statistique présente quelques limites, du fait de l'existence de corrélation entre les paramètres impliqués. Comme le font remarquer Bouma *et al* (1996), la contribution de différents processus dans les composants de la régression n'est jamais clairement définie. C'est le cas du maintien du gradient ionique qui peut être aussi bien inclus dans le coût de croissance que dans l'entretien ou l'absorption d'ions.

Pour déterminer les coûts des trois composants de la respiration, il est nécessaire d'adopter une approche expérimentale qui permette d'obtenir des rapports différents entre les paramètres. A cet effet, diverses expérimentations ont été utilisées par les auteurs (Bouma *et al.*, 1996 ; Lambers *et al.*, 1998). En considérant que l'absorption d'ions sert pour la croissance des systèmes racinaires et aériens, Bouma *et al* (1996) perturbent cette croissance en procédant à un élagage des racines et/ou de la tige. Sur des dispositifs en cultures hydroponiques, une gamme de croissance et le prélèvement des plants est obtenue en faisant varier la solution nutritive (Mata *et al.*, 1996). Enfin, la variation de la croissance et du

prélèvement d'ions par les racines peut être obtenue en appliquant des doses croissantes d'engrais sur les plants. C'est cette dernière approche qui a été utilisée dans notre étude.

La régression linéaire à trois composants se résume par l'équation suivante :

$$R_r = a \times \frac{dM}{dt} + b \times \frac{dN}{dt} + c \times M \quad \text{Equation III-3}$$

La respiration spécifique étant le rapport de la respiration totale sur la masse racinaire,

$$R_{rs} = \frac{R_r}{M} \quad \text{Équation III-4}$$

L'équation III-3 peut donc aussi s'écrire comme suit :

$$R_{rs} = a \times RGR + b \times NU_N R + c \quad \text{Équation III-5}$$

Avec R_r la respiration racinaire totale, $\frac{dM}{dt}$ la vitesse de croissance nette, $\frac{dN}{dt}$ est la vitesse d'absorption nette d'ions, M est la masse racinaire et 'b' le coefficient d'absorption.

De cette équation, l'analyse mathématique la plus utilisée par les auteurs est celle qui consiste à considérer RGR et $NU_N R$ comme des variables indépendantes, et la respiration comme une variable dépendante afin de déduire 'a', 'b' et 'c' (Bouma *et al.*, 1996; Van der Werf *et al.*, 1988; Veen, 1980). Cependant une autre démarche utilisée par Mata *et al* (1996) consiste à fixer le coût de croissance en utilisant une valeur obtenue sur la même espèce. Ils déduisent ensuite le coût d'absorption en soustrayant la respiration de maintenance et de croissance de la respiration totale.

cependant être couplé à un système fermé dans lequel on fait passer un flux d'air depuis la cellule de l'analyseur de gaz qui l'augmentation de la concentration de CO₂ dans la chambre. Le système diffusif ne permet pas de mesurer la respiration sur une longue période permettant de suivre la cinétique journalière de la respiration racinaire sur un même matériel végétal.

III.2.7.2. Le système perfusif :

Il consiste à injecter directement une quantité d'air au contact des racines (voir descriptif de notre dispositif de mesure, chapitre V). Cet air, une fois chargé de CO₂ issu de la respiration migre vers un analyseur. Ce type de dispositif est moins sensible à la surpression. Dans ces conditions, il peut être couplé aussi bien à un système ouvert qu'à un système fermé. Il permet une mesure en continu de la respiration sur un système racinaire et d'en suivre une cinétique journalière simultanément sur plusieurs plants.

III.3. Production et turnover de racines fines

III.3.1. Contenu et importance des concepts

Bien que les nutriments inorganiques fassent partie de la matière, l'essentiel de la biomasse de tout organe est constitué de carbone. La biomasse fait abstraction de toute idée de flux.

A l'opposé, la production est un flux qui représente la quantité de matière organique que forme un compartiment de la biomasse pendant un intervalle de temps donné (Frontier *et al.*, 2004). Théoriquement, tout facteur susceptible de modifier la croissance racinaire peut augmenter ou diminuer la production racinaire (Lauenroth et Gill, 2003). En forêt, la production de racines fines peut excéder celle de la partie aérienne des plantes (Fogel, 1983; Grier *et al.*, 1981; Vogt, 1991). Par exemple, en Amérique du nord, plus de 66% de la production primaire nette (NPP) d'un peuplement de conifère a été attribuée à la production racinaire (Grier *et al.*, 1981).

Le renouvellement de racines ("root turnover" selon la terminologie anglaise) est diversement défini. Souvent confondu à la production (Van Praag *et al.*, 1988), ce terme exprime de façon générale, au cours de la croissance et du développement de la plante, le remplacement des vieilles racines entrées en sénescence qui meurent et se décomposent par de nouvelles racines (Picard, 1981 ; West *et al.* , 2004). Le turnover racinaire est une composante importante du cycle de carbone et des éléments minéraux (Aber *et al.*, 1985; Aerts *et al.*, 1992; Gill et Jackson, 2000; Hendrick *et al.*, 1993; Ruess *et al.*, 1996; West *et al.* , 2004).

Le turnover racinaire est diversement estimé selon qu'il s'agisse des plantes annuelles ou pérennes, de grosses racines (macrorhizes) ou de racines fines (brachyrhizes), des racines primaires, secondaires (portées par les racines primaires) ou tertiaires (portées par les racines secondaires). C'est pourquoi Picard (1981) souligne la nécessité de tenir compte de la morphologie racinaire et du mode de pérennité de la plante dans l'étude du turnover. Le turnover racinaire peut influencer sur certains facteurs tels que l'évolution des propriétés du sol, la distribution des éléments échangeables (Sommer *et al.*, 2000), la structure et la teneur en matière organique du sol (Aerts *et al.*, 1992).

Bien que ne représentant qu'une faible proportion de la biomasse racinaire totale (Kern *et al.*, 2004; Saint-André *et al.*, 2005), les racines fines procurent un flux élevé de carbone dans les écosystèmes forestiers (Hirano *et al.*, 2007). C'est principalement la production et le turnover de ce type racinaire qui a fait l'objet de nombreuses études (Gill et Jackson, 2000).

III.3.2. La racine fine

L'architecture du système racinaire des plantes pérennes est un réseau complexe avec une multitude de branches latérales souvent associées à des mycorhizes (Majdi *et al.*, 2005).

Plusieurs chercheurs ont utilisé des approches simples pour classer les racines. Une première approche considère que toutes les racines ont la même fonction indépendamment de leur diamètre et de leur position dans la structure. La deuxième approche est fondée sur une classification des racines en fonction de leur diamètre basal en considérant que certains processus comme la production et le turnover sont identiques au sein d'une même classe. Ainsi, plusieurs classes de racines fines ont été définies en fonction des auteurs dont les plus utilisées sont : 0-2 mm, 0-3 mm et 0-5 mm (Fogel, 1983; Gill et Jackson, 2000).

Cependant d'autres études suggèrent que cette classification arbitraire ne tient pas compte du fonctionnement des racines. Par exemple, Pregitzer *et al* (2002) ont montré que la longueur spécifique et la teneur en azote des racines dépendent de la position des racines dans la structure. La topologie pourrait donc être un meilleur indicateur du fonctionnement du système racinaire que le diamètre basal (Guo *et al.*, 2008; Pregitzer *et al.*, 2002). Guo *et al* (2008) montrent que la non prise en compte de l'ordre topologique de racines fines en minirhizotron est source d'erreur dans l'estimation de leur durée de vie.

En définitive, l'approche basée sur une définition arbitraire des classes racinaires présente un avantage au plan pratique, mais ne tient pas véritablement compte de la physiologie racinaire, car plusieurs racines peuvent appartenir à une même classe et avoir des fonctions et un turnover différents (Baddeley et Watson, 2005).

III.3.3. Contrôle et facteurs de variation de la production et du turnover racinaire

Plusieurs facteurs de contrôle de la production racinaire ont été mis en évidence incluant la nutrition minérale (Kern *et al.*, 2004), la topographie (Noguchi *et al.*, 2007), la concentration du CO₂ de l'atmosphère (Pregitzer *et al.*, 1995), la température du sol (Kern *et al.*, 2004), la structure et la texture du sol (Lecompte *et al.*, 2003; West *et al.*, 2004), l'environnement de la plante (Lopez *et al.*, 1998), les microorganismes du sol (Wells *et al.*, 2002), le stade de développement du végétal (Kern *et al.*, 2004), le pH du sol (Godbold *et al.*, 2003).

L'influence des facteurs susceptibles d'influencer le turnover racinaire a été discutée (Gill et Jackson, 2000). Une relation exponentielle significative, a été mise en évidence entre le turnover racinaire et la température moyenne annuelle en savane et chez les arbustes (Gill et Jackson, 2000). Cette relation est cependant très faible dans les forêts ($R^2= 0.19$).

Une autre corrélation positive existe entre le turnover et le diamètre racinaire. Les racines fines ont un turnover élevé par rapport aux racines moyennes et grosses. La latitude détermine aussi le turnover des racines. Par exemple, le turnover racinaire est plus élevé en région tropicale qu'en région tempérée quelque soit le type d'écosystème considéré. Par contre le turnover racinaire n'est pas sensible à la moyenne annuelle de précipitation et à l'évapotranspiration potentielle (Gill et Jackson, 2000). D'autres études sont nécessaires pour étudier l'effet des facteurs comme : les pathogènes des racines, des radiations solaires et du taux de minéralisation de l'azote (Lauenroth et Gill, 2003).

III.3.4. Méthodes d'estimation de la production racinaire

Les méthodes d'estimation de la biomasse et la production racinaire ont été diversement classées au cours du temps. Schuurman et Goedewaagen (1971) les classent en trois catégories : (i) les méthodes fondées sur les variations de la masse totale de racines dans le sol (ii) celles qui visent une approche semi-quantitative à l'aide des dispositifs appropriés (iii) puis celles qui sont basées sur le bilan de carbone. Une classification plus récente distingue les méthodes directes (carottes séquentielles et carottes de recolonisation) et les méthodes indirectes (Vogt *et al.*, 1998). Les méthodes directes permettent des mesures *in situ* sur le système racinaire. Ce sont les carottes séquentielles, les carottes de recolonisation, les rhizotrons et les minirhizotrons.

Du fait de la lourdeur des méthodes directes et de la difficulté de séparer les racines en fonction de leur état (vivantes et mortes), au moins six méthodes indirectes ont été développées. Celles-ci permettent une prédiction de la biomasse et de la production racinaire

en utilisant des variables fortement corrélées avec la dynamique de croissance racinaire (Vogt *et al.*, 1998). Parmi ces méthodes, on peut citer : le bilan d'azote (Aber *et al.*, 1985; Hendricks *et al.*, 2006; Nadelhoffer *et al.*, 1985), le bilan de carbone (Ägren *et al.*, 1980, Hendricks *et al.*, 2006), l'approche du flux de carbone (Raich et Nadelhoffer, 1989), la corrélation avec les variables abiotique (Vogt *et al.*, 1996). Plus récemment, Gaudinski *et al.* (2001) ont mis au point la méthode de carbone radioactif qui donne une estimation de l'âge moyen de la matière organique en comparant son contenu en carbone radioactif (^{14}C) aux niveaux de carbone radioactif atmosphérique connus, lesquels ont cumulé dans les années 1960 à cause des essais effectués avec les armes thermonucléaires.

III.3.5. La méthode des carottes séquentielles

La méthode directe la plus couramment utilisée est celle des carottes séquentielles de sol, ('sequential soil coring' selon la terminologie anglaise) qui est basée sur des changements des masses de racines vivantes et/ou mortes échantillonnées pendant au moins un an (Nadelhoffer *et al.*, 1985; Ostertag, 2001). Selon Bakker (1998), la fréquence des prélèvements racinaires est fonction de la variabilité de la masse racinaire au cours d'une période d'étude. L'existence d'un pic unimodal pour cette biomasse permet de limiter les prélèvements à quelques périodes correspondants au maximum et au minimum de biomasse racinaire (Burke et Raynal, 1994 ; McLaugherty *et al.*, 1982; Vogt *et al.*, 1986). En cas d'absence d'unimodalité, l'échantillonnage doit être plus fréquent (Persson, 1983). Plusieurs méthodes de prélèvement de carottes de sol sont en effet utilisées comme la tarière hollandaise et l'extraction des monolithes.

On peut recenser au minimum trois méthodes de calcul de la production racinaire à partir des carottes séquentielles. Ces méthodes tiennent compte soit de biomasse seule, soit de la biomasse et de la nécromasse, soit d'une combinaison de la biomasse, la nécromasse et la décomposition racinaire :

- La méthode dite de 'maximum-minimum' ne tient compte que de la variation saisonnière de biomasse (Persson, 1983). La production est définie comme la différence entre la valeur maximale et minimale de biomasse racinaire au cours d'une période d'étude (une année en général).

Production = biomasse maximale – biomasse minimale

Equation III-6

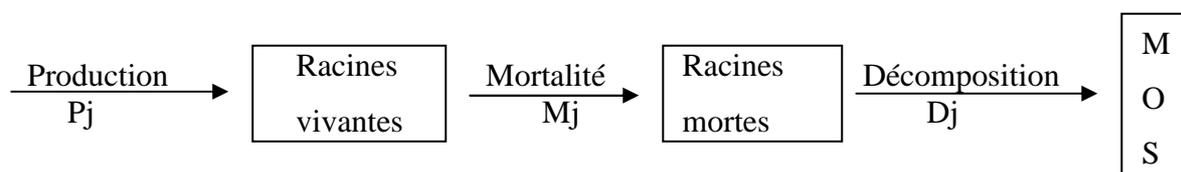
Il existe cependant plusieurs variantes de cette méthode, dont celle introduite par Persson (1978) qui estime la production en sommant toutes les variations positive de biomasse au cours d'une période d'étude.

- La méthode dite d'équilibre de transfert (balancing transfert): c'est une matrice de décision qui prend en compte la variation de la biomasse et la nécromasse entre deux dates de mesure (Tableau III-1, Fairley et Alexander, 1985; Hendricks *et al.*, 2006).

Tableau III-1: Matrice de décision illustrant les différentes équations utilisées pour estimer la production (P), la mortalité (M) et la décomposition (D) racinaire (d'après Fairley et Alexander, 1985).

		Biomasse		
		croissance	Décroissance	
Nécromasse	croissance		$\Delta B_{mort} > \Delta B_{vivant}$	$\Delta B_{vivant} > \Delta B_{mort}$
		$P = \Delta B_{vivant} + \Delta B_{mort}$ $M = \Delta B_{mort}$ $D = 0$	$P = \Delta B_{vivant} + \Delta B_{mort}$ $M = \Delta B_{mort}$ $D = 0$	$P = 0$ $M = -\Delta B_{vivant}$ $D = -\Delta B_{vivant} - \Delta B_{mort}$
	décroissance	$P = \Delta B_{vivant}$ $M = 0$ $D = -\Delta B_{mort}$	$P = 0$ $M = -\Delta B_{vivant}$ $D = \Delta B_{vivant} - \Delta B_{mort}$	

- La méthode des flux compartimentés (compartment-flow method) consiste à distinguer deux compartiments (racine vivante et morte) et trois flux (production, mortalité et décomposition) (Santantonio et Grace, 1987). Cette approche se justifie par le fait que la croissance, la mortalité et la décomposition de racines fines ont lieu simultanément chez certaines espèces.



Ce modèle peut se résumer comme suit :

Soit j un intervalle de temps, défini de i à $i+1$,

La décomposition D_j de racines qui s'est produite à cet intervalle de temps est :

$$D_j = y_i (1 - e^{-k_j j}) \quad \text{Equation III-7}$$

Avec y_i la quantité de racines mortes à l'instant i et k_j le coefficient de décomposition

La production P_j et la mortalité M_j pour l'intervalle de temps j se déduisent de la décomposition D_j , de la biomasse et la nécromasse racinaire par les équations suivantes :

$$M_j = y_{i+1} - y_i + D_j \quad \text{Equation III-8}$$

$$P_j = x_{i+1} - x_i + M_j \quad \text{Equation III-9}$$

Avec y_i et y_{i+1} , les quantités de racines mortes des mois i et $i+1$, et x_i et x_{i+1} sont celles de racines vivantes au cours de la même période.

III.3.5.1. La méthode de carotte de recolonisation

Une autre méthode directe couramment utilisée est la méthode de carottes de recolonisation 'ingrowth cores method' qui consiste à prélever les carottes de sol dans les trous rebouchés sans racines initialement après un prélèvement et à évaluer la production à différents intervalles de temps (Cuevas et Medina, 1988; Persson, 1983; Steele *et al.*, 1997). Comme pour les carottes séquentielles, cette méthode s'appuie sur la variation de masse racinaire au cours du temps.

Deux modes d'installation des carottes de recolonisation sont souvent utilisés (Hendricks *et al.*, 2006; Neill, 1992). Le premier dit à 'long terme' consiste à mettre en place une série de carottes de recolonisation au début d'une étude, et d'en prélever un certain nombre à un pas de temps préalablement défini. Le temps de résidence des carottes augmente au cours de l'étude. Le second dit à 'court terme' permet d'installer, au cours du temps, un nombre limité de carottes de recolonisation et de les prélever selon le pas de temps défini. Dans ce cas, le temps de résidence des carottes reste stable au cours de l'étude.

La production racinaire est estimée en utilisant diverses approches (Hendricks *et al.*, 2006) : (i) la somme des biomasses moyennes des carottes à 'court terme', (ii) le maximum de la biomasse des carottes à 'long terme' (iii) la moyenne de la biomasse des carottes de la dernière série de carottes à 'court terme'.

Dans le cas où les carottes des recolonisation installées au même moment ont des temps de résidence différents, la production est considérée comme la différence de biomasse entre deux dates de récolte successives (Vincent *et al.*, 2006).

III.3.5.2. Le rhizotron et le minirhizotron

Ce sont deux méthodes d'observation directe de la dynamique de croissance du système racinaire. Ces méthodes non destructives permettent le suivi de la croissance individuelle des racines. Ainsi, elles permettent de caractériser au cours du temps, l'élongation, la durée de vie, la mortalité et la durée de vie des racines (De Ruijter *et al.*, 1996; Lauenroth et Gill, 2003). Le rhizotron consiste en une surface vitrée (ou en plexiglas) placée au contact du sol et permettant de suivre la croissance des racines (Green *et al.*, 2005; Jourdan et Rey, 1997; Swords, 1998). Au cours de la dernière décennie, la méthode du minirhizotron s'est largement développée devenant auprès de nombreux chercheurs la méthode favorite d'estimation de la production de racines fines (Hendricks *et al.*, 2006; Lopez *et al.*, 1998; Rytter, 2001; Tierney et Fahey, 2002). C'est une méthode visuelle d'étude de la dynamique de croissance racinaire à travers un tube transparent inséré dans le sol. L'inclinaison du tube est souvent variable selon les études (généralement entre 0 et 45° par rapport à la verticale, De Ruijter *et al.*, 1996; Tierney *et al.*, 2003). Une grande portion du tube est insérée dans le sol alors que la partie extérieure est recouverte d'un plastique opaque pour se soustraire des effets de la pluie et de la lumière. Les images du minirhizotron (racines en croissance et mortes) sont souvent prises avec une caméra ou un scanner. Différents logiciels développés ('Rhizogen' pour les plants agricoles et 'Root' ou 'RhizoDigit' pour les écosystèmes forestiers) permettent une analyse de ces images (Hendrick et Pregitzer, 1992; Jourdan, 2005). Le rhizotron et le minirhizotron permettent une estimation de la production en longueur de racines. Plusieurs méthodes ont été développées permettant de convertir la production en longueur en production en masse (Bernier *et al.*, 2005; Metcalfe *et al.*, 2008; Steele *et al.*, 1997). Cependant, l'utilisation de ces méthodes nécessite en plus du suivi de la croissance racinaire, des mesures de diamètre et de masse racinaire. Toutes les méthodes de conversion présentent chacune des limites puisque des résultats contradictoires sont obtenus lorsqu'elles sont utilisées conjointement dans une même étude (Metcalfe *et al.*, 2008).

III.3.6. Méthode d'estimation du turnover racinaire

En général, le turnover est considéré comme le rapport entre la production et la biomasse racinaire moyenne au cours d'une période d'étude (Aerts *et al.*, 1992; Burke et Raynal, 1994).

$$\text{Turnover racinaire} = \frac{\text{production racinaire annuelle}}{\text{biomasse racinaire moyenne}}$$

Equation III-10

Mais, les auteurs ont considéré diversement le terme de la biomasse racinaire rendant difficile les comparaisons de différentes estimations du turnover. Ainsi, ils ont utilisés la biomasse racinaire maximale (Dahlman et Kucera, 1969 cités par Gill et Jackson, 2000), minimale (Hendrick et Pregitzer, 1993) ou la biomasse racinaire à la fin d'une saison de croissance (le Goff et Ottorini, 2001).

Une autre approche, utilisée principalement sur les données des rhizotron et de minirhizotron considère la production comme l'inverse de l'âge des racines.

$$\text{Turnover racinaire} = \frac{1}{\text{l'âge médian de racines fines}}$$

(Fahey *et al.*, 1999) Equation III-11

III.3.7.Synthèse : une diversité de méthodes de prélèvement et d'estimation de la production racinaire

Diverses méthodes de calcul de la production racinaire, spécifiques à chaque méthode de prélèvement ont été développées au cours du temps.

Cependant, il n'existe pas de consensus entre chercheurs sur une méthode d'estimation appropriée à chaque espèce végétale. Les principales méthodes utilisées donnent souvent des résultats contradictoires lorsqu'elles sont utilisées conjointement dans un même peuplement (Burke et Raynal, 1994; Hendricks *et al.*, 2006; Hertel et Leuschner, 2002; Ostonen *et al.*, 2005; Rytter, 1999; Tierney et Fahey, 2002). Par exemple, dans un même peuplement, Steele *et al* (1997) obtiennent des valeurs de production 2 à 4 fois supérieures avec la méthode de minirhizotron comparée avec celle de carotte de recolonisation.

Des interrogations subsistent donc sur la méthode d'étude appropriée à chaque espèce et à chaque écosystème.

IV. ARCHITECTURE RACINAIRE

IV.1. Introduction

L'architecture d'un système racinaire résulte de l'effet des facteurs internes, qui s'expriment en fonction de l'environnement dans lequel ce système se développe. Il englobe sa topologie, qui définit l'agencement des différents éléments constitutifs du système et sa géométrie. Les principales fonctions du système racinaire (ancrage et absorption hydro-minérale) sont fortement dépendantes de son architecture. Dans cette étude, l'architecture du système racinaire de l'Eucalyptus a été caractérisée à travers une analyse architecturale réalisée dans des peuplements d'âge différents constituant une chronoséquence.

L'objectif de cette étude est de mettre en évidence les différents types racinaires existants chez l'Eucalyptus et leur dynamique de mise en place au cours du temps. Cette typologie racinaire reposera d'abord sur l'ordre topologique des différents éléments constitutifs du système. Ceux-ci seront ensuite assemblés dans des groupes homogènes sur la base des caractéristiques morphologiques et physiologiques identiques.

Une approche expérimentale complémentaire sera utilisée dans cette étude afin de pallier les limites de chaque méthode d'analyse de l'architecture racinaire : il s'agit de l'excavation de tout ou partie du système racinaire et la technique d'observation par rhizotron qui permet un suivi de la cinétique de mise en place des différents types racinaires.

IV.2. Parcelles de la chronoséquence

La démarche de l'analyse architecturale nécessite un suivi de la croissance du système racinaire à différents âges. L'approche chronoséquence suppose que tous les peuplements utilisés dans la séquence représentent les principaux stades de développement d'une même plantation. Ceci sous-entend qu'aucun paramètre autre que l'âge ne diffère entre eux (Ranger *et al.*, 1996). Cette hypothèse est vérifiée *a posteriori* dans notre étude à travers les mesures de croissance en hauteur des différents peuplements étudiés (Figure IV-1).

La proximité des peuplements retenus dans cette étude (Figure IV-2), et leur mode de conduite confortent cette hypothèse dans un massif d'Eucalyptus où des différences de production en fonction de la topographie et de la fertilité des sites ont été mises en évidence (Bouillet *et al.*, 2000).

En effet, tous les peuplements de notre chronoséquence sont situés dans un rayon de 500 m sur le site de Kondi. Ce sont des futaies mises en place sur des savanes et qui ont bénéficié d'une sylviculture identique (préparation mécanique du sol, fertilisation à la plantation (150g/plant de NPK 13-13-21) et en cours de rotation, entretien chimique au glyphosate pour l'élimination des adventices). Ces peuplements sont âgés de 4 mois, 6 mois, 1 an, 4 ans et 14 ans. Les trois premiers constituent un peuplement unique suivi au cours du temps, tandis que les deux autres sont des peuplements différents. Le choix des trois premiers peuplements se justifie par la nécessité de mesurer l'architecture racinaire pendant la phase d'installation du système racinaire de l'Eucalyptus. Le peuplement de 4 ans est proche de l'âge d'exploitation des Eucalyptus (qui a lieu généralement entre 6 et 7 ans). Enfin, le peuplement de 14 ans permet de suivre l'architecture racinaire au delà de l'âge d'exploitation.

Toutes les parcelles de la chronoséquence, comme toutes celles couvrant le massif d'Eucalyptus sont issues des plants produits par bouturage, qui est la seule technique de production des plants utilisée dans les plantations industrielles au Congo (Bouvet, 1999). Les principales caractéristiques des peuplements de la chronoséquence sont présentées dans le Tableau IV-1.

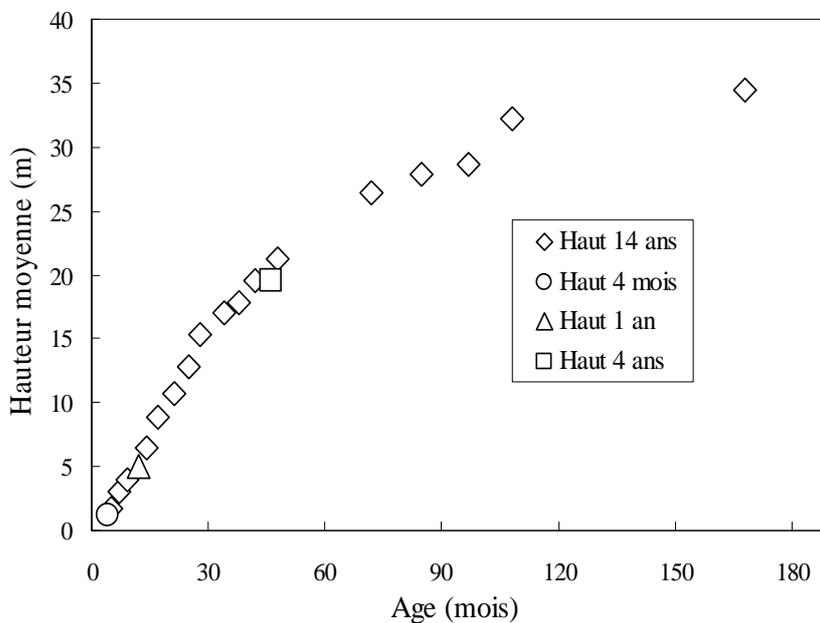


Figure IV-1 : Croissance en hauteur des peuplements de la chronoséquence. Cette courbe de croissance a été établie à partir des données du peuplement de 14 ans, grâce aux mensurations effectuées au cours de sa croissance. Les hauteurs des peuplements de 4 mois, 1 an et 4 ans s'intègrent bien dans cette courbe.

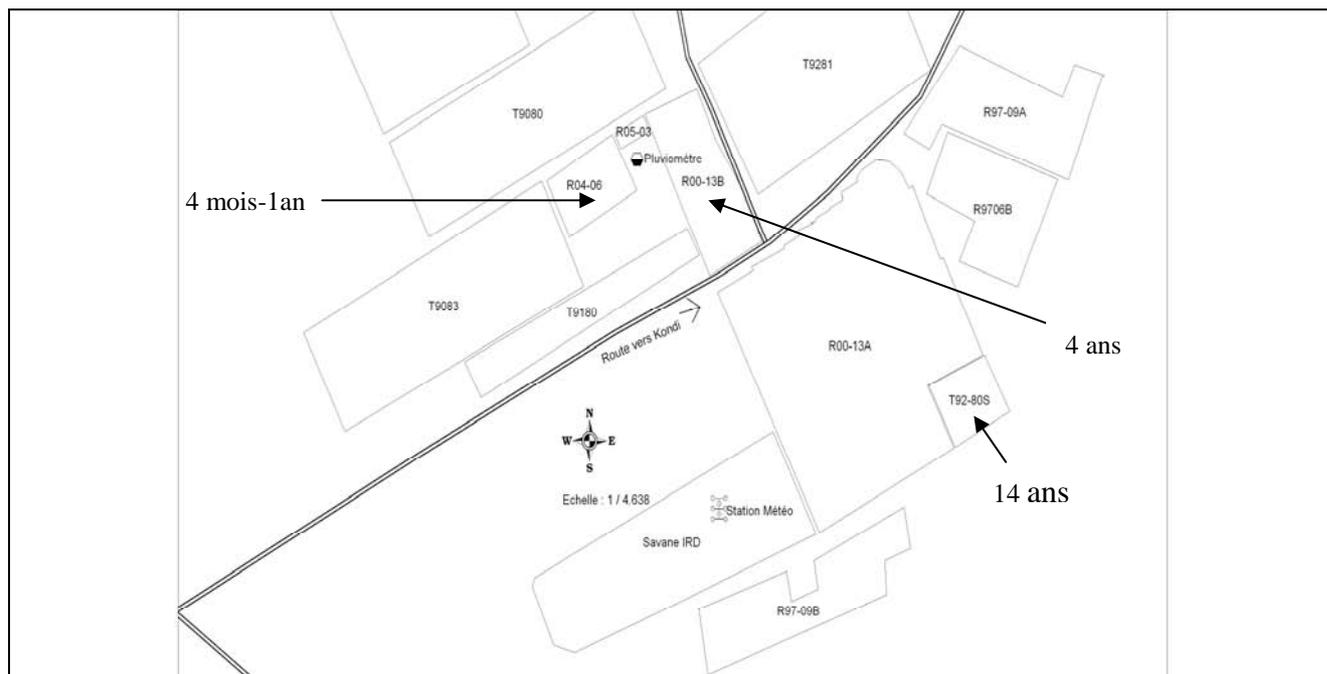


Figure IV-2 : Disposition des parcelles de la chronoséquence sur le site de Kondi (Réalisation : S. Dzomambou)

Tableau IV-1: Principales caractéristiques des peuplements de la chronoséquence et les différentes mesures effectuées.

N° essai	T9280S	R0013B	R04-06	R04-06	R04-06	pépinière
Age (mois, année)	14 ans	4 ans	1 an	6 mois	4 mois	0-2 mois
Densité de plantation (tiges ha ⁻¹)	532	532	532	532	532	
Ecartement (cm)	3,80×4,70	3,80×4,70	3,80×4,70	3,80×4,70	3,80×4,70	
Circonférence moyenne à 1,30 m (cm)	75,18	39,8	12			
Hauteur moyenne (m)	34,5	19,5	5	1,7	1,2	
Mesures réalisées	- croissance - architecture	- architecture				

IV.3. Analyse architecturale

Une démarche expérimentale complémentaire est utilisée dans l'analyse de l'architecture du système racinaire de l'Eucalyptus : une approche dynamique et une approche statique.

IV.3.1.L' approche dynamique.

La technique d'observation de la dynamique racinaire à l'aide des rhizotron, utilisée classiquement chez les arbres tropicaux (Green *et al.*, 2005; Jourdan et Rey, 1997; Metcalfe *et al.*, 2008) a été adoptée dans cette étude. Elle permet l'étude de la cinétique de mise en place des différents axes du système racinaire et la caractérisation des processus de croissance et de ramification (Jourdan et Rey 1997; Vogt *et al.*, 1998). En permettant un suivi de la croissance individuelle des racines, cette méthode permet en outre de caractériser la mortalité, la durée de vie et la décomposition des racines (De Ruijter *et al.*, 1996; Lauenroth et Gill, 2003).

IV.3.1.1. Installation des rhizotrons :

Ce travail complète une étude antérieure réalisée dans trois peuplements (9 mois, 2 ans et 4 ans; Thongo M'bou, 2003 ; Thongo M'bou *et al.*, 2008).

Les rhizotrons ont été installés dans le peuplement de 14 ans et suivis pendant une année complète intégrant une saison sèche et deux saisons de pluies. En considérant la forte extension latérale des racines d'Eucalyptus, nous considérons que les racines interceptées dans les rhizotrons sont issues non seulement de l'arbre devant lequel il est installé, mais aussi probablement des arbres voisins (Thongo M'bou *et al.*, 2008). Ainsi, parmi les arbres représentatifs de la parcelle, 3 ont été choisis à des endroits propres (sans mauvaises herbes, et arbustes) et sans arbres morts dans le voisinage.

Des surfaces vitrées carrées de 90 cm de côté ont été installées contre les parois du sol à 1,5 m des arbres échantillonnés. Elles ont été disposées en tassant le sol de manière uniforme sur toute la surface de la vitre. Deux rhizotrons ont été installés de part et d'autre de chaque arbre échantillonné, un en position sub-verticale et un en position sub-horizontale (Figure IV-3). Le premier est incliné de 20° par rapport à la verticale et explore le sol jusqu'à 85 cm de profondeur et le second est incliné de 30° par rapport à l'horizontale et explore la surface du sol (45 premiers cm de profondeur). Au total six rhizotrons (trois verticaux et trois horizontaux) ont été installés dans le peuplement étudié.

Un film plastique transparent était collé sur la vitre afin de calquer les segments racinaires en élongation à l'aide des feutres indélébiles multicolores (une couleur par date de mesure) deux fois par semaine pendant toute la durée de l'étude. Afin de reproduire les conditions d'obscurité du milieu naturel, la vitre était recouverte d'un film plastique opaque et l'ensemble du dispositif était protégé par un toit en tôle contre les intempéries (pluie, vent).

Les rhizotrons ont été rafraîchis quand ils étaient pleins de racines ou endommagés par les intempéries. Le rafraîchissement consiste à enlever la vitre et à couper les racines, puis à refaire un bon contact sol/vitre. Les mesures ont été réalisées au cours de la période de décembre 2004 à novembre 2005.



Figure IV-3 : Vue d'ensemble des deux types de rhizotrons (ici dans un jeune peuplement autre que celui utilisé dans cette étude, A), un rhizotron vertical après installation (B) et racines en croissance dans un rhizotron horizontal (C).

IV.3.1.2. Numérisation des données de rhizotron : le logiciel RhizoDigit

Pour être exploitable, les élongations racinaires mesurées à travers le rhizotron doivent être numérisées. Pour cela, nous nous sommes servi d'une table à digitaliser de surface 61 cm x 91 cm (Summagrid V, GTCO CalComp Inc., Columbia, MD, USA) et du logiciel RhizoDigit mis au point au CIRAD (Jourdan, 2005). Ce logiciel permet une acquisition semi-automatique des données de croissance racinaire. Il permet ensuite de générer et de gérer une base de données comprenant les dates d'apparition et la longueur des segments racinaires entre deux dates de mesures. Ces informations ont permis d'estimer la vitesse de croissance racinaire de ces segments en divisant la longueur atteinte entre deux dates de mesure par le nombre de jours qui s'écoulent entre elles. Une vitesse de croissance moyenne mensuelle a été estimée à partir des mesures hebdomadaires.

IV.3.2. Approche statique

Cette approche vise l'étude de la morphologie et de la géométrie du système racinaire à travers ses différents stades de développement. Les techniques de mesures sont essentiellement des excavations totales ou partielles du système racinaire.

IV.3.2.1. En pépinière

L'analyse de l'architecture racinaire des plants a été réalisée à la pépinière industrielle de Kissoko. Les jeunes plants utilisés ont été obtenus par bouturage après recepage des arbres dans le parc multiplicatif. Les détails de la procédure sont analogues à celle utilisée pour la production des boutures utilisées pour la mesure de la respiration racinaire (Voir chapitre V). Les boutures ont été repiquées dans des pots de 10 litres ou des sacs de 100 litres pour des plants devant être observés tardivement à partir de deux mois après le repiquage (Figure IV-4). Une à deux boutures ont été repiquées dans le premier type de conteneur et quatre à cinq dans le second. Le substrat utilisé a été la terre de surface récoltée dans le massif d'Eucalyptus puis stérilisée (par chauffage au feu à bois pendant 5h environ). Tous ces conteneurs ont été placés sous une ombrière pendant un mois environ, puis à l'air libre après le retrait de l'ombrière jusqu'à la fin de l'expérimentation. Un arrosage automatique a été réalisé au brumisateur trois fois dans la journée (matin, midi et soir) pendant les trois mois de l'expérimentation. Les fertilisations suivantes ont été réalisées au cours de la phase de croissance des boutures (Saya *et al.*, 2008) :

- Fertilisation à l'hakaphos rouge (NPK 8-12-24, +4% magnésium et des oligoéléments) à 0,09g/plant une fois par semaine depuis le repiquage jusqu'à 4 semaines,
- Fertilisation au NPK : (13-13-21) à 5g/plant à 6 semaines, puis 10 semaines après le repiquage.



Figure IV-4 : Jeunes plants cultivés dans le sacs de 100 litres sous combrière (A) et dans les pots de 10 litres (B) à la pépinière de Kissoko. Système de stérilisation de la terre avec le bois de chauffe à la pépinière de Kissoko (C).

Les mesures d'architecture ont débuté un mois après le repiquage des boutures, à l'émission des premières racines adventives. Le taux de réussite de l'enracinement des boutures a été de 90%. 10 à 15 jeunes plants ont été échantillonnés toutes les semaines pendant un mois, puis à deux mois après le début de l'enracinement. Les plants ont été sortis des conteneurs avec précaution afin d'éviter la casse des racines encore très fragiles. Le système racinaire a ensuite été nettoyé à l'eau et placé sur un plan horizontal pour les mesures d'architecture.

Deux campagnes de mesures ont été réalisées. La première a eu lieu au cours de la période de décembre 2004 à mars 2005. Une deuxième campagne a été nécessaire une année après (décembre 2005 à mars 2006) et portait essentiellement sur les racines secondaires (portées par les primaires) dont l'échantillonnage a été faible au cours de la première campagne. En effet, ces racines en croissance, de couleur blanche, flétrissent rapidement dès leur sortie de terre, limitant ainsi le nombre des observations sur une courte durée.

IV.3.2.2. Au champ

Les mesures ont été réalisées dans tous les peuplements de la chronoséquence (4 mois, 6 mois, 1 an, 4 ans et 14 ans). 6 à 10 plants ont été échantillonnés dans les différentes classes de circonférence. Après abattage des arbres choisis, le système racinaire a été excavé pour l'analyse de son architecture. Le type d'excavation variait en fonction du type racinaire à analyser. Dans le cas des arbres destinés à mesurer l'architecture des racines fines et grosses, les excavations ont été réalisées manuellement afin de sortir un maximum de racines intactes. Cependant sur d'autres arbres, nous avons décidé de mesurer uniquement les paramètres des racines moyennes et grosses. Dans ces conditions les arbres ont été excavés au couteau à air comprimé (Figure IV-5) jusqu'à 1m de profondeur environ. C'est une lance qui permet de souffler l'air sur le sol afin de mettre à nu le système racinaire grâce à une pression d'air de 6 bars provenant d'un compresseur auquel elle est raccordée. Elle présente l'avantage de dégager rapidement les moyennes et grosses racines de surface sans dommage. Mais cet outil s'est révélé moins efficace au delà de 1 m de profondeur en raison de la difficulté d'évacuation de la terre. Nous avons alors eu recours à une excavation manuelle à la pelle pour les horizons plus profonds. La profondeur maximale d'excavation a été d'environ 3 m.



A



B



C

Figure IV-5 : Excavation du système racinaire d'un jeune plant au couteau à air comprimé (A), puis à la pelle (B). Un exemple d'un système racinaire excavé par les deux méthodes dans le peuplement de 4 ans (C).

IV.3.2.3. Paramètre décrits lors de l'analyse architecturale (en pépinière et au champ)

La première étape de l'analyse architecturale consistait à identifier toutes les racines primaires émises à partir du tronc qui constituent la macrostructure sur laquelle toutes les autres racines vont se rattacher. On attribuait un numéro à chacune d'elles. Leur profondeur d'insertion au niveau du sol a aussi été notée. Les racines secondaires échantillonnées ont été repérées par rapport à la distance d'insertion sur les racines porteuses. On leur attribuait aussi un numéro d'identification qui prenait en compte l'ordre topologique et la racine porteuse. Un effort a été accompli pour échantillonner un nombre important de racines dans différents ordre topologiques. L'ordre topologique maximal observé dans cette étude est 5. La forme du système a été estimée par la mesure de la profondeur du front d'enracinement ainsi que son extension latérale. Des mesures d'orientation (angle d'insertion) ont été prises sur chaque racine observée. D'éventuels changements de direction de la croissance racinaire dans le plan horizontal étaient caractérisés par une mesure de la distance la reorientation par rapport à l'origine de l'axe porteur. Le nombre et la distance à l'origine de l'axe porteur des réitérations sont aussi notés.

La ramification a été décrite quantitativement par un comptage des racines portées par chaque racine étudiée ainsi que la mesure de la longueur de la zone apicale non ramifiée (LZANR). Cependant dans certains cas (notamment pour les racines les plus longues), ce comptage a été réduit à certaines portions de la racine.

Pour les caractéristiques morphologiques et structurales, les observations ont portées sur la couleur, le diamètre basal, apical et le diamètre le long de l'axe racinaire. Un effort a été accompli pour caractériser la mortalité de certains axes racinaires sur la base des critères visuels (couleur, texture ...). Enfin des observations qualitatives portant sur l'état (vivante, morte, en croissance), la couleur, et la texture racinaire ont été réalisées. Tous les paramètres mesurés lors de l'analyse architecturale sont resumés dans le Tableau IV-2.

Tableau IV-2: Paramètres racinaires mesurés lors de l'analyse architecturale

Etudes	Objectifs	paramètres
Densité de ramification	Définir la colonisation du milieu par les racines	Nombre total de racines portées par une racine ou sur une portion
Profondeur d'enracinement	Evaluer l'occupation maximale du sol en profondeur	Profondeur maximale
Extension latérale	Evaluer l'occupation maximale du sol par les racines latérales	Longueur maximale
Morphologie et structure du système	Dimensions et caractéristiques des racines	Longueur, diamètre couleur, état, texture
Morphologie Direction dans l'espace	Orienter la racine dans le plan vertical et horizontal	angle d'insertion
Morphogénèse	Décrire la ramification	densité de ramification, LZANR
Mortalité racinaire	Définir les causes de la mortalité	Durée de vie racinaire
Evolution des dimensions physiques du système	Déterminer l'augmentation en longueur et en épaisseur du système	Accroissement longitudinal, accroissement radial, vitesse de croissance axiale
Rythme et cinétique de la croissance	Caractériser la cinétique et la périodicité de l'élongation	Période, amplitude du rythme de l'élongation

IV.4. Résultats

IV.4.1. Typologie des éléments du système et unité architecturale

L'Eucalyptus possède un système racinaire très ramifié et complexe. La définition de sa typologie s'est faite en deux étapes. La première a consisté à définir des classes racinaires *a priori* en se basant sur l'ordre topologique (Le Roux et Pagès, 1994 ; Jourdan et Rey, 1997).

Par convention, le pivot est considéré comme racine d'ordre 1 (Danjon *et al.*, 2005). En l'absence d'un pivot sur les plants d'Eucalyptus produits par bouturage, nous avons considéré l'ordre 1 comme celui composé des racines adventives émises sur la tige. Elles porteront des racines d'ordre 2, qui porteront les racines d'ordre 3 et ainsi de suite (Figure IV-6). Nous noterons donc R1 les racines primaires, R2 les racines secondaires, R3 les racines tertiaires et R4 les racines quaternaires, et R5 les racines d'ordre 5. La deuxième étape a permis à définir les analogies entre les types racinaires appartenant à un même ordre topologique en fonction de leur caractéristiques morphologiques et fonctionnelles identiques (Atger et Edelin, 1994; Jourdan et Rey, 1997; Pagès, 1999). Un regroupement des racines d'ordre topologique différent est également possible selon les mêmes caractéristiques.

La signification de la terminologie utilisée dans cette étude pour désigner les différents types racinaires de l'Eucalyptus est présentée dans le Tableau IV-3.

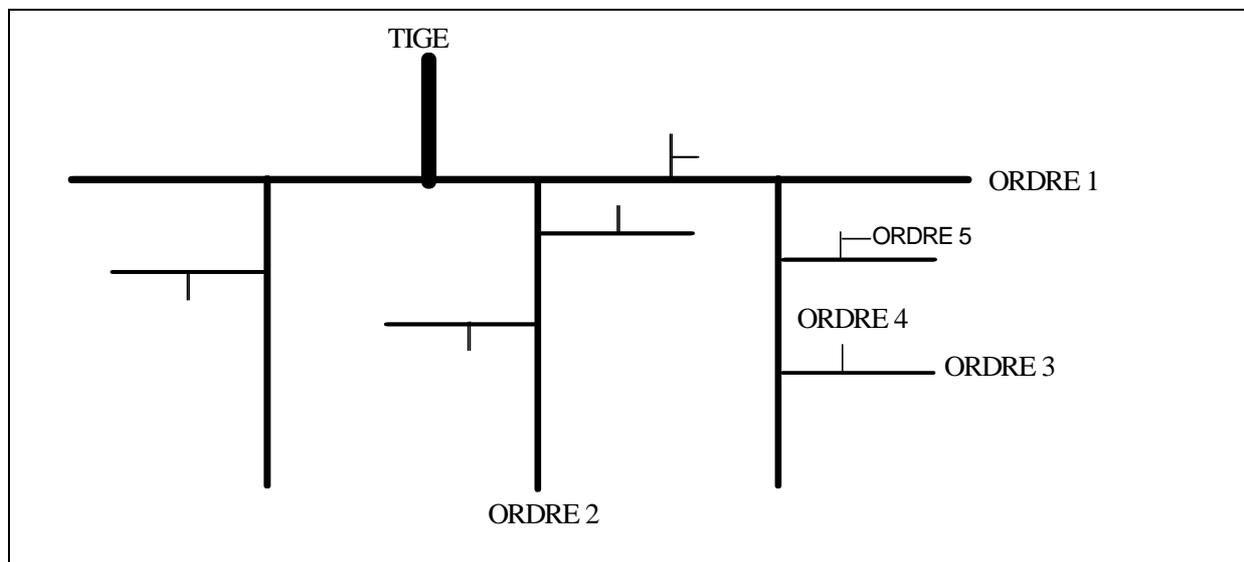


Figure IV-6 : Représentation schématique des ordres topologiques de l'Eucalyptus

Tableau IV-3: Terminologie utilisée par caractériser les différents types racinaires chez l'Eucalyptus.

Types racinaires	Symboles	Significations
Rx-PL-ST	R= racine x= ordre topologique PL= plagiotope ST= système tardif	On considère ce type comme tardif par rapport à un pivot, Si les observations étaient réalisées sur un semis
Rx-T	R= racine x= ordre topologique T= traçante	Type traçant ayant un diamètre peu variable le long de l'axe
Rx-FC	R= racine x= ordre topologique FC= fine courte	Ce type est court par rapport aux racines fines longues
Rx-FL	R= racine x= ordre topologique FL= fine longue	Ce type est long par rapport aux racines fines courtes
Rx-Pi	R= racine x= ordre topologique Pi= pivot	Pivot distal emis loin de la base de la racine porteuse
Rx-Pi-ST	R= racine x= ordre topologique Pi= pivot ST= système tardif	Ce type est tardif par rapport au pivot distal et emis autour de la base de la racine porteuse

IV.4.1.1. En pépinière

Les racines primaires ont été suivies au cours de notre première campagne de mesure de décembre 2004-mars 2005, aux âges suivants : 33j, 38j, 47j, 54j, 60j, 68j, 92j et 95 j après le repiquage des boutures dans les conteneurs. Cependant les racines secondaires ont fait l'objet d'une autre étude une année après les racines primaires (décembre 2005-mars 2006). Les observations ont eu lieu 37j, 48j et 51 j après le repiquage.

a/ Les racines primaires (R1-PL-ST)

Ce sont essentiellement des racines primaires, adventives, émises à différentes profondeurs du sol (Figure IV-7). Elles apparaissent environ 4 semaines après le repiquage des boutures dans les conteneurs (pots, sacs). Elles sont entièrement blanches au début à l'émission mais certaines se subérifient au cours du temps à partir de la base. Le nombre de racines primaires émises augmente avec l'âge des plants (Figure IV-8). Il y a en moyenne cinq racines primaires à 95 jours alors qu'il en avait que deux à 33 jours.



Figure IV-7: Système racinaire d'un jeune plant en pépinière.

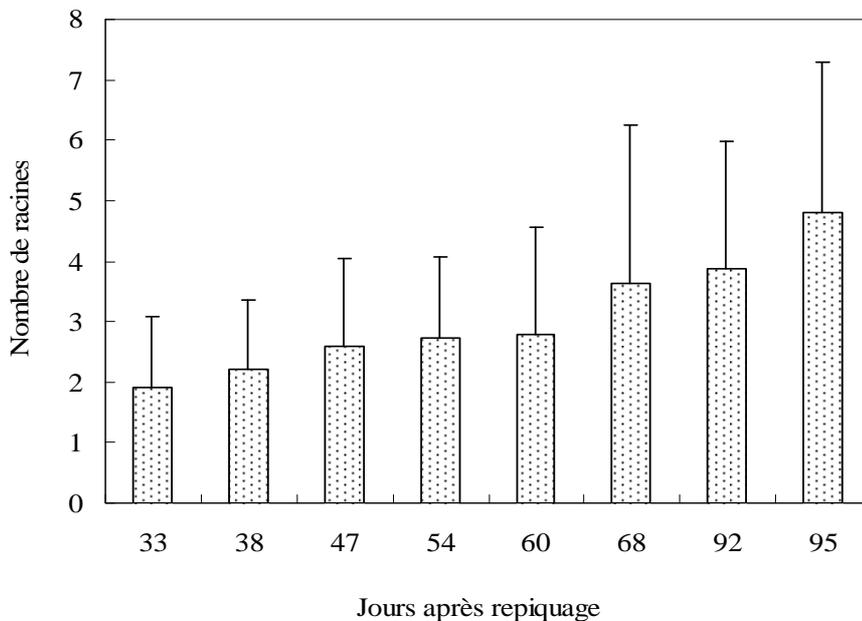


Figure IV-8: Evolution du nombre moyen des R1-PL-ST émises en pépinière, $10 < n < 15$ (n est le nombre de plants). Les barres représentent les écarts types.

La croissance en diamètre des R1-PL-ST est relativement faible au cours de premières semaines qui suivent leur émission (Figure IV-9). Ce diamètre varie entre 0,6 et 0,8mm entre 33 et 54 jours. Il augmente considérablement à partir de 60 jours pour dépasser 1 mm de diamètre. A 92 jours le diamètre basal moyen des racines est de 2 mm.

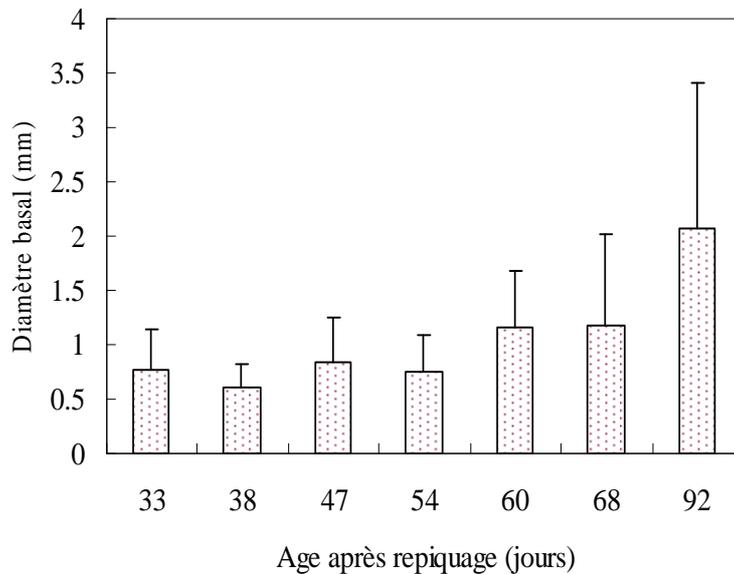


Figure IV-9 : Evolution du diamètre basal moyen des R1-PL-ST pendant la phase juvénile en pépinière ($17 < n < 36$ pour tous les âges). L'échantillon à 95 jours est très faible. Les barres représentent les écarts types.

Les R1-PL-ST ont une croissance axiale indéfinie. Les résultats présentés par la Figure IV-10 montrent que la longueur totale de ces racines évolue en fonction du temps selon une fonction exponentielle pendant cette phase juvénile. La longueur moyenne varie faiblement au cours des premiers jours qui suivent leur apparition. Elle est de l'ordre de 19 cm entre 33 et 47 jours. Elle augmente ensuite à partir du 54^e jour pour atteindre le maximum de 75 cm à 95 jours (Figure IV-10).

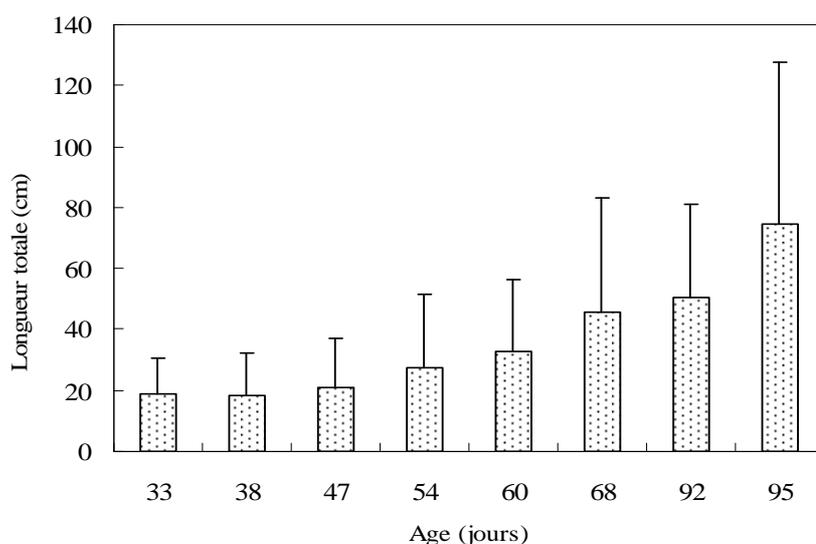


Figure IV-10: Longueur totale moyenne des R1-PL-ST à chaque date de mesures en pépinière. $11 < n < 32$ pour tous les âges. Les barres représentent les écarts types.

b/ Les racines secondaires

Les racines secondaires sont émises de manière acropète sur les racines porteuses (R1-PL-ST). Deux types des racines fines ont été observés : les racines fines longues (R2-FL) et les racines fines courtes (R2-FC). Les deux types ont un diamètre basal similaire, mais se distinguent par leur longueur totale plus importante pour le premier type. Mais il n'apparaît en général que peu de R2-FL par rapport aux R2-FC.

Le diamètre basal moyen des R2-FC, peu variable (0,27-0,31mm) est de 0,29 mm en moyenne aux trois dates de mesure (37, 48 et 51 jours après le repiquage). La distribution des ces racines montre que plus de la moitié des racines observées ont un diamètre compris dans les classes de 0-0,45 mm à 37 et 48 jours (Figure IV-11).

La longueur totale des R2-FC portées par les R1-PL-ST varie faiblement au cours des premiers jours qui suivent leur émission. Les valeurs moyennes de longueurs sont de $4,40 \pm 2,55$ cm ($n=22$) et $3,40 \pm 2,16$ cm ($n=12$) à 37 et 48 jours après le repiquage des boutures respectivement. Un suivi de cette croissance aux âges supérieurs à 48 jours aurait permis de mieux caractériser son évolution au cours du temps. La longueur totale moyenne de R2-FL est de 8,22 cm. Cependant cette moyenne est calculée avec un échantillon faible ($n=4$). Certaines de ces racines fines secondaires (longues et courtes) portent des ramifications (R3-FC) à partir de 48 jours après le repiquage, que nous n'avons pas pu mesurer en raison de leur petite dimension et de leur fragilité.

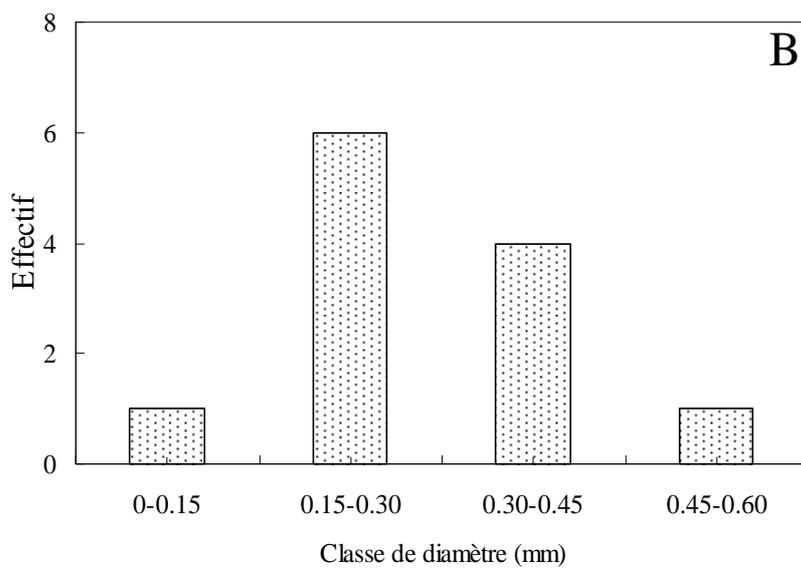
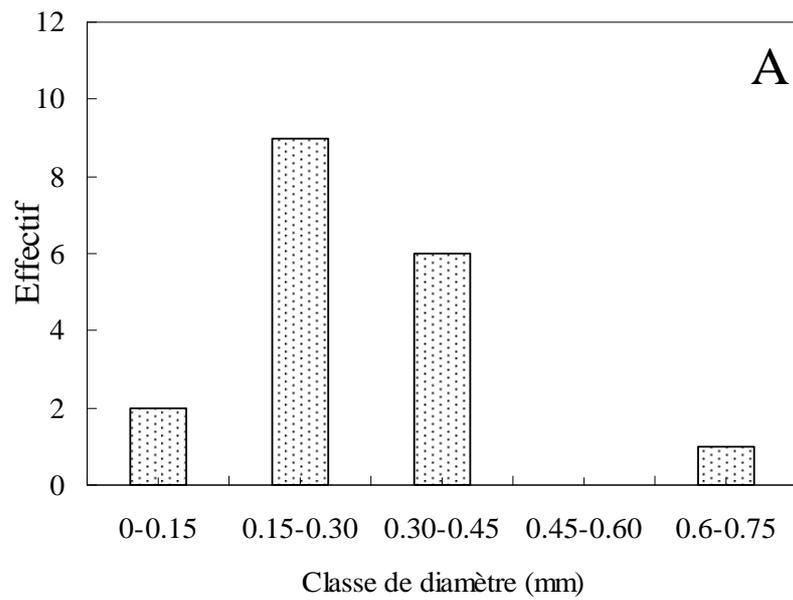


Figure IV-11: Diagramme de distribution du nombre de racines fines (R2-FC) dans les classes de diamètre (mm) à 37 (A) et 48 jours (B) après le repiquage.

IV.4.1.2. Au champ

a/ Les racines primaires

Le diamètre basal des R1-PL-ST augmente avec l'âge des peuplements. Il est de $5,01 \pm 4,26$ à 4 mois (n=68) ; $7,29 \pm 5,47$ à 6 mois (n=95); $19,38 \pm 15,14$ à 1 an (n=65); $54,32 \pm 28,28$ à 4ans (n=54) et $47,19 \pm 30,46$ mm à 14 ans (n=23). La distribution de ce type racinaire dans différentes classes de diamètre (Figure IV-12) montre que plus de la moitié des racines étudiées ont un diamètre inférieur à 30 mm dans les jeunes peuplements (4-6mois, 1 an) et à 75 mm dans les peuplements âgés (4-14 ans).

La longueur totale des R1-PL-ST augmente avec l'âge des peuplements (Figure IV-13). Elle est de 920 cm à 14 ans, alors qu'elle était de 110 cm à 4 mois. Au cours de leur croissance, ces racines plagiotropes émettent des réitérations (fourches), qui dupliquent leur structure (Figure IV-14). En moyenne, un axe racinaire peut émettre 2 réitérations sur les R1-PL-ST de 4 mois à 1an. A 14 ans, on dénombre en moyenne 3 réitérations avec un maximum de 5 réitérations sur certaines racines. Les distances de ces réitérations par rapport à la base de la racine varient avec l'âge des peuplements. Ainsi, les premières réitérations des R1-PL-ST sont émises en moyenne à 50 cm, 108 cm, 120 cm et 328 cm de la base de la racine à 4 mois, 6 mois 1 an et 14 ans respectivement. Ce qui représente chaque fois environ le tiers de la longueur totale de ce type racinaire.

Un nouveau type racinaire primaire traçant (R1-T) apparaît dans les peuplements âgés d'Eucalyptus. Dans notre chronoséquence, il n'a été clairement observé qu'à partir de 4 ans (Figure IV-15). Ce type racinaire émis tardivement est caractérisé principalement par un diamètre basal moyen très faible par rapport à celui des R1-PL-ST ($9,51 \pm 5,07$ et $11,87 \pm 4,46$ mm à 4 et 14 ans respectivement). En outre, il ne porte pas de pivot et son diamètre varie faiblement le long de l'axe par rapport aux fortes variations observées sur les R1-PL-ST (Figure IV-16). Sa longueur totale est de 761 ± 331 cm à 14 ans. Le nombre de mesures est cependant faible (n=6).

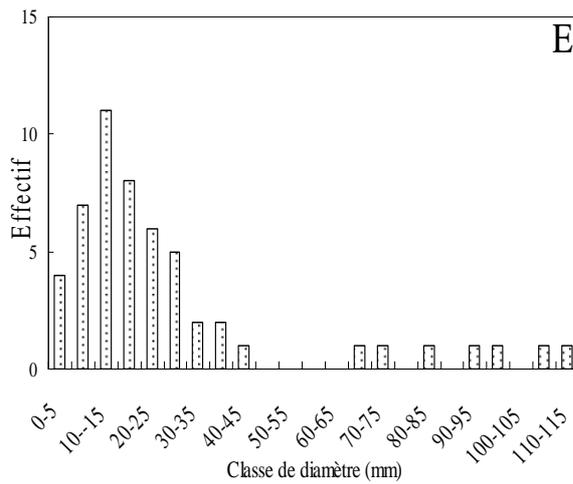
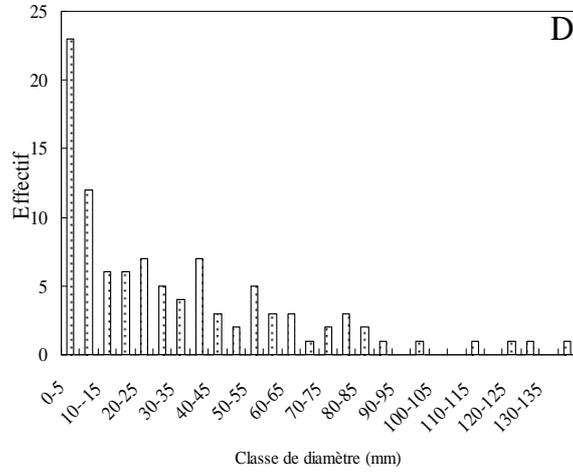
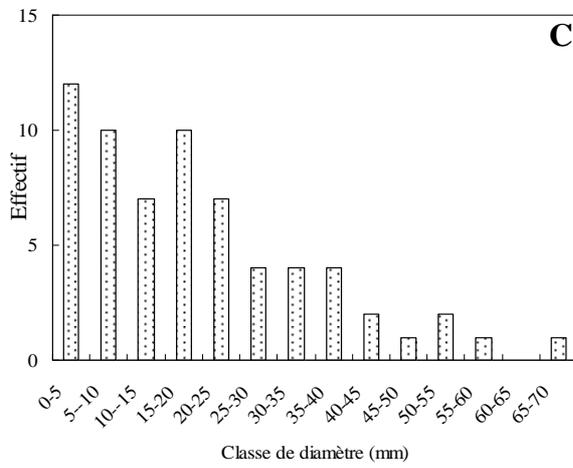
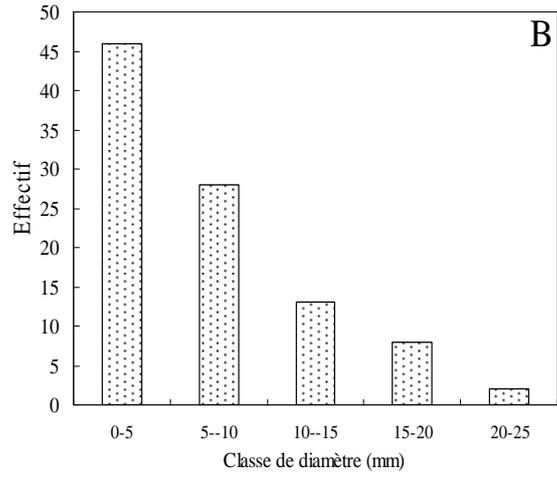
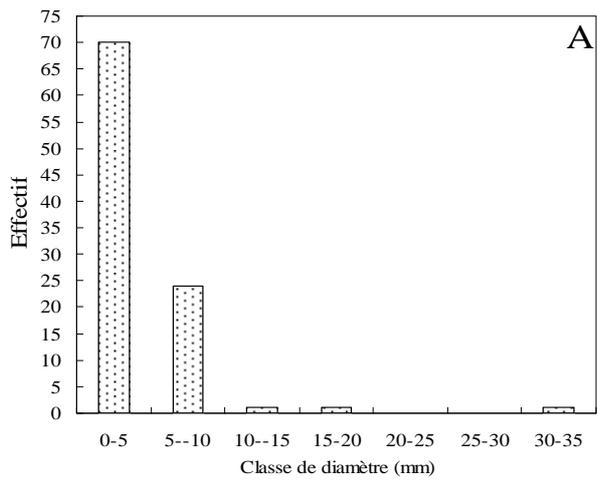


Figure IV-12: Diagramme de distribution en fréquence de diamètre basal des R1-PL-ST à 4 mois (A), 6 mois (B), 1 an (C), 4 ans (D) et 14 ans (E).

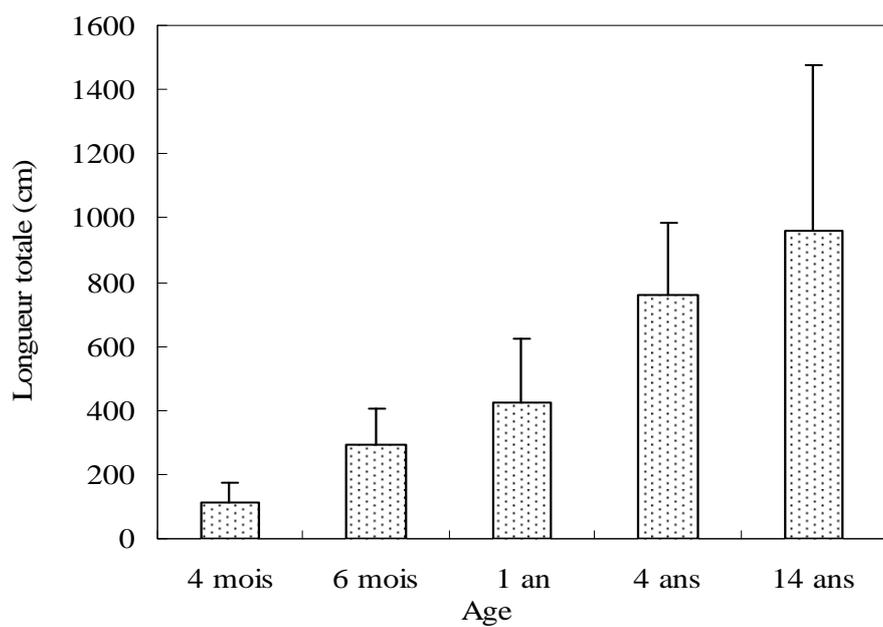


Figure IV-13: Evolution de la longueur totale moyenne des racines des R1-PL-ST dans les peuplements de la chronoséquence ($10 < n < 52$). Les barres représentent les écarts types.



Figure IV-14: Rétération sur un système racinaire d'Eucalyptus à 4 mois au champ.

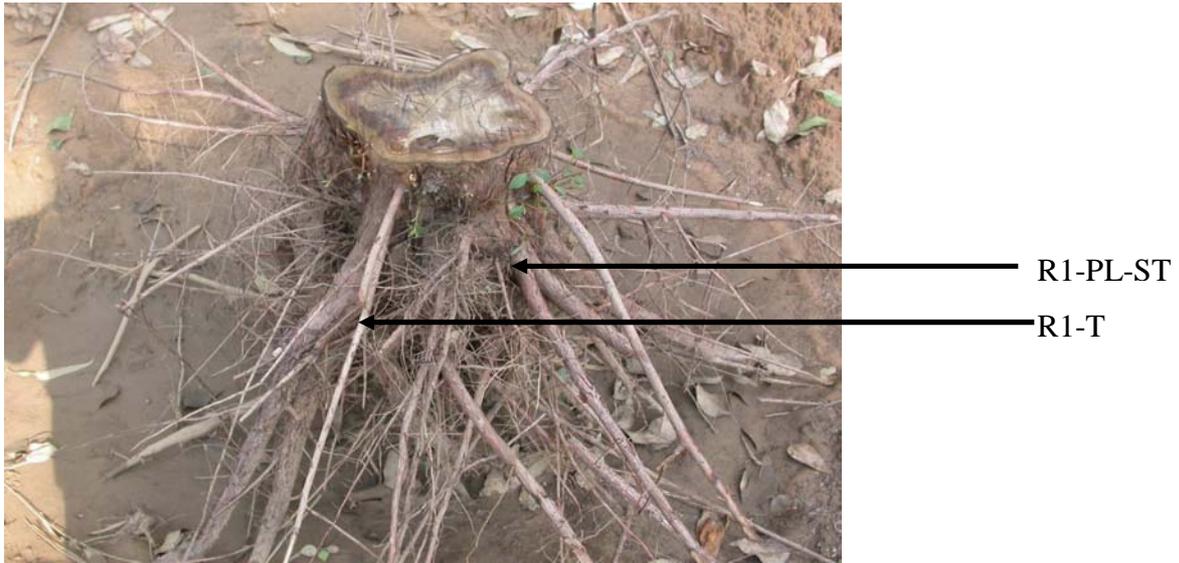


Figure IV-15: Photo d'un système racinaire dans le peuplement de 14 ans. Illustration d'un type primaire tardif (R1-T).

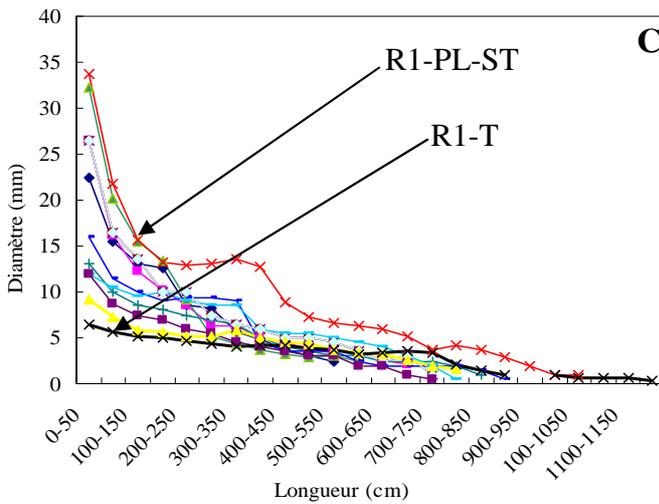
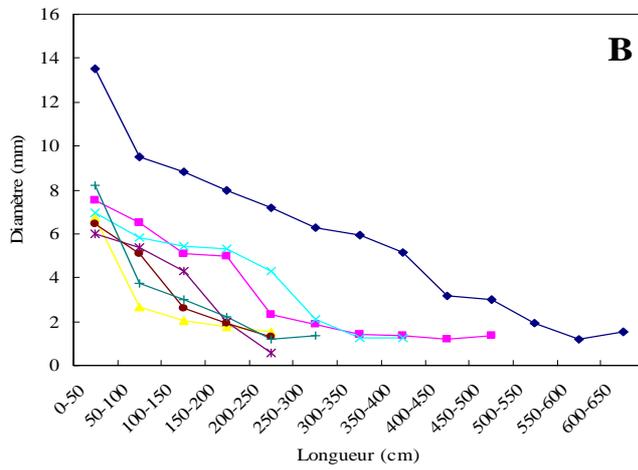
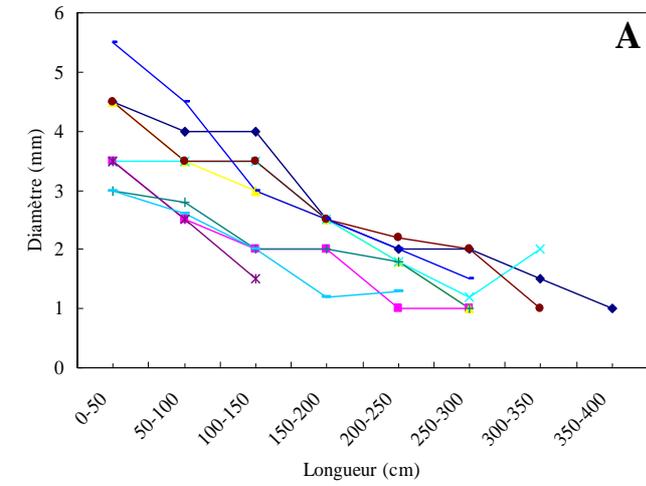


Figure IV-16: Variation du diamètre le long de l'axe des racines primaires à 6 mois (des R1-PL-ST, A), 1 an (R1-PL-ST, B) et 14 ans (R1-PL-ST et R1-T, C). Chaque courbe représente une racine.

b/ Les racines secondaires

Le diamètre basal des R2-FC varie entre 0.5 et 2 mm pour tous les âges au champ. Elles sont portées aussi bien par les R1-PL-ST que par les R1-T.

La longueur totale des R2-FC augmente considérablement entre 4 mois et 6 mois (2 et 11 cm respectivement), avant de se stabiliser jusqu'à 4 ans (Figure IV-17). Celle des R2-FL est de 35 cm à 4 mois (n=38). Dans le peuplement de 14 ans, le nombre de racines fines longues est faible, cependant elles peuvent atteindre une longueur maximale de 70 cm.

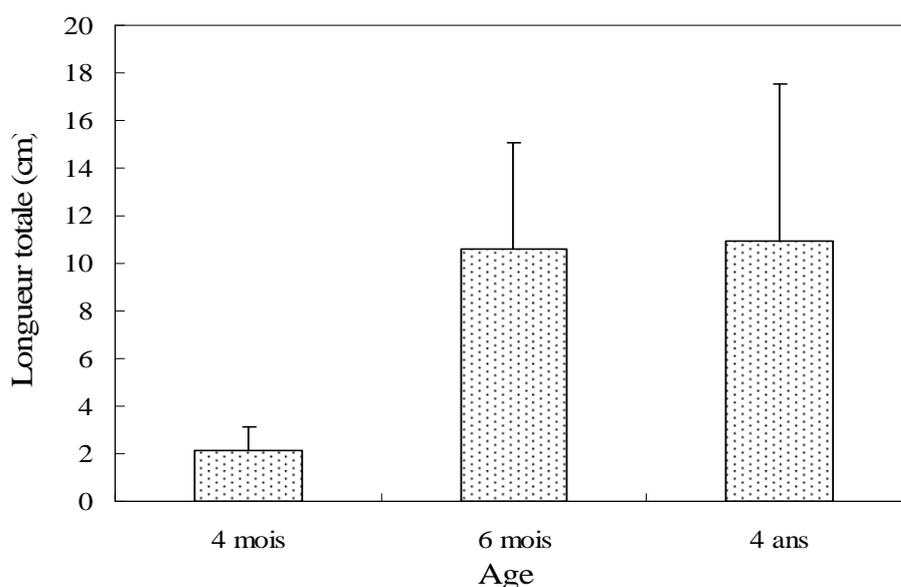


Figure IV-17 : Longueur moyenne de racines fines R2-FC dans trois peuplements de la chronoséquence (4 mois, 6 mois et 4 ans). $10 < n < 26$ pour les R2-FC pour les trois âges. A 14 ans, le nombre de racines intactes était trop faible. Les barres représentent les écarts types.

En plus des racines fines (R2-FC et R2-FL) apparues depuis la pépinière, on observe au cours du développement, l'émission d'autres types racinaires au champ.

Dès 4 mois, il apparaît un nouveau type racinaire plagiotrope (R2-PL-ST) porté par les R1-PL-ST. Son diamètre basal peu variable au jeune âge (3,7- 3,8 mm entre 4 mois et 1 an), augmente légèrement dans les peuplements âgés pour atteindre 7 mm en moyenne à 14 ans (Figure IV-18).

En général, la longueur totale moyenne de R2-PL-ST augmente avec l'âge des plants même si un ralentissement est observé entre 6 mois et 1 an chez les R2-PL-ST probablement dû à un faible échantillonnage à 6 mois (n=10) et une forte variabilité dans les longueurs des ces racines plagiotropes (Figure IV-19). Certaines R2-PL-ST remontent vers la surface juste après leur émission et portent les racines fines colonisatrices des litières aériennes.

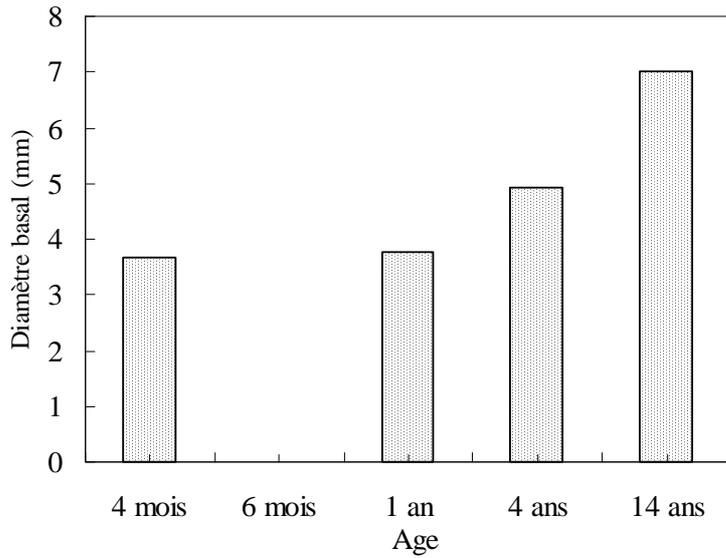


Figure IV-18: Evolution du diamètre basal des R2-PL-ST dans les peuplements de la chronoséquence (13<n<204 dans les parcelles de la chronoséquence). L'échantillon de racines à 6 mois est très faible.

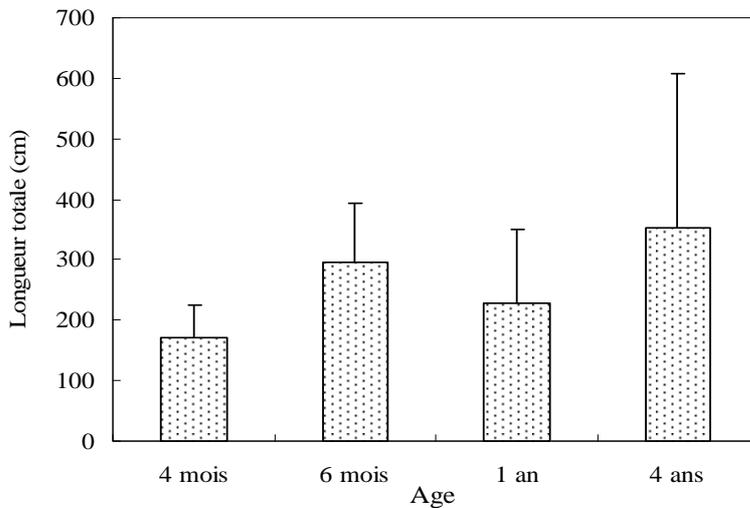


Figure IV-19: Evolution de la longueur totale des R2-PL-ST dans les peuplements de la chronoséquence (10<n<22 dans les parcelles étudiées). Les barres représentent les écarts types.

Les R1-PL-ST portent également les racines pivotantes. Les pivots secondaires distaux (les R2-Pi émis au delà de 50 cm de la base de la racine porteuse) sont émis précocement au cours de la séquence acropète. Ils apparaissent dès 4 mois mais restent en faible nombre jusqu'à 1 an. Leur diamètre basal moyen n'augmente pas au cours du temps.

Il est de 5 et 5,8 mm à 4 et 14 ans respectivement. Leur longueur totale moyenne est autour de 2,5 m à 14 ans, valeur cependant obtenue avec un faible échantillonnage (n=4).

A partir de à 6 mois (mais plus nettement à 1 an), il apparaît des pivots secondaires proximaux (R2-Pi-ST, Figure IV-20). Au cours de leur développement, ces pivots atteignent un diamètre important et occupent un important volume de sol autour de la souche. Dans les peuplements âgés, ils dominent quelquefois les racines porteuses, s'apparentant ainsi à des types primaires (Figure IV-21). Leur diamètre basal moyen est de $4,51 \pm 3,53$ (n=12); $30,49 \pm 24,72$ (n=98) et $26,05 \pm 25,38$ mm (n=55) à 1 an, 4 ans et 14 ans respectivement.

Les pivots proximaux peuvent atteindre une profondeur d'enracinement supérieure à 6 mètres dès l'âge de 2 ans (Saint-André *et al.*, 2005). Au cours de notre expérimentation, nous avons suivi quelques pivots secondaires jusqu'à 3m de profondeur sans atteindre leur apex (Figure IV-22). Les résultats ne sont donc pas présentés en raison du faible échantillonnage.

Dans les peuplements âgés (4 ans et 14 ans), les pivots proximaux portent des racines plagiotropes d'ordre 3 (appelé R3-PL-ST) alors que les pivots distaux n'en portent pas. Aucun pivot secondaire n'a été observé au delà de 2 m de la base des R1-PL-ST à 1 an alors qu'on trouve des pivots distaux jusqu'à 5 m à 4 ans et 14 ans (Figure IV-23).

En outre, le nombre moyen des pivots (distaux et proximaux) diminue de la base de racine porteuse à son apex sur des plages de 50 cm. Ce nombre augmente aussi avec l'âge des peuplements. Par exemple, cinq pivots proximaux sont émis en moyenne dans la plage de 0-50 cm à 4 et 14 ans, alors qu'on ne dénombre qu'un pivot en moyenne à 1 an (Figure IV-23).

Un autre type racinaire porté par les R1-PL-ST est composé des R2-T. Elles sont émises à partir de 4 ans et ont les mêmes caractéristiques que les R1-T. Mais les observations sont faibles pour en présenter les résultats (Figure IV-21).

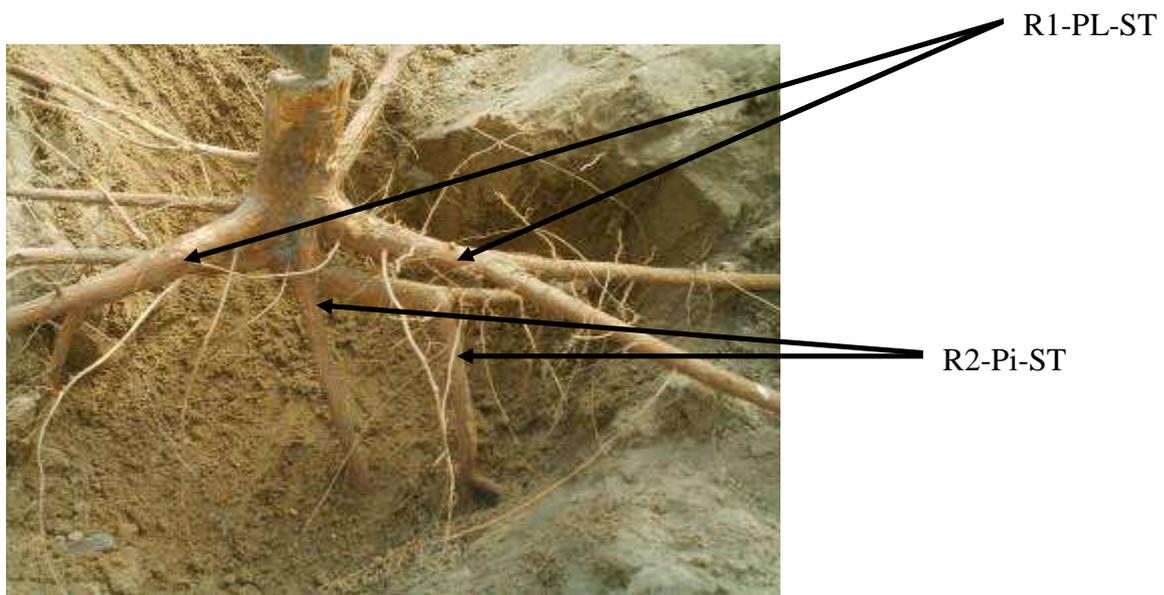


Figure IV-20: Emission des R1-Pi-ST dans le peuplement de 1 an.

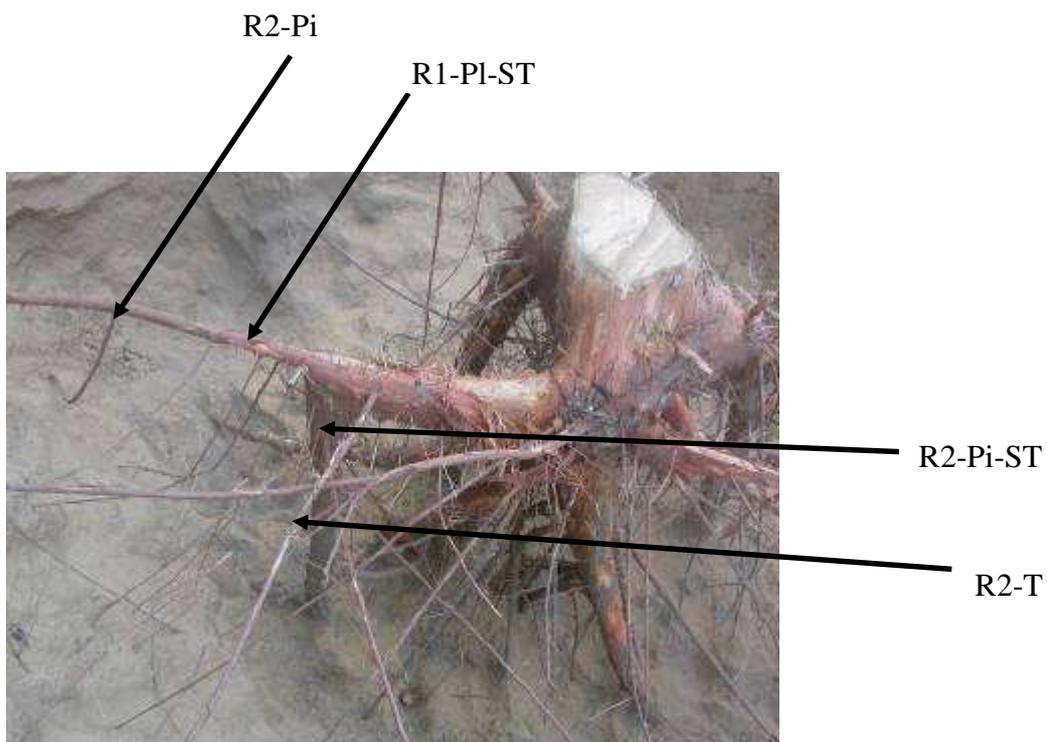


Figure IV-21: Photo d'un système racinaire à 4 ans. Illustration de certains types primaires et secondaires

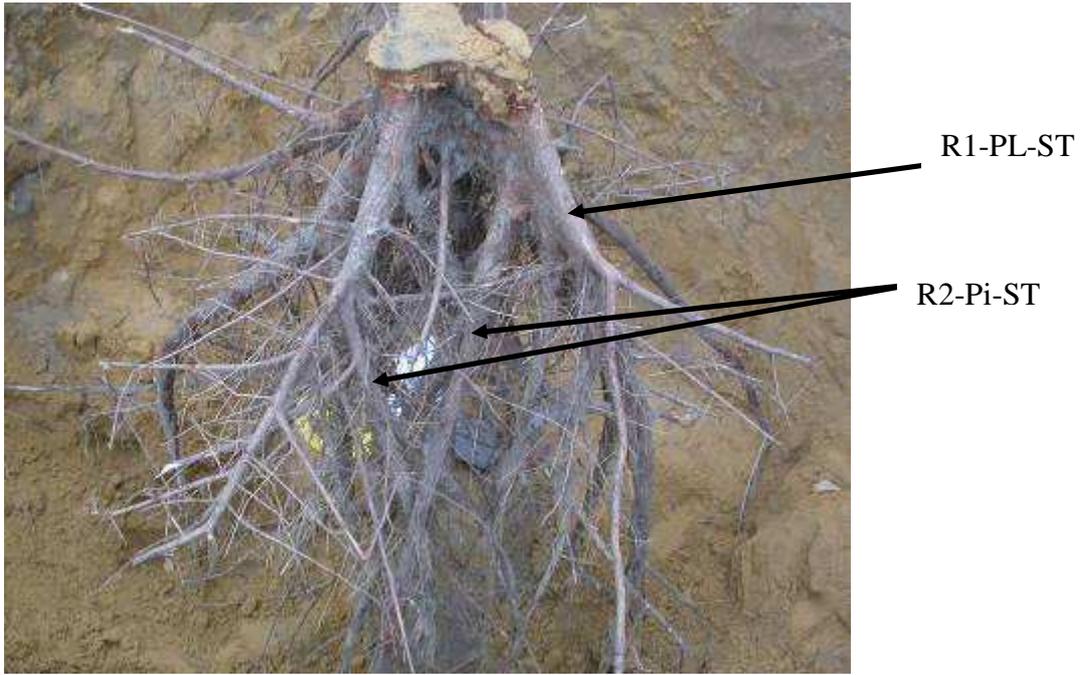


Figure IV-22: Photo montrant le système pivotant d'un Eucalyptus de 14 ans.

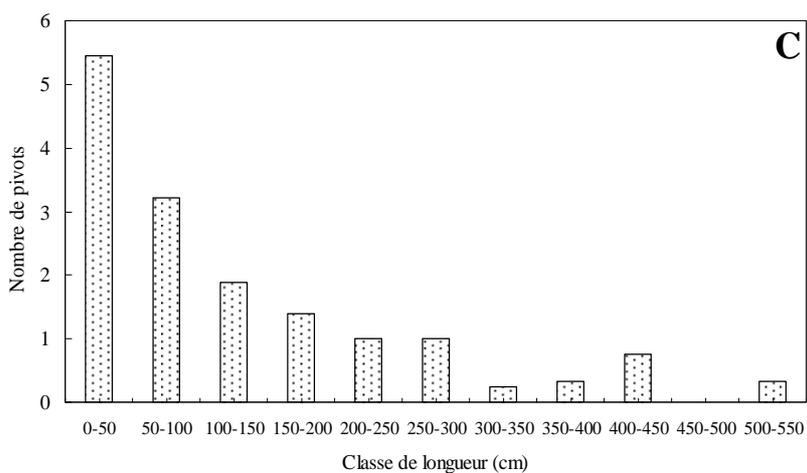
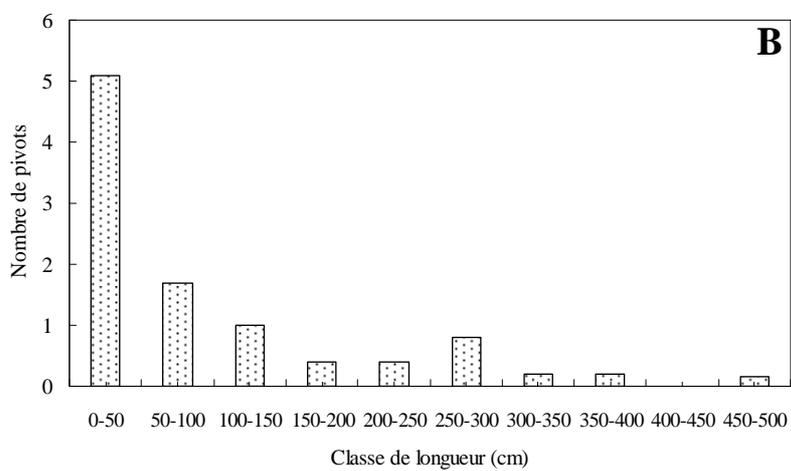
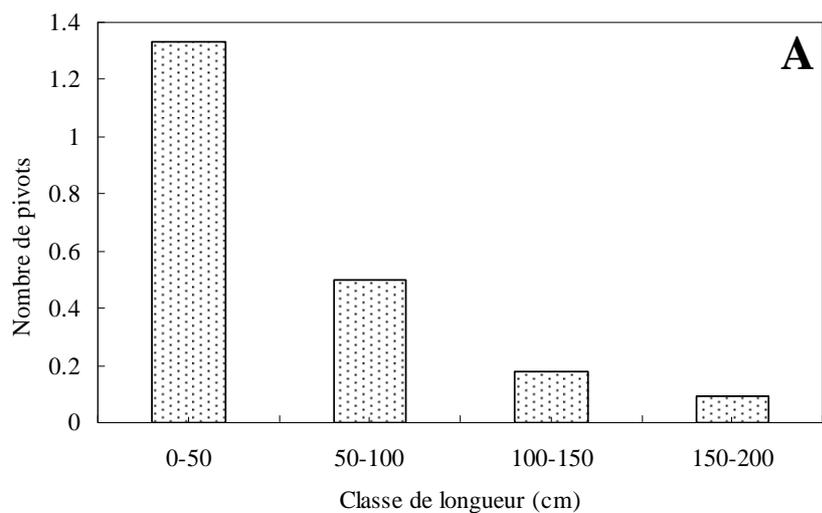


Figure IV-23: Nombre moyen de pivots secondaires à différentes distances de la racines porteuses dans les peuplements de 1 an (A), 4 ans (B) et 14 ans (C). n=10 pour les trois peuplements.

c/ Les racines tertiaires

Elles sont portées par les racines secondaires précédemment décrites. Les racines fines courtes et longues (R3-FC et R3-FL) sont émises sur tous les types secondaires. Le diamètre moyen de toutes ces racines fines est de 1,44 mm à 14ans. Cependant nous ne disposons pas de valeurs de diamètre basal de ces types dans les autres peuplements à cause de leur fragilité.

La longueur totale des R3-FC est quasiment la même que celle des R2-FC à 4 ans (11 cm, n=13). Celle des R3-FL est de 41 cm à 4 mois. Les racines pivotantes proximales (R3-Pi-ST) et distales (R3-Pi) sont émises sur les racines secondaires plagiotropes et pivotantes (les R2-Pi-ST et R2-PL-ST). Leur diamètre basal est identique à 14 ans (8,75 mm, n >100). Cependant notre échantillon de R3-Pi n'est composé que les racines émises entre 50-150 cm de la base de la racine porteuse.

Les R2-PL-ST et R2-Pi-ST portent aussi des racines traçantes (R3-T) dans les peuplements âgés (4 et 14 ans). En outre, on observe sur ces types secondaires des racines latérales plagiotropes (R3-PL-ST) à partir de 4 ans. Le diamètre basal moyen de ces racines est de 5,1 et 6,11 mm à 4 et 14 ans respectivement. Elles sont émises entre 0 et 150 cm du point d'insertion de la racine porteuse. Leur longueur totale moyenne est de 352 cm à 14 ans (n=24).

d/ Les types quaternaires

Des racines fines courtes et longues (R4-FC et R4-FL) sont portées par tous les types tertiaires. Leur diamètre basal moyen est de 1,57 mm dans le peuplement de 14 ans.

Comme pour leurs équivalents d'ordre 2, les R3-PL-ST et les R3-Pi-ST portent aussi les R4-T, R4-PL-ST et R4-Pi-ST. Le diamètre basal moyen des R4-PL-ST et R4-Pi-ST est d'environ 4,5 mm, moyenne cependant estimée avec un échantillonnage faible (n=4).

e/ les racines d'ordre 5

Cet ordre est composé des racines fines courtes (R5-FC) qui sont portées par les racines quaternaires des peuplements âgés. Elles sont très fragiles et n'ont pu être mesurées avec précision dans cette étude.

IV.4.1.3. Synthèse

Le système racinaire de l'Eucalyptus à l'origine très simple, se complexifie au champ avec l'émission de plusieurs types racinaires d'ordres topologiques différents (Figure IV-24, Tableau IV-4). En effet, au cours de la phase juvénile en pépinière, nous avons mis en

évidence quatre types racinaires (R1-PL-ST, R2-FL et R2-FC et R3-FC). Cependant le dernier type tertiaire, non encore clairement différencié n'a pas été étudié en raison de sa fragilité, rendant difficile son observation. Deux types racinaires primaires bien distincts ont été observés au cours de l'analyse de l'architecture du système racinaire au champ. Il s'agit des R1-PL-ST et des R1-T.

Les R1-PL-ST émettent ensuite des types secondaires dont certains reproduiront la même structure que celle de la racine porteuse dans les peuplements âgés. C'est le cas des R2-PL-ST et des R2-Pi-ST. Ce même phénomène s'observera ensuite sur les types tertiaires (Figure IV-25). Ainsi à travers cette stratégie de mise en place des différents éléments constitutifs du système, l'Eucalyptus installe un réseau racinaire complexe au cours de son développement en réitérant sa structure élémentaire. En dépit de l'appartenance à des ordres topologiques différents, certains types racinaires présentent des caractéristiques morphologiques et structurales identiques et peuvent être regroupés dans des types homogènes en vue de la définition d'une typologie racinaire simplifiée. C'est le cas des racines fines qui sont portées par tous les types racinaires quelque soit leur ordre topologique, ainsi que des racines plagiotropes (R2-PL-ST, R3-PL-ST et R4-Pi-ST) et orthotropes (R2-Pi-ST, R3-Pi-ST et R4-Pi-ST) d'un côté et R2-Pi, R3-Pi et R4-Pi de l'autre.

La relation entre le diamètre basal et la longueur totale confirme l'appartenance de plusieurs types d'ordre topologiques différents à des groupes homogènes (Figure IV-26). Cette figure montre que les types racinaires d'ordre topologique différents (par exemple R2-PL-ST et R3-PL-ST) de même que les racines fines courtes et longues (R2-FC et R3-FC) font partie de groupes de racines homogènes.

La Figure IV-27 présente la distribution de toutes les racines fines (R2-FC, R2-FL, R3-FC et R3-FL) dans différentes classes de longueur. En considérant le peuplement de 4 mois dans lequel, nous disposons du plus grand nombre d'observation (n=57), nous observons deux pics de longueur aussi bien chez les fines courtes (entre 0 et 30 cm) que chez les fines longues (30-60 cm). Une légère tendance similaire est observée dans le peuplement de 4 ans, alors qu'aucune distribution bimodale n'est notée dans les peuplements de 6 mois et 1 an (Figure IV-27). Il pourrait donc s'agir de deux populations distinctes de racines. La stratégie de mise en place des différents types racinaires permet de définir cinq grandes catégories racinaires chez l'Eucalyptus, d'où l'établissement de son unité architecturale présentée dans le Tableau IV-5. Ces types racinaires assurent trois fonctions essentielles dans le fonctionnement des Eucalyptus : la charpente par les pivots et les racines plagiotropes, l'exploitation par les racines fines et la réexploitation par les racines traçantes.

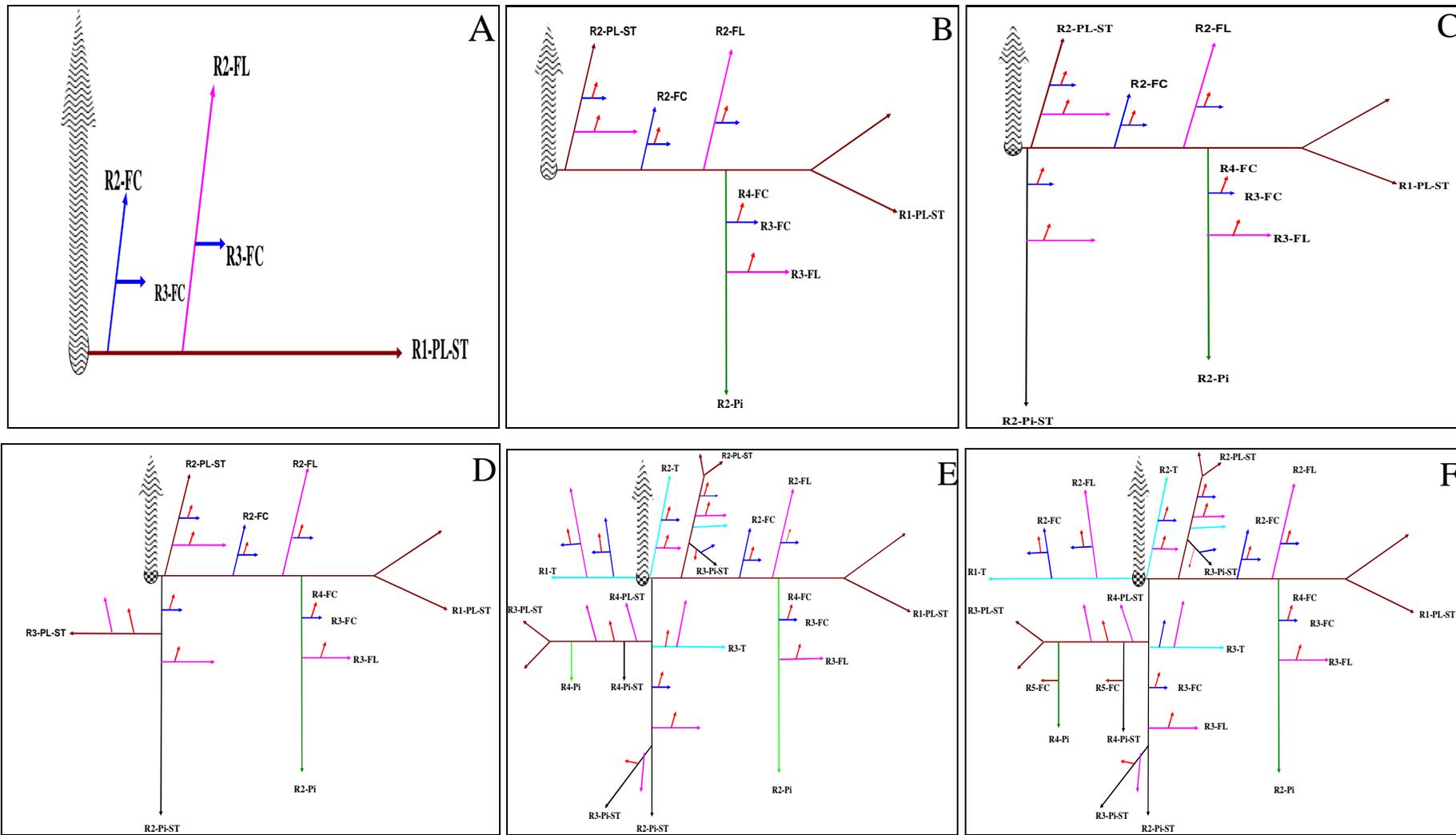


Figure IV-24: Représentation schématique des systèmes racinaires de l’Eucalyptus en pépinière à 2 mois (A), et au champ à 4 mois (B), 6 mois (C), 1 an (D), 4 ans (E) et 14 ans (F).

Tableau IV-4: Différents types racinaires observés et leur âge d'apparition en pépinière et au champ.

Ordre	Pépinière		Culture au Champ	
	Type	Age d'apparition	Types	Age d'apparition
I	R1-PL-ST	Tous les âges	R1-PL-ST R1-T	Tous les âges (4ans-14 ans)
II	R2-FC R2-FL	Tous les âges Tous les âges	R2-FC R2-FL R2-PL-ST R2-T R2-Pi R2-Pi-ST	Tous les âges Tous les âges Tous les âges 4-14 ans (4 mois-14 ans) (6 mois-14 ans)
III	R3-FC	dès le 48 ^e jour	R3-FC R3-FL R3-PL-ST R3-T R3-Pi R3-Pi-ST	Tous les âges Tous les âges (4 ans-14 ans) (4ans-14 ans) (4 ans-14 ans) (4 ans-14 ans)
IV			R4-FC R4-FL R4-PL-ST R4-Pi R4-Pi-ST	Tous les âges Tous les âges (4 ans-14 ans) (4ans-14 ans) (4 ans-14 ans)
V			R5-FC	(4ans-14 ans)

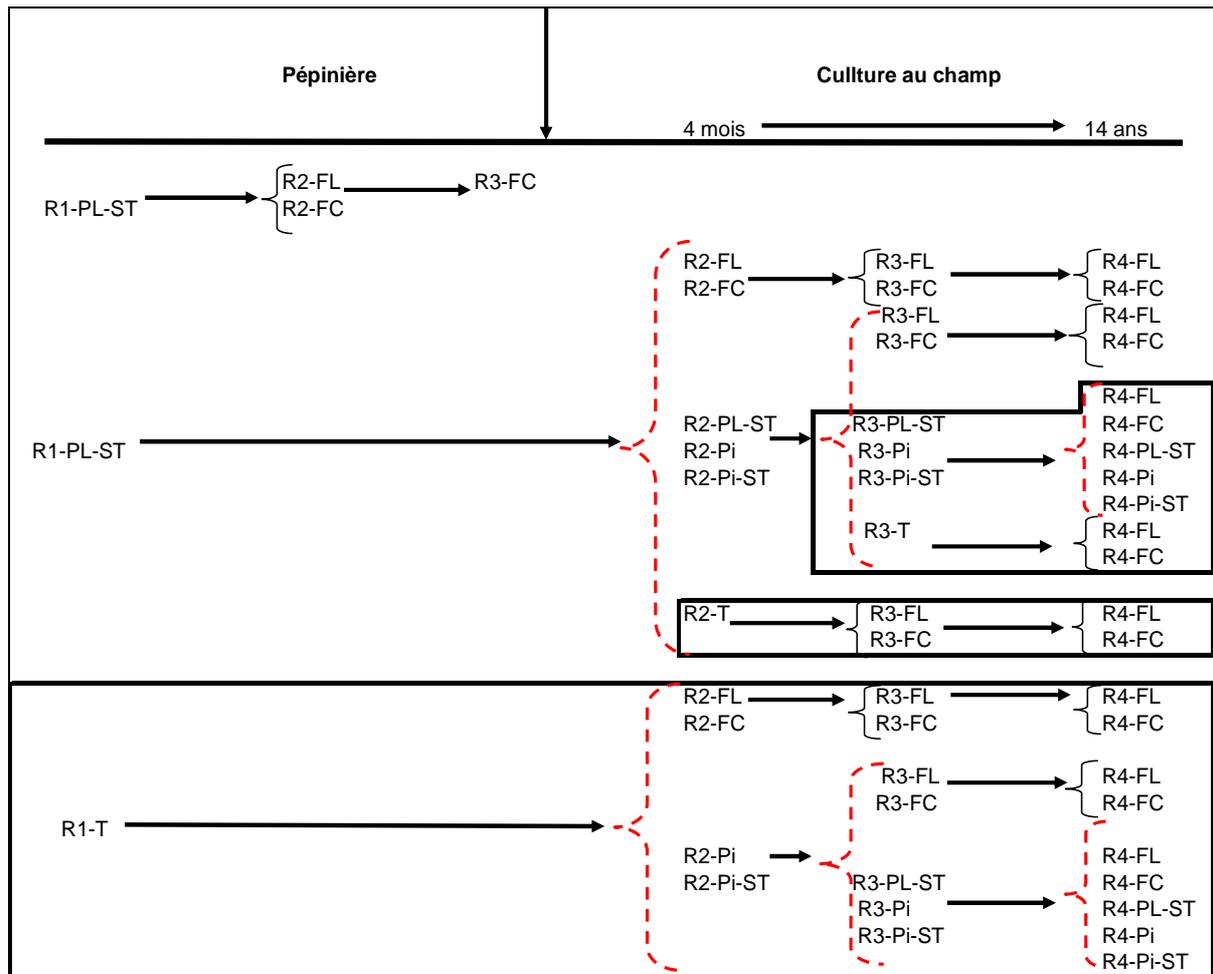


Figure IV-25: Chronologie de la mise en place de l'architecture racinaire de l'Eucalyptus. Seules les racines d'ordre 5 ne sont pas présentés dans ce schéma. En encadré, les séquences qui apparaissent de 4 à 14 ans.

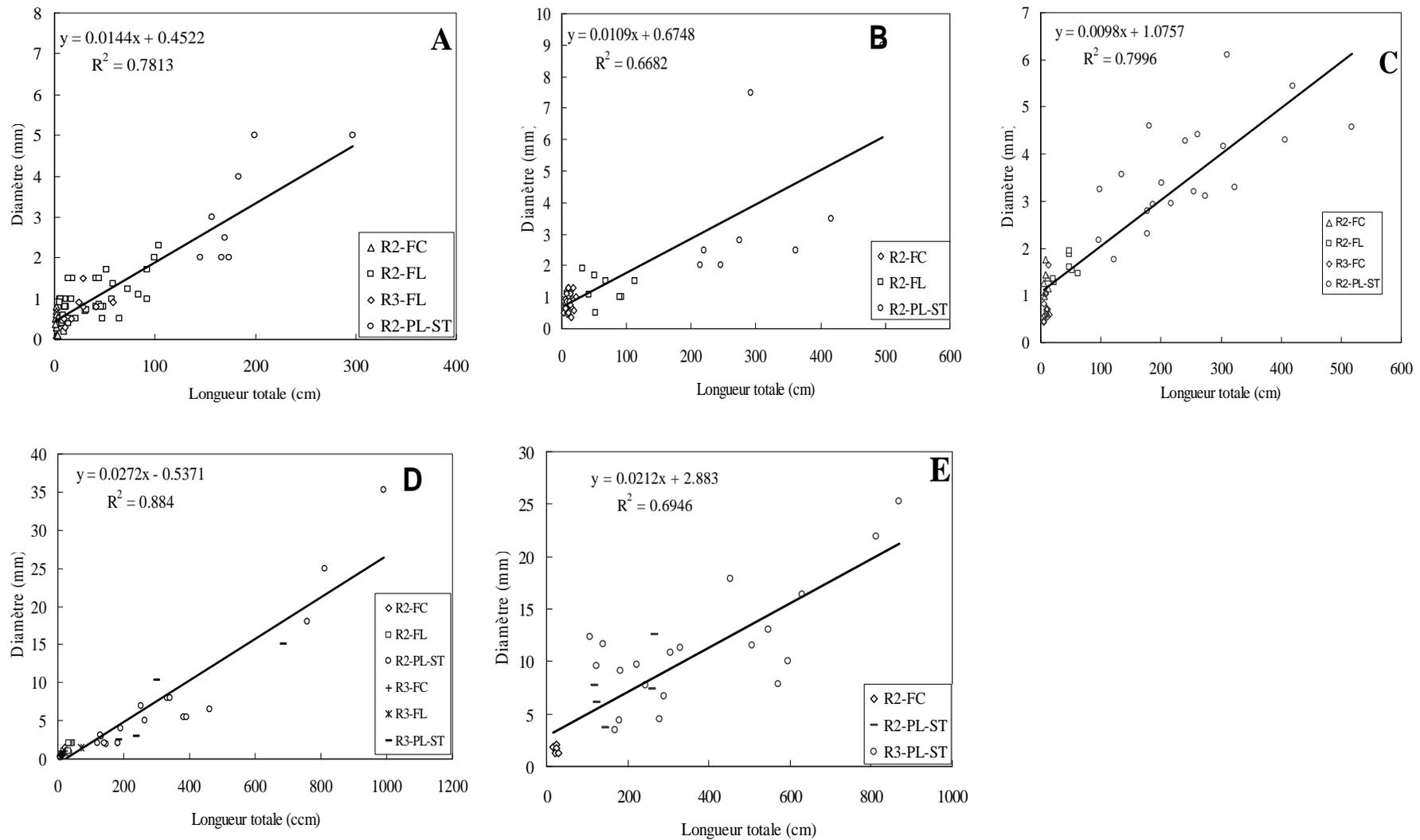


Figure IV-26: Relation entre le diamètre basal et la longueur totale des types racinaires secondaires et tertiaires observés à 4 mois (A), 6 mois (B), 1 an (C), 4 ans (D) et 14 ans (E).

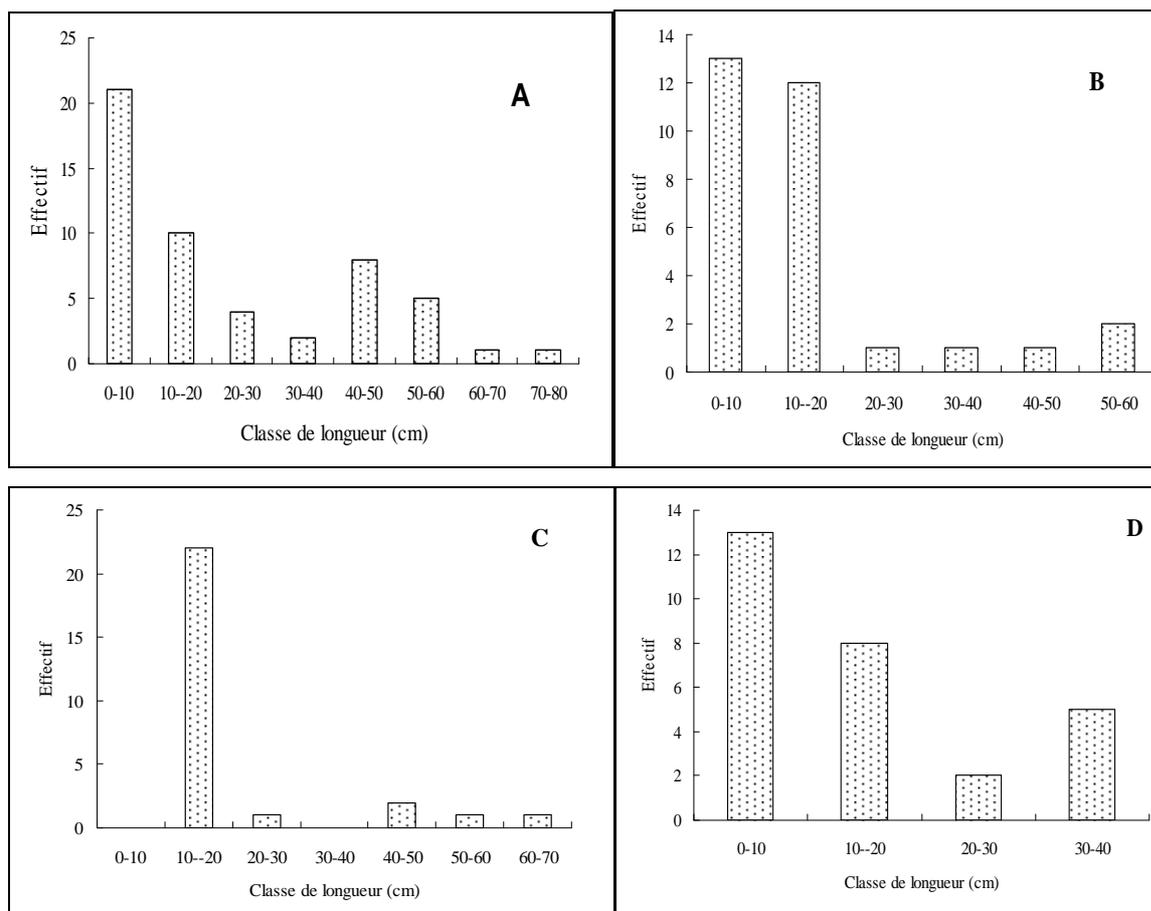


Figure IV-27: Distribution du nombre de racines fines dans les classes de longueur totale de toutes les racines fines secondaires et tertiaires (R2-FC, R2-FL, R2-FC et R3-FL) à 4 mois (A), 6 mois (B), 1 an (C), 4 ans (D).

Tableau IV-5 : Unité architecturale de l'Eucalyptus. LT= longueur totale moyenne à 14 ans et \varnothing = diamètre basal moyen à 14 ans. Le pivot présenté dans ce tableau n'a pas été observé, car les mesures ont été réalisées sur des boutures.

Pivot	RPi	RPL	RT	RC	RF
	(Pivot)	(Plagiotrope)	(Traçante)	(fine courte)	(Fine longue)
Axe ligneux	Axe ligneux	Axe ligneux	Axe ligneux	Axe non ligneux	Axe non ligneux
Orthotrope	Orthotrope	Plagiotrope	Plagiotrope	Agéotrope	Agéotrope
	$\varnothing \approx 8-36$ mm	$\varnothing \approx 7-50$ mm	$\varnothing \approx 12$ mm	$\varnothing \approx 1,7$ mm	$\varnothing \approx 1,7$ mm
	Croissance radiale	Croissance radiale	Pas de croissance radiale	Pas de croissance radiale	Pas de croissance radiale
	Ramification Diffuse	Ramification Diffuse	Ramification Diffuse	Ramification Diffuse	Ramification Diffuse
		LT ≈ 900 cm	LT ≈ 800 cm	LT ≈ 20 cm	LT ≈ 40 cm
	Ne s'élague pas	Ne s'élague pas	Ne s'élague pas	S'élague à court terme	S'élague à court terme
	réitère	réitère	réitère	réitère	réitère
	Se duplique	Se duplique	Ne se duplique pas	Ne se duplique pas	Ne se duplique pas

IV.4.2. Caractérisation des paramètres racinaires

Après la définition des types racinaires de l'Eucalyptus, nous consacrerons ce chapitre à la caractérisation des processus de croissance qui leur sont associés. Dans cette présentation, nous aborderons séparément les types plagiotropes, les types pivotants et les racines fines conformément à la typologie simplifiée. Comme présenté dans l'unité architecturale, les types plagiotropes (dites RPL) comprennent les racines primaires (R1-PL-ST et R1-T), secondaires (R2-PL-ST et R2-T), tertiaires (R3-PL-ST et R3-T) et quaternaires (R4-PL-ST et R4-T). Il en est de même pour les types pivotants et les racines fines. Mais nous limiterons notre présentation aux types présentant un échantillonnage suffisant. Le faible échantillonnage de certains types racinaires est dû essentiellement à de nombreuses cassures de racines lors des excavations et du grand nombre de catégories de racines. C'est le cas en particulier pour les racines fines qui sont très fragiles.

IV.4.3. Caractérisation de la croissance racinaire

IV.4.3.1. La vitesse d'élongation

a/ En pépinière

Les rhizotrons n'ont pas été installés en pépinière dans le cadre de cette étude. Cependant les mesures de longueurs des racines faites lors de l'étude de l'architecture peuvent être utilisées pour calculer leur vitesses d'élongation. Nous avons considéré la première date de mesure des R1-PL-ST (33 jours) comme la date du début de la croissance. La vitesse d'élongation de racines aux âges suivants est obtenue en divisant la différence de longueur totale entre un âge considéré et l'origine par le nombre de jours qui s'écoulent entre les dates d'observation. Ces mesures n'étant pas réalisées sur les mêmes plants à différents âges, nous avons émis l'hypothèse d'une croissance racinaire homogène au cours de la période d'étude.

La vitesse d'élongation des R1-PL-ST augmente régulièrement de 0,16 cm j⁻¹ à 0,90 cm j⁻¹ entre le 47^e et le 95^e jours après le repiquage (Figure IV-28). Cependant, les deux dernières observations de longueur sont à prendre avec réserve car nous estimons que la croissance racinaire a été perturbée à ces deux derniers âges puisque certaines racines avaient atteint les parois ou le fond des conteneurs.

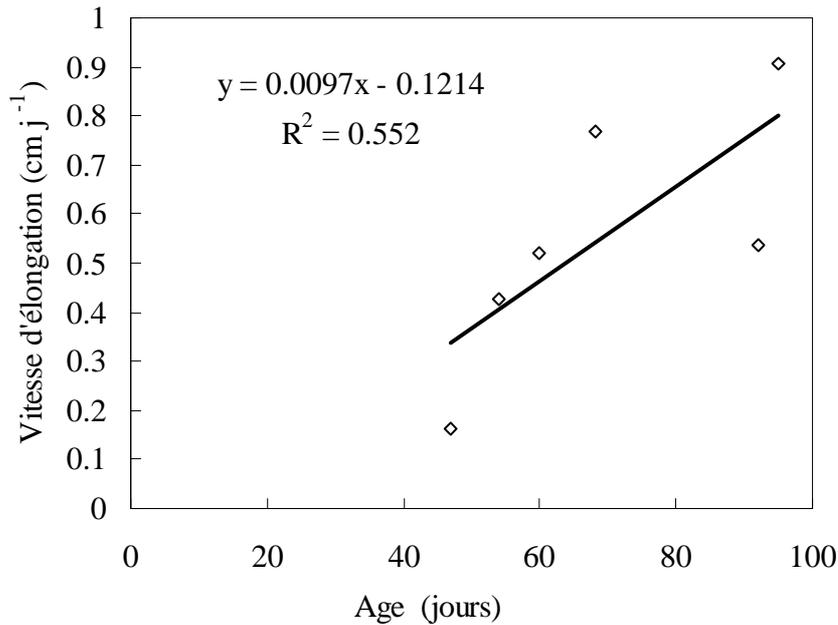


Figure IV-28: Evolution de la vitesse de croissance des R1-PL-ST en pépinière entre 47 et 95 jours après le repiquage des boutures ($11 < n < 32$ pour tous les âges). Ces vitesses d'élongation ne sont pas estimées entre les dates de mesure successives, mais à partir du 33^e jour considéré comme date du début de la croissance.

b/ Au champ (peuplement de 14 ans)

La vitesse d'élongation a été estimée à l'aide des rhizotrons dans le peuplement de 14 ans. Les rhizotrons ont permis le suivi des racines fines au cours de la période de décembre 2004 à juillet 2005. Cependant, nous ne disposons pas de données au cours des périodes de janvier-février puis au-delà de juillet 2005 à cause de l'absence des racines dans les rhizotrons. La vitesse d'élongation diminue au cours du temps avec les plus fortes valeurs atteintes au cours de la saison de pluies (mars-mai), et les plus faibles en saison sèche (juin-juillet) (Figure IV-29). La vitesse d'élongation moyenne de racines fines pendant les 6 mois d'observation est de $0,18 \text{ cm j}^{-1}$.

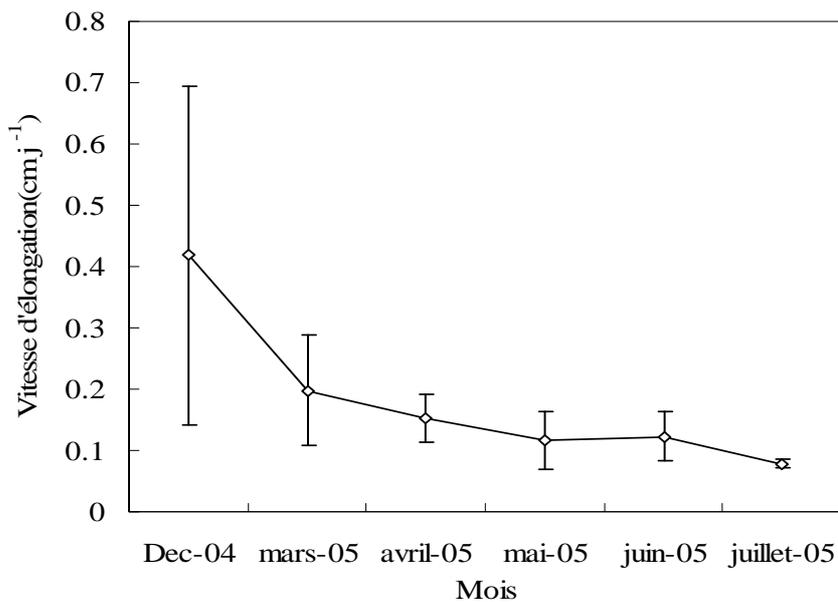


Figure IV-29: Variation de la vitesse de croissance de racines fines au cours de la période d'étude dans la parcelle âgée de 14 ans. Les barres représentent les écarts types.

IV.4.4. Caractérisation de la ramification racinaire

Chez l'Eucalyptus, la ramification a lieu sur tous les types racinaires étudiés sauf sur le stade ultime R5. Comme chez la plupart des dicotylédones, l'Eucalyptus présente une ramification acropète qui se manifeste par la mise en place sur un axe porteur des axes fils depuis sa base jusqu'à son apex. Cette ramification se produit de manière continue au cours du développement du système racinaire. La ramification est ici caractérisée par le nombre total de racines portées par un axe racinaire. La densité de ramification est ensuite estimée en divisant le nombre d'une racine ou une de ses portions par sa longueur. De cette densité de ramification, on déduit une distance inter-ramification moyenne qui définit la distance moyenne qui sépare les ramifications sur la longueur totale ou une portion de la racine porteuse.

IV.4.4.1. En pépinière

a/ Les types plagiotropes

La densité de ramifications des R1-PL-ST est quasi-stable entre 38 et 60 jours après le repiquage ($5,22 \pm 1,78$ et $4,26 \pm 1,94$ racines/cm pour les deux âges respectivement, Figure IV-30). La distance inter-ramification moyenne des racines fines portées par les R1-PL-ST est de 0,26 cm.

b/ Les racines fines

Nous avons estimé la densité des R3-FC portées par toutes les racines fines secondaires (R2-FL et R2-FC) de toute l'expérimentation à cause du faible nombre d'échantillon de chaque type à chaque date de mesure. La densité moyenne des R3-FC au cours de la campagne de mesure de décembre 2005 - mars 2006 est de $4,20 \pm 1,82$ racines/cm à toutes les dates de mesure, valeur proche de celle des axes porteurs (R1-PL-ST). Ceci implique une distance inter-ramification moyenne de 0,23 cm pour ce type racinaire.

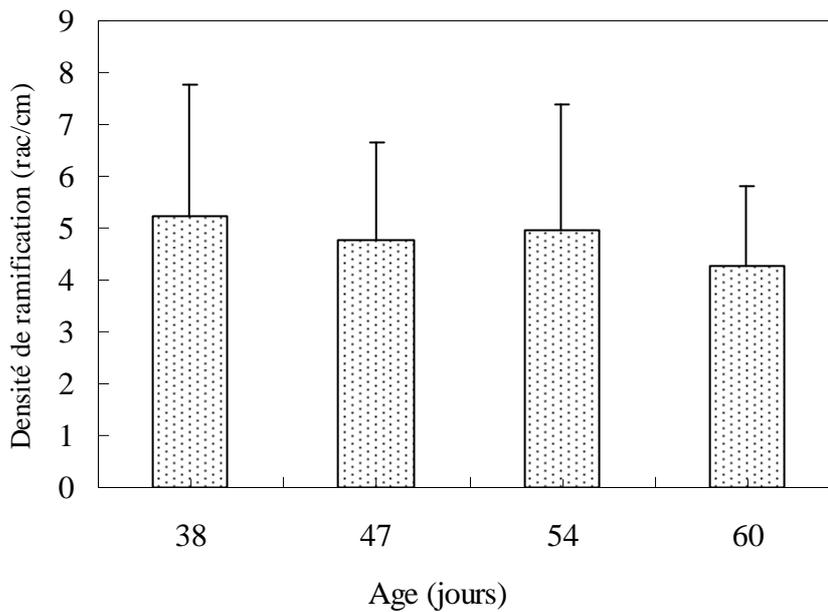


Figure IV-30: Variation de la densité de ramification des R1-PL-ST en pépinière ($12 < n < 15$ à tous les âges). Les barres représentent les écarts types. L'échantillon est faible pour les âges supérieurs à 60 jours.

IV.4.4.2. Au champ

a/ Les racines plagiotropes

Les résultats de la ramification des R1-PL-ST des peuplements de 4 mois et 4 ans ne sont pas présentés à cause d'un faible échantillonnage dû à la cassure de nombreuses racines (en particulier les fines) lors des excavations. La caractérisation de la ramification des R1-PL-ST montre en général une diminution du nombre de ramifications de la base à l'apex comme le montrent les résultats obtenus sur quelques racines dans le peuplement de 6 mois et 14 ans (Figure IV-31).

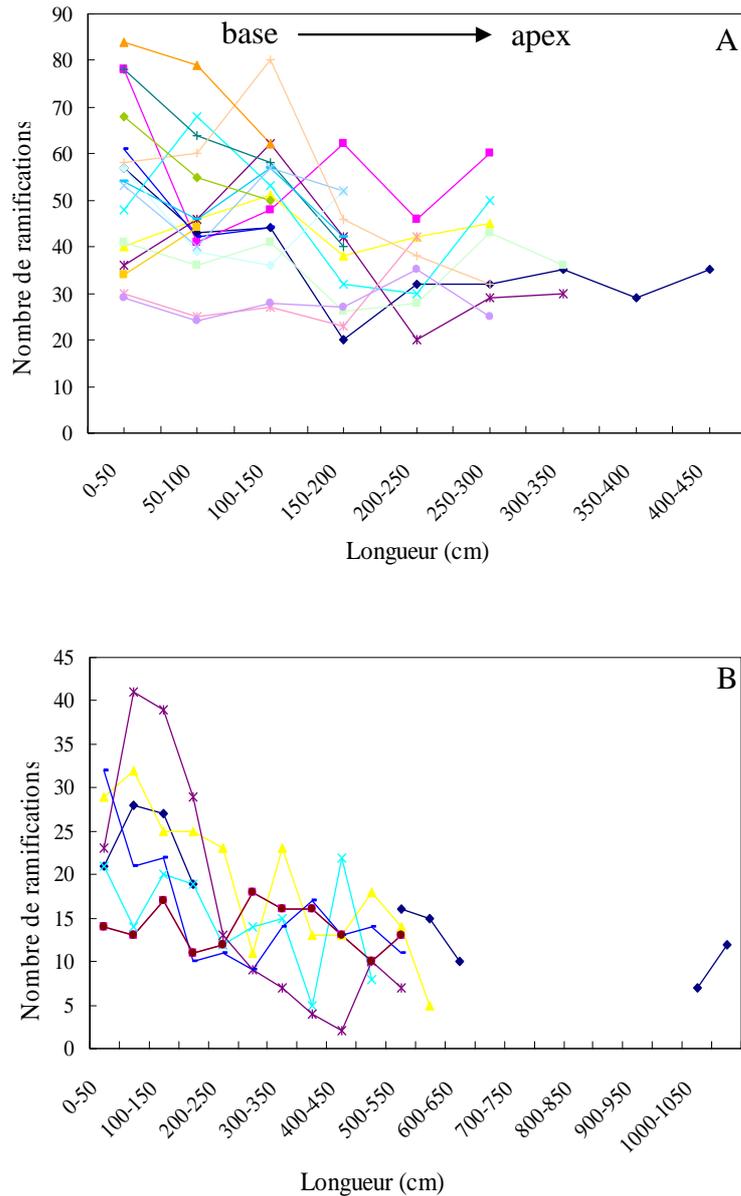


Figure IV-31: Evolution du nombre total de ramifications portées par les R1-PL-ST de la base vers l'apex dans les peuplements de 6 mois (A) et 14 ans (B). Chaque courbe représente une R1-PL-ST. La densité de ramification n'est donnée que sur des portions sur certaines racines.

Le Tableau IV-6 présente la densité de ramification moyenne ainsi que la distance inter-ramification des R1-PL-ST sur des plages distantes de 50 cm. En général, cette densité diminue de la base vers l'apex racinaire. A 6 mois par exemple, elle chute de $1,01 \pm 0,32$ à $0,64 \pm 0,07$ racines/cm pour les plages de 0-50 cm et 300-350 cm respectivement. Cette diminution est cependant plus marquée à 6 mois qu'à 14 ans. En outre, la densité de ramification diminue avec l'âge des plants. Logiquement, la distance moyenne inter-ramification des axes portés par les R1-PL-ST suit une tendance inverse à celle de la densité de ramification. A 14 ans, par exemple, elle passe de $2,09 \pm 0,74$ cm à $4,84 \pm 2,08$ cm de 0-50

à 500-550 cm. Ce paramètre augmente aussi avec l'âge des peuplements. A 14 ans, nous avons obtenu les plus fortes distances inter-ramification, consécutivement à la faible densité de ramification des R1-PL-ST dans cette parcelle.

Tableau IV-6: Moyennes de la densité de ramification (\pm écart type) et de la distance inter-ramification (\pm écart type) des R1-PL-ST observées dans deux parcelles de la chronoséquence de la base (0-50 cm) vers l'apex. Les résultats du peuplement. N=17 à 6 mois et n=7 à 14 ans.

Distance	Densité de ramification (nb de ramification/cm)		Distance inter-ramification (cm)	
	6 mois	14 ans	6 mois	14 ans
Longueur (cm)				
0-50	1,01 \pm 0,32	0,44 \pm 0,11	1,14 \pm 0,47	2,09 \pm 0,74
50-100	0,94 \pm 0,2	0,43 \pm 0,18	1,06 \pm 0,32	2,64 \pm 1,06
100-150	0,99 \pm 0,18	0,45 \pm 0,17	1,01 \pm 0,28	2,68 \pm 1,30
150-200	0,79 \pm 0,26	0,35 \pm 0,12	1,36 \pm 0,50	3,58 \pm 2,05
200-250	0,70 \pm 0,2	0,31 \pm 0,12	1,43 \pm 0,43	3,66 \pm 1,66
250-300	0,8 \pm 0,26	0,27 \pm 0,07	1,46 \pm 0,59	4,40 \pm 1,49
300-350	0,64 \pm 0,07	0,26 \pm 0,08	1,58 \pm 0,18	3,80 \pm 1,35
350-400		0,22 \pm 0,10		5,91 \pm 2,83
400-450		0,21 \pm 0,11		5 \pm ,38
450-500		0,26 \pm 0,11		5,22 \pm 2,56
500-550		0,24 \pm 0,04		4,84 \pm 2,08

b/ Les racines pivotantes.

Les pivots secondaires distaux (R2-Pi) sont moins développés et ne portent quasiment que des racines fines. A l'opposé, les pivots distaux (R2-Pi-ST) portent un type plagiotrope (R3-PL-ST), dont les racines sont quelque fois plus volumineuses que la racine porteuse (Figure IV-32). Au cours de sa croissance, ces R3-PL-ST émettent aussi des pivots quaternaires (R4-Pi-ST) en plus des racines fines (R4-FL et R4-FC) et des racines traçantes (R4-T). Ainsi une sorte d'intercalation du système racinaire se met en place à partir des pivots secondaires proximaux.



Figure IV-32: Photo montrant une intercalation du système racinaire de l'Eucalyptus à partir d'un pivot secondaire (R2-Pi-ST) qui porte une racine plagiotrope (R3-PL-ST) qui a émis à son tour un pivot (R4-Pi-ST).

IV.4.5. Caractérisation du délai de ramification

Il s'écoule généralement un temps entre l'initiation d'une ébauche racinaire et son apparition sur la surface de la racine porteuse. Ce délai est représenté par la distance entre la dernière racine émise et l'apex de l'axe porteur, qui constitue la longueur de la zone apicale non ramifiée (LZANR).

IV.4.5.1. En pépinière

a/ Les racines plagiotropes

En pépinière, en l'absence des rhizotrons, la LZANR a été estimée sur des plants et des racines différentes, en émettant l'hypothèse d'une croissance racinaire homogène entre les dates d'observation.

En général, la LZANR moyenne des R1-PL-ST a tendance à diminuer au cours du temps. Elle passe de 5,46 cm au 33^e jour à 2,7 au 95^e jour après le repiquage des boutures (Figure IV-33). La LZANR moyenne pendant la totalité de cette phase juvénile est de 2,69 cm.

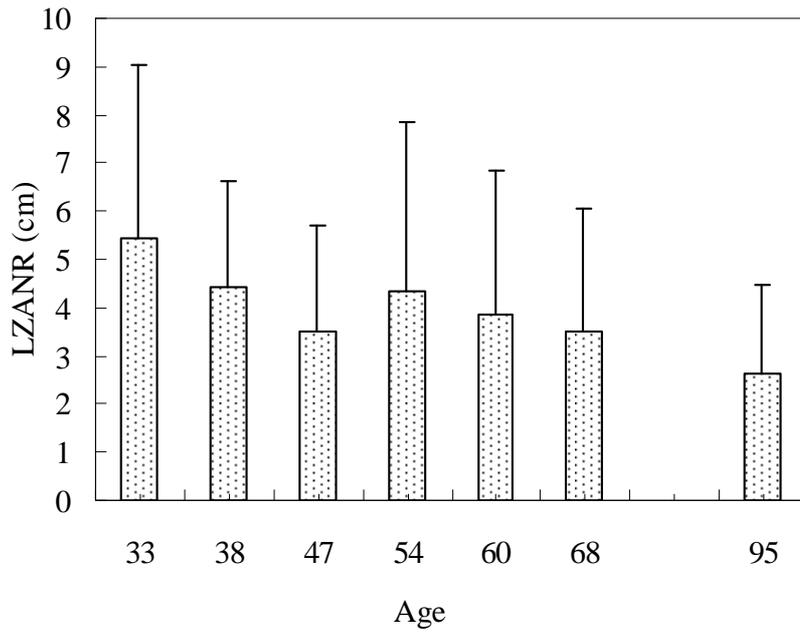


Figure IV-33: Variation de la LZANR au cours temps en pépinière ($10 < n < 12$ pour tous les âges). Les barres représentent les écarts types.

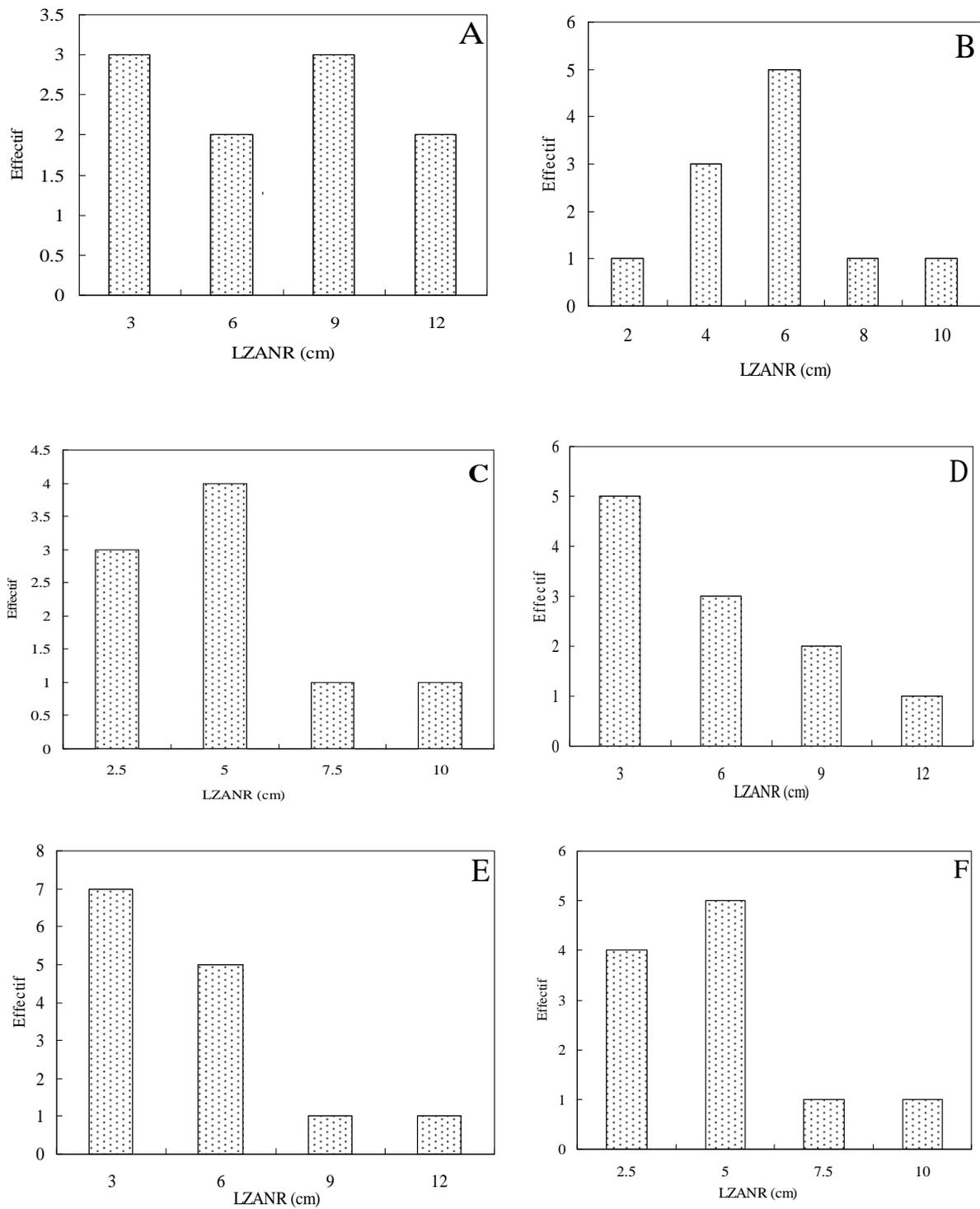


Figure IV-34: Distribution des effectifs de racines R1-PL-ST dans les classes de LZANR à 33j (A), 38j (B), 47j (C), 54 (D), 60j (E) et 68j (F) après le repiquage des boutures.

La Figure IV-34 présente les histogrammes de distribution des LZANR des R1-PL-ST de 33 à 68 jours après le repiquage des plants. A l'exception du 33^e jour (qui présente une distribution bimodale des LZANR), plus de 80% des racines étudiées ont un LZANR compris entre 0.2 et 6 cm pour les autres âges. Les classes supérieures à 6 cm n'ont qu'un faible effectif de racines.

b/ Les racines fines

La LZANR des R2-FC est plus faible que celle des R1-PL-ST PL qui les portent. Elle est de 0,41 cm à 35 jours après le repiquage de bouture et semble augmenter légèrement aux âges suivants.

IV.4.5.2. Au champ

a/ Les racines plagiotropes

La LZANR des R1-PL-ST présente une forte variabilité au sein des peuplements de la chronoséquence, ce qui s'illustre par d'importants écarts-types sur les valeurs moyennes. Elle augmente avec l'âge des peuplements. Elle passe de 6 cm dans le peuplement de 4 mois à 10 cm dans celui de 1 an (Figure IV-35). La LZANR moyenne de R2-PL-ST est de 6 cm à 1 an, valeur faible par rapport à celle des R1-PL-ST au même âge (Figure IV-35, Figure IV-34).

La mesure de la LZANR des racines plagiotropes a été biaisée dans les peuplements âgés (4 ans et 14 ans) du fait de la mortalité de nombreux apex racinaires due vraisemblablement aux périodes de mesures très proches de la saison sèche (avril, mai). Nous avons donc choisi de ne pas présenter ces résultats.

b/ Les racines fines

La LZANR moyenne des R2-FL est de $5,30 \pm 3,35$ cm (n=10) à 4 mois et celle des R2-FC semble plus faible, avec une valeur moyenne de $0,98 \pm 0,76$ cm (n=15) à 6 mois.

c/ Relation entre la LZANR et la longueur racinaire totale

La LZANR des racines primaires et secondaires étudiées est positivement corrélée à leur longueur totale dans deux peuplements de la chronoséquence (6 mois et 1 an). Les racines les plus longues sont aussi celles qui ont les plus fortes LZANR (Figure IV-36). Cette relation est cependant meilleure à 6 mois qu'à 1 an (R^2 de 0,83 et 0,63, respectivement).

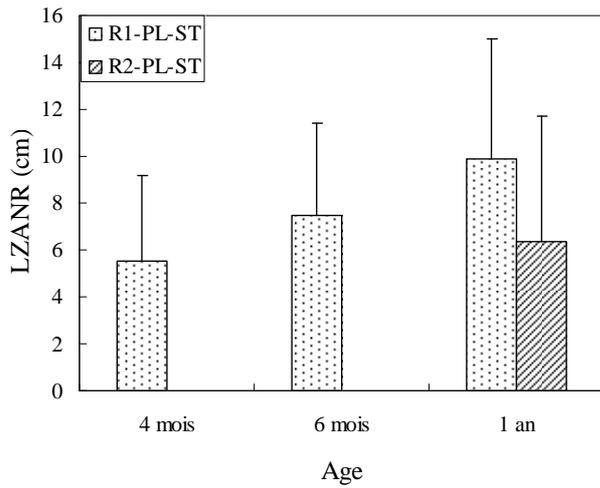


Figure IV-35: Evolution de la LZANR des R1-PL-ST et R2-PL-ST en fonction de l'âge des peuplements (19<n<34 pour les R1-PL-ST aux trois âges et n=18 pour R2-PL-ST à 1 an). Les barres représentent les écarts types.

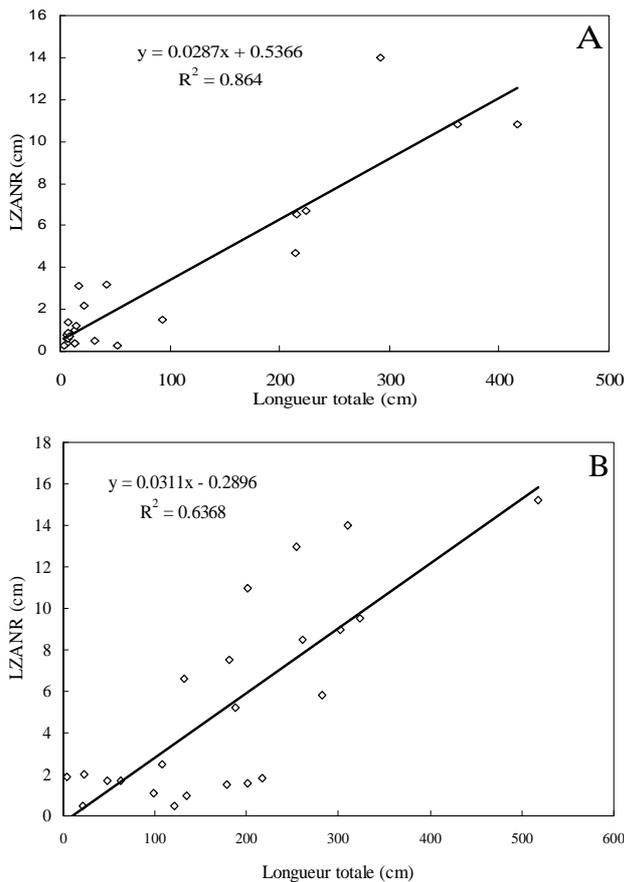


Figure IV-36: Relation entre la LZANR et la longueur totale des racines des racines primaires et secondaires à 6 mois (A) an 1 an (B).

IV.4.6. Caractérisation des paramètres géométriques

L'angle d'insertion permet de caractériser la direction générale de croissance des différents types racinaires. Cette direction résulte principalement de l'angle d'émission des racines dans le plan vertical et horizontal. Dans notre étude, l'angle d'insertion des racines primaires a été mesuré dans le plan vertical par rapport à leur insertion sur la tige. Celui des racines d'ordre topologique supérieur est déduit de leur insertion sur la racine porteuse, dans le plan vertical pour les pivots et dans le plan horizontal pour les racines plagiotropes secondaires et tertiaires ainsi que les racines fines (Figure IV-37). Le référentiel adopté est orienté dans le sens des aiguilles d'une montre.

La direction de croissance initiale d'une racine peut être modifiée lors de son développement. Ainsi certaines racines subissent des déviations sous l'effet de tropismes. Ces changements de direction ont été caractérisés essentiellement sur les R1-PL-ST, par une mesure de la distance entre le point de réorientation de la racine déviée et la base de la racine porteuse (Figure IV-37).

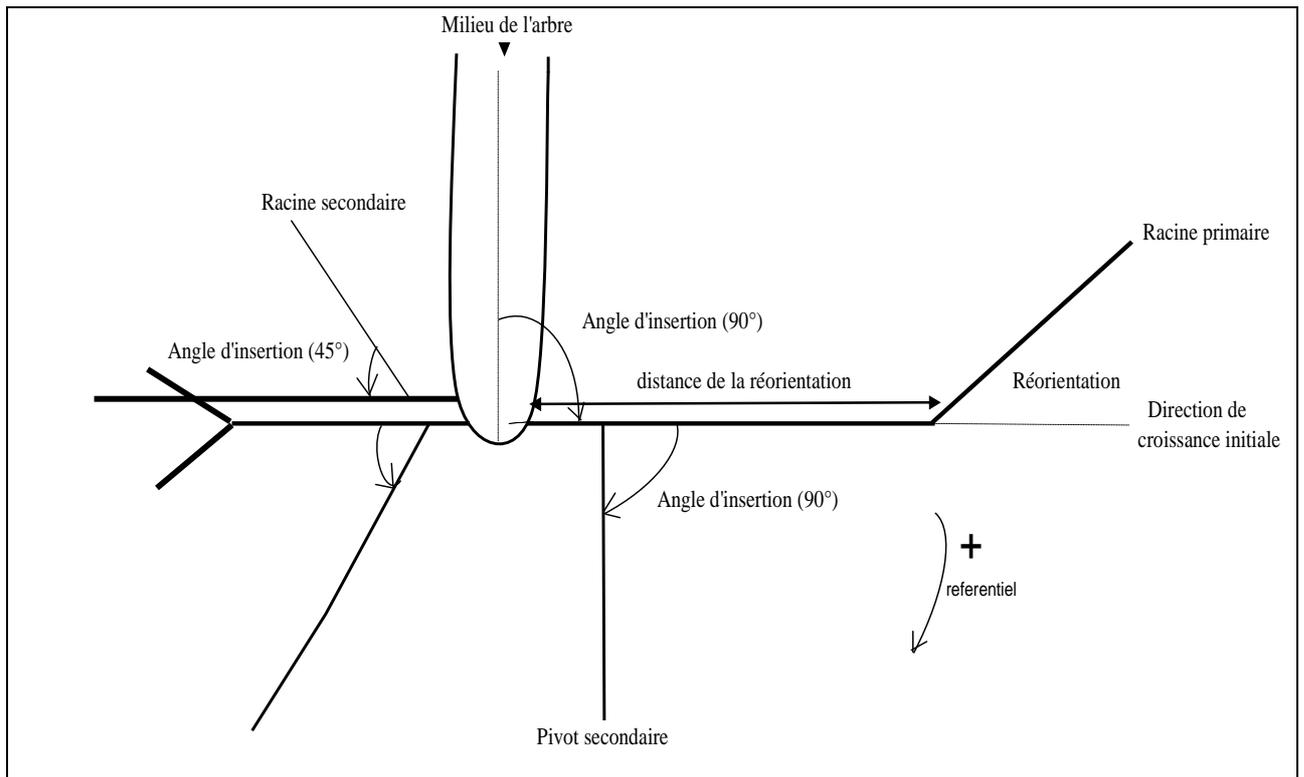


Figure IV-37: Représentation schématique du mode de mesure de l'angle racinaire des différents types racinaire.

IV.4.6.1. En pépinière

a/ Les racines plagiotropes

Au début de l'expérimentation, les R1-PL-ST ont un angle d'insertion dans le plan vertical par rapport au tronc relativement ouvert qui les rapproche plus de l'état orthotrope que plagiotrope (Figure IV-38). Par exemple, cet angle est de $144 \pm 17,49^\circ$ pour les plants âgés de 33 jours. Il diminue ensuite légèrement au cours du temps en se rapprochant de plus en plus de l'horizontale. A la fin de l'expérimentation (92-95 jours), les racines sont émises avec un angle proche de l'horizontale (100°).

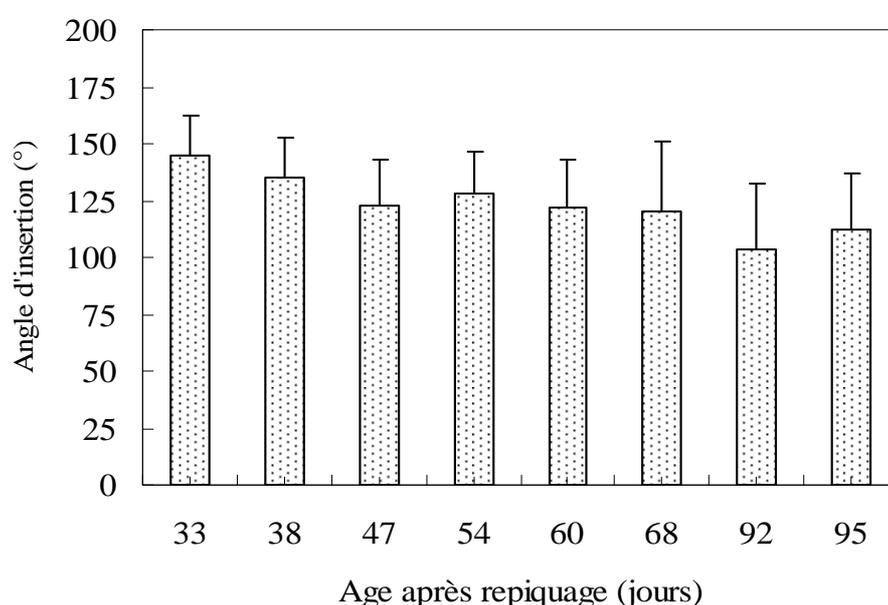


Figure IV-38: Variation de l'angle d'insertion moyen des R1-PL-ST au cours du temps en pépinière. Les barres représentent les écarts types.

Ces racines primaires subissent des réorientations, dont la distance par rapport à la base racinaire varie avec l'âge des plants (Figure IV-39). Cette distance reste relativement stable au cours des quatre premiers âges (entre 7,3 et 8 cm jusqu'au 54^e jour), avant de diminuer aux deux âges suivants (en moyenne 5,4 à 60 et 68 jours). Les deux derniers âges sont ensuite marqués par une augmentation de la distance de la réorientation racinaire. Les réorientations à ces derniers âges sont cependant à prendre avec précaution car elles peuvent être dues à un contact entre les apex racinaires et les parois des conteneurs.

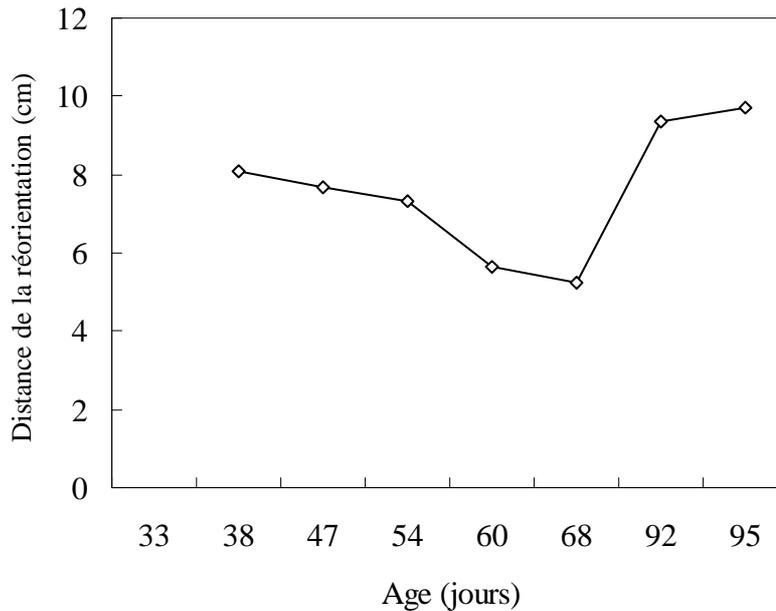


Figure IV-39: Variation de la distance de réorientation des R1-PL-ST à différents âges de mesure en pépinière.

b/ Les racines fines

L'angle d'insertion moyen dans le plan horizontal des racines fines portées par les R1-PL-ST est de 73 et 71° à 37 et 48 jours respectivement. Les changements de direction des racines fines n'ont pas été caractérisés du fait de la difficulté à les manipuler après leur sortie de terre.

IV.4.6.2. Au champ

a/ Les racines plagiotropes

Pour les types primaires (R1-PL-ST), l'angle d'insertion dans le plan vertical par rapport à l'axe du tronc ne présente pas de variations relatives à l'âge des peuplements. Il est un peu plus faible à un an ($88,57 \pm 21,54^\circ$; n=49) comparativement aux quatre autres peuplements de la chronoséquence, pour lesquels, les valeurs moyennes de cet angle, peu variables, sont de $95,08 \pm 18,05^\circ$ à 4 mois (n=62); $98,93 \pm 22,81^\circ$ à 6 mois (n=67); $97,43 \pm 10,90^\circ$ (n=48) à 4 ans et $94,96 \pm 14,95^\circ$ (n=27) à 14 ans. Des valeurs similaires sont obtenues pour les R1-T ($93,75 \pm 8,64^\circ$ et $95,85 \pm 19,13^\circ$ à 4 et 14 ans respectivement). En définitive les R1-PL-ST ont un angle d'insertion proche de l'horizontale.

Les R1-PL-ST peuvent subir plusieurs réorientations au cours de leur croissance. Nous ne caractérisons ici que la première à partir de la base racinaire insérée sur le tronc.

Celle-ci se produit très près de la base racinaire dans les jeunes peuplements ($7,29 \pm 6,60$ et $8,7 \pm 15,73$ cm respectivement à 4 et 6 mois) et plus loin à 1 an ($30,36 \pm 28,83$ cm).

Chez les types secondaires et tertiaires (R2-PL-ST, R3-PL-ST), l'angle d'insertion dans le plan horizontal par rapport à l'axe de la racine porteuse diminue légèrement ($77-72^\circ$) entre 1 an et 14 ans (Figure IV-40). Celui des R3-PL-ST est légèrement plus grand que celui des R2-PL-ST (81 et 78° respectivement à 4 ans et 14 ans).

b/ Les racines fines

Très peu d'angles d'insertion des racines fines ont été mesurés du fait de la difficulté de les manipuler. Ces racines étant agéotropes (s'orientent dans toutes les directions), nous n'avons mesuré que l'angle des racines émises dans le plan horizontal.

L'angle d'insertion dans le plan horizontal par rapport à l'axe de la racine porteuse des R2-FC et des R2-FL varie faiblement de 4 mois à 4 ans ($73-76^\circ$). La moyenne de ces deux types à ces deux âges est de 74° .

Nous avons aussi procédé à un comptage du nombre de racines fines en fonction de leur direction de croissance générale dans le plan vertical. Ces racines fines ont des directions de croissance variable : latérales (plagiotropes), descendantes (orthotropes) et ascendantes. La Figure IV-41 présente le nombre moyen de racines fines portées par les R1-PL-ST en fonction de leur direction de croissance dans le peuplement de 6 mois. Les racines plagiotropes (dites OC) sont les plus nombreuses. Cependant, leur nombre diminue de la base vers l'apex de l'axe porteur. A l'opposé, le nombre moyen des racines ascendantes et orthotropes est relativement constant le long de l'axe porteur. Les racines ascendantes remontent jusqu'en surface où elles colonisent les litières aériennes dès l'âge de 2 ans.

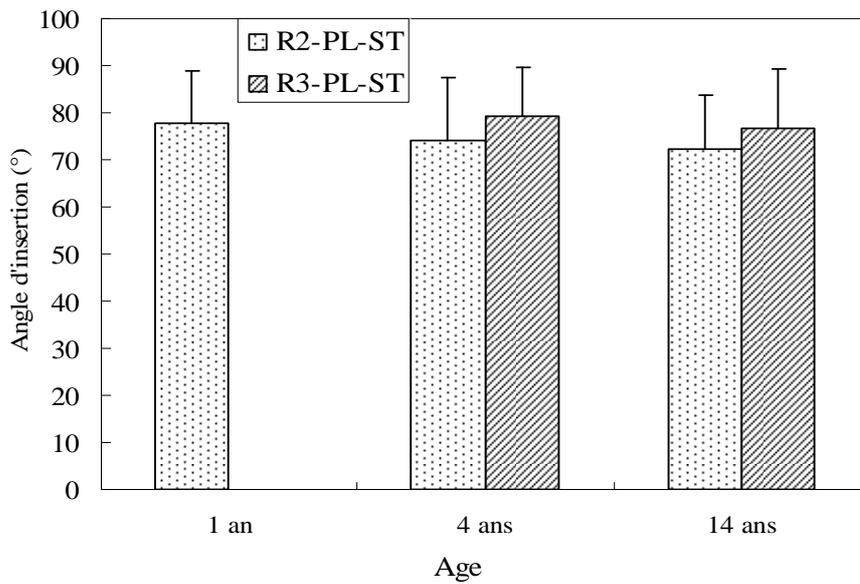


Figure IV-40: Variation de l'angle d'insertion moyen des R2-PL-ST et R3-PL-ST dans les peuplements de la chronoséquence.

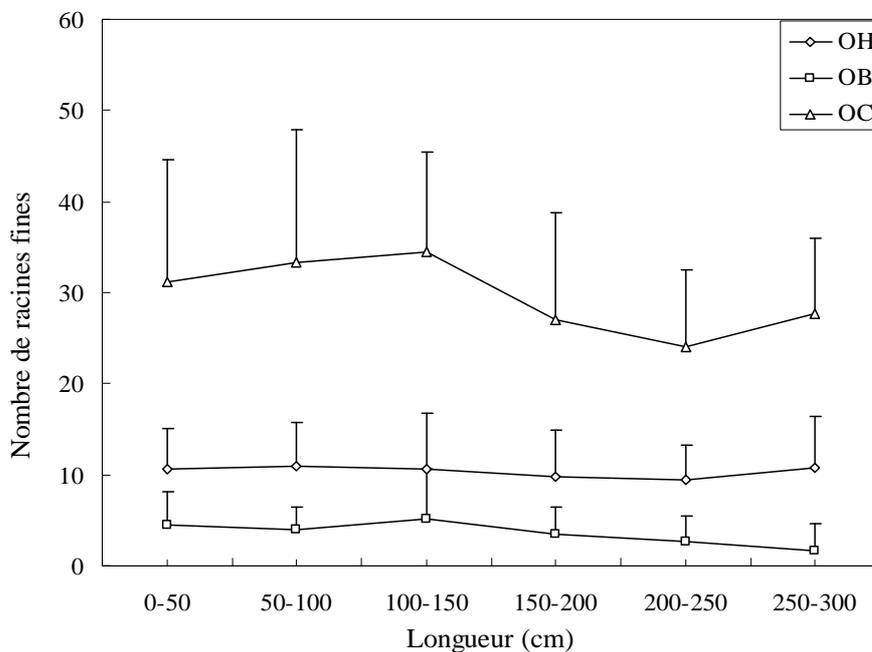


Figure IV-41: Variation du nombre moyen de racines fines en fonction de la direction générale de croissance dans le peuplement de 6 mois. Le comptage a été réalisé tous les 50 cm depuis la base de la racine porteuse (R1-PL-ST). Légende : OH (racines de direction de croissance ascendante), OC (plagiotope) et OB (orthotrope). n=15 R1-PL-ST. Les barres représentent les écarts types.

c/ Les racines pivotantes

Nous ne disposons des données d'angle d'insertion des pivots secondaires que dans les peuplements de 4 ans et 14 ans, puisque leur émission est encore faible jusqu'à 1 an. L'angle d'insertion des pivots secondaires proximaux dans un plan vertical par rapport à l'axe de la racine porteuse (R1-PL-ST) reste stable autour 74° entre 4 et 14 ans (Figure IV-42). Cette dernière valeur est très proche de celle des pivots tertiaires dans le plan vertical au même âge (68° et 61° pour R3-Pi-ST et R3-Pi respectivement).

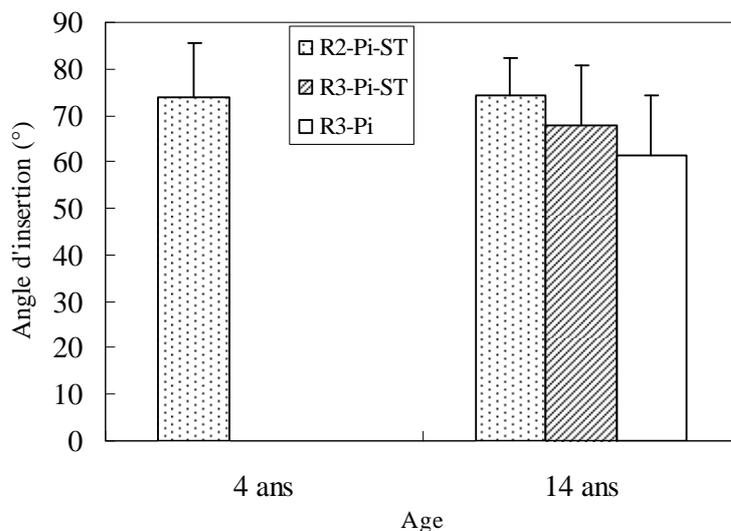


Figure IV-42: Angle d'insertion moyen des types pivotants dans deux peuplements de la chronoséquence (n= 44 et 24 pour les R2-Pi-ST à 4 et 14 ans respectivement, n=30 et 25 pour R3-Pi-ST et R3-Pi à 14 ans respectivement). Les barres représentent les écarts types.

IV.4.7. Discussion

IV.4.7.1. Typologie racinaire

Dans le cas de l'Eucalyptus au Congo, nous avons identifié cinq types racinaires homogènes en dépit d'une forte variabilité de certains paramètres de croissance au sein de chacun d'eux. Les racines plagiotropes se retrouvent à plusieurs ordres topologiques. En dehors des différences attribuées à leur position dans la structure (les racines de types primaires émises à la base du tronc se développent plus que les autres), ces racines plagiotropes portent presque toutes les mêmes types de ramifications. Les racines de ce type émises à partir du tronc (R1-PL-ST) ont été considérées comme des types primaires en l'absence d'un pivot sur les plants issus des boutures. En effet, nous n'avons pas pu obtenir une chronoséquence composée des parcelles issues des semis dans le massif d'Eucalyptus de Pointe-Noire.

Cependant les observations de quelques semis en pépinière confirment bien l'émission d'un pivot qui porte un ensemble rayonnant de racines plagiotropes lors de sa croissance. Un deuxième type plagiotrope est composé des racines traçantes qui arrivent tardivement dans la séquence de différenciation racinaire. Elles ont un diamètre peu variable le long de l'axe et semblent être dévolues à l'exploitation de certaines zones non atteintes par les autres types plagiotropes ou à la réexploitation des zones déjà exploitées du fait de leur apparition tardive (Kahn, 1980).

Les types pivotants sont émis sur les Rx-PL-ST. Comme pour les racines qui les portent, ils se distinguent par un plus grand développement des racines situées à proximité de la base du tronc. Enfin, les racines fines qui sont portées par tous les autres types et sont observées à tous les niveaux de différenciation racinaire. Elles peuvent parcourir des distances assez longues à partir de leur point d'émission (racines fines longues) ou s'arrêter après quelques centimètres de croissance (racines fines courtes). Cependant les mesures instantanées de longueur racinaire à différents âges ne permettent pas de conclure sur le devenir des racines fines courtes, et donc sur l'existence de deux populations distinctes chez les racines fines.

L'observation des racines fines dans les rhizotrons montre bien des racines fines longues et courtes suivies jusqu'à leur mortalité. Cependant, plusieurs d'entre elles n'ont pas d'origine connue et ont peut être poussé avant d'apparaître sur la vitre.

D'un point de vue fonctionnel, tous ces types racinaires peuvent être regroupés en 3 catégories :

- Les racines plagiotropes (Rx-PL-ST) et les pivots (RPi) qui constituent la macrostructure, assurent l'ancrage de l'arbre et explorent le milieu horizontalement et verticalement,
- Les racines fines (Rx-F, longues et courtes) qui exploitent le milieu,
- Les racines tardives qui réexploitent les zones déjà exploitées par le front racinaire ou des zones au delà du front racinaire portées par les Rx-PL-ST.

La différenciation morphologique des axes racinaires résulte d'un programme de croissance spécifique à chaque espèce appelé 'modèle de croissance'. Ainsi l'architecture d'un système ramifié, quelque soit sa complexité, peut se résumer en une simple séquence d'axes apparaissant au cours du temps (Barthélémy et Caraglio, 2007).

Certains types racinaires sont définis en fonction de leur aptitude à assumer certains rôles dans le fonctionnement de la plante. Par exemple, Danjon *et al* (2005) distinguent neuf compartiments sur le système racinaire de *Pinus pinaster* en fonction de leur localisation et leur potentielle contribution à la résistance mécanique de la plante. Une autre classification

des racines individuelles repose sur des caractéristiques morphologiques, anatomiques et fonctionnelles. Une telle typologie est souvent définie *a priori* sur la base de l'ordre d'agencement des racines et leur dynamique d'apparition dans le temps. Cette approche a été utilisée par de nombreux auteurs (Colas, 1997; Collet *et al.*, 2006; Jourdan et Rey, 1997; Le Roux, 1994; Pagès *et al.*, 2004; Vercambre *et al.*, 2003). Les racines sont d'abord regroupées par ordre topologique. Il est ensuite possible de rassembler les racines d'un même ordre topologique ou des ordres topologiques différents au sein d'un type unique (Collet *et al.*, 2006; Jourdan et Rey, 1997). La typologie racinaire a été définie ainsi pour de nombreuses espèces. Par exemple, huit types racinaires ont été mis en évidence au cours du développement du palmier à huile (*Elaeis guineensis*). Six d'entre eux sont déjà présents au stade juvénile en pépinière (Jourdan et Rey, 1997). Pour leur part, Collet *et al.*, (2006) distinguent cinq types racinaires sur des jeunes plants de *Quercus petraea*. Enfin Vercambre *et al* (2003) distinguent six types racinaires chez le pêcher (*Prunus persica*).

IV.4.7.2. Développement du système racinaire

L'observation du système racinaire de l'Eucalyptus, depuis la pépinière jusqu'au champ, montre que la dynamique de mise en place des différents types racinaires n'est pas l'effet d'un hasard mais répond à un programme morphogénétique spécifique. Pour assurer l'extension de son système racinaire dans un important volume de sol, l'Eucalyptus recourt à deux types de réitérations complémentaires: la réitération sylleptique et la réitération proleptique (Atger et Edelin, 1994; Barthélémy et Caraglio, 2007). Ces deux types de réitérations se distinguent par l'âge des organes sur lesquels elles se produisent. Lorsque la réitération se produit sur un organe jeune, on parle de réitération sylleptique. Dans le cas des organes âgés, la réitération est dite proleptique.

Deux cas de réitération sylleptique peuvent être considérés : la duplication partielle qui consiste en l'émission d'une racine latérale qui réitère l'architecture de l'axe qui lui donne naissance et la duplication totale d'un axe conduisant à l'émission de deux axes (fourches) de diamètre assez similaire. Sur le système racinaire de l'Eucalyptus, nous avons noté les deux cas de réitération sylleptique. Dans le premier cas, les racines latérales secondaires (dites R2-PL-ST), tertiaires (R3-PL-ST) et quaternaires (R4-PL-ST) et les racines pivotantes de mêmes ordres réitèrent une architecture similaire à celle de leur racines porteuses quelque soit la profondeur du sol.

Cette réitération sylleptique a lieu aussi sur les racines pivotantes les plus développées (les pivots proximaux) des peuplements âgés à travers une intercalation du système racinaire au cours du temps (Figure IV-43). Les pivots secondaires proximaux portent des racines plagiotropes (R3-PL-ST) qui émettent à leur tour d'autres pivots (R4-Pi-ST), permettant ainsi de repousser certains types racinaires en particulier les racines fines vers la périphérie. Ce processus de croissance par intercalation a été observée sur le système racinaire d'autres espèces (Atger, 1992; Jourdan, 1995). Ce processus permet à la fois l'accroissement du système ramifié et le maintien des relations hiérarchiques entre les organes déjà différenciés. Selon, Atger (1992), l'intercalation d'un nouveau type racinaire s'accompagne de l'augmentation de l'effectif de chaque type racinaire déjà en place.

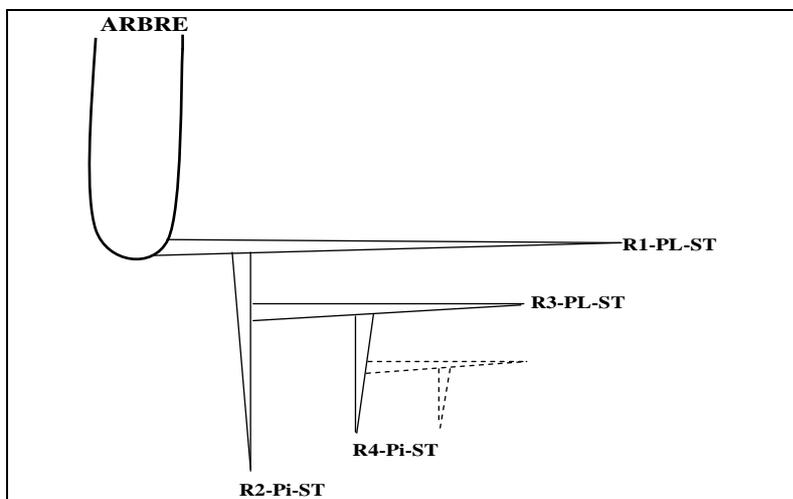


Figure IV-43 : Représentation schématique de l'intercalation sur le système racinaire d'Eucalyptus.

La réitération proleptique est aussi observée dans les peuplements âgés d'Eucalyptus par une production tardive des racines adventives à partir du tronc (R1-T). Ces réitérations ont aussi été observées sur les parties aériennes et racinaires de nombreuses autres espèces (Atger et Edelin, 1994; Barthélémy et Caraglio, 2008; Kahn, 1980; Moulia *et al.*, 1999; Vercambre *et al.*, 2003). La réitération sylleptique peut se produire uniquement à proximité de la souche comme chez *Platanus hybrida* (le platane) et *Laetia procera* ou affecter les racines latérales sur toute leur longueur comme cela a été observé chez *Cecropia obtusa* (Atger et Edelin, 1994). La réitération est dite partielle dans le premier cas et totale dans le second (Barthélémy et Caraglio, 2007). Elle aboutit à la formation des pivots surnuméraires comme cela a été observé chez *Platanus hybrida* (Atger et Edelin, 1994). Cette stratégie de mise en place du système racinaire permet une occupation totale du sol à toutes les profondeurs. Comme le font remarquer Atger et Edelin (1994), elle permet au système racinaire de coloniser une surface

approximativement circulaire et de disposer des racines fines absorbantes sur la quasi-totalité de l'espace de sol où il croît. Des différences nettes dans la colonisation du sol sont observées avec des systèmes racinaires qui ne peuvent pas réitérer (Atger et Edelin, 1994).

La réitération proleptique est complémentaire de la réitération sylleptique en terme d'occupation du sol. Elle permet de réexploiter certaines espaces laissés vides, à la suite du passage du front racinaire ou de la mortalité de certaines racines, et de coloniser des nouveaux espaces grâce à l'extension des racines traçantes, notamment à la base du tronc. Cette stratégie est d'autant plus importante qu'elle permet de compenser le renouvellement constant des racines tout le long de la vie de l'arbre (Atger et Edelin, 1994).

Les réitérats de différents ordres topologiques chez l'Eucalyptus présentent des différences morphologiques par rapport aux racines qui les portent. Par exemple, le diamètre basal des R1-PL-ST est supérieur à celui des R2-PL-ST, bien que ce dernier réitère les mêmes structures que le premier. En outre, il a été observé les mêmes différences entre les pivots secondaires proximaux et distaux. Ces différences semblent être liées à la proximité au tronc. Les racines émises à proximité du tronc ou de la base de la racine porteuse sont celles qui présentent le plus grand diamètre. Ce fait a été rapporté par plusieurs auteurs (Coutts, 1987; Hackett, 1969; Le Roux et Pagès, 1994). Selon Coutts (1987), la croissance secondaire importante du pivot et des racines latérales est due à une formation occasionnelle des méristèmes apicaux ayant un diamètre supérieur à la normale. Cette formation de méristèmes apicaux protubérants est sous le contrôle de certains facteurs tels que la blessure de l'axe racinaire ou la proximité de la tige. Les propriétés de morphogenèse, bien que régulées par les facteurs environnementaux, pourraient être acquises très tôt (Hackett, 1969; Le Roux et Pagès, 1994). L'émission de racines ayant un épaississement accru est à l'origine de la formation sur les racines latérales d'une zone composée des racines très développées autour de la tige assurant certaines fonctions telles que la résistance mécanique aux vents (Coutts, 1987; Danjon *et al.*, 1999).

L'architecture du système racinaire de l'Eucalyptus au Congo semble ainsi s'adapter aux conditions climatiques et édaphiques de la région d'étude et se manifeste principalement par la mise en place d'une forte exploration des zones distales superficielles et profondes.

Les racines plagiotropes primaires peuvent s'étendre jusqu'à 10 mètres à partir de leur point d'émission dans le peuplement de 14 ans. En outre, plusieurs pivots secondaires s'enfoncent au delà de 3 mètres, profondeur maximale de nos excavations. Des prélèvements de sol à la

tarière ont révélé la présence des racines d'Eucalyptus jusqu'à 12 mètres de profondeur dans les plantations adultes d'Eucalyptus (Laclau, donnée non publiée). La texture sablo-argileuse du sol, l'absence d'obstacle à la prospection des horizons du sol par les racines, la durée de la saison sèche ainsi que la pauvreté minérale des sols pourraient expliquer cette forte extension des racines de structure. Le système pivotant est important dans le prélèvement de l'eau dans les horizons profonds du sol au cours de la saison sèche (Danjon et Reubens, 2008 ; Roupsard *et al.*, 1999). De tels adaptations du système racinaire ont déjà été mis en évidence sur d'autres espèces. Par exemple, *Faidherbia albida* développe un système pivotant qui atteint 7 mètres de profondeur comme une stratégie de lutte contre le manque d'eau dans la région semi-aride d'Afrique occidentale (Roupsard *et al.*, 1999). En outre, sur le système racinaire de *Eucalyptus marginata* âgé de 13 ans en Australie, Szota *et al.* (2007) observent une limitation de la croissance du pivot dans un sol latéritique. A l'opposé, ce système émet un nombre plus important de racines latérales et des pivots secondaires par rapport à celui poussant dans un sol argileux. Plus généralement, les espèces poussant sur des sols secs et pauvres en éléments minéraux développent un système racinaire plus ramifié avec des racines individuelles plus longues (Fitter *et al.*, 1991 a,b ; Fitter et Stickland, 1992). Ceci est globalement le cas sur le système racinaire d'Eucalyptus au Congo.

IV.4.7.3. La croissance racinaire en rhizotron

L'étude de la croissance racinaire en rhizotron a été entreprise pour suivre la cinétique de mise en place des types racinaires au cours de leur développement. Cependant, le rhizotron ne permet pas de différencier les types racinaires au moment des observations. Cela limite fortement son efficacité dans l'analyse de la dynamique racinaire de tous les types répertoriés. L'étude de la dynamique de croissance dans le peuplement de 14 ans montre des interruptions dans l'interception des racines sur la vitre. En effet, les racines arrivent au contact de la vitre quelques semaines après son installation avant de disparaître en dépit des conditions environnementales quelquefois favorables à la croissance racinaire (par exemple : forte humidité du sol en saison de pluies). Ce fait, déjà mis en évidence dans une étude antérieure (Thongo M'bou *et al.*; 2008), pourrait être attribué au passage du front racinaire et/ou à la perturbation des conditions du milieu (température, humidité) dans le rhizotron.

L'absence de racines dans le rhizotron à certaines périodes n'a pas permis le suivi en continu de la dynamique de croissance racinaire. On observe néanmoins une diminution de vitesse d'élongation des racines fines en fonction des saisons climatiques. Ces vitesses, fortes en

saison de pluie, diminuent pour atteindre des valeurs minimales en saison sèche. Il a été montré que l'humidité du sol est le principal déterminant de cette variation saisonnière de la croissance racinaire dans les plantations d'Eucalyptus (Thongo M'bou *et al.*, 2008). La vitesse d'élongation des racines fines de notre étude au cours de la période de mars – juillet 2005 ($0,18 \text{ cm j}^{-1}$) est inférieure à celle obtenue dans un peuplement de 9 mois au cours de la même période en 2001 ($0,45 \text{ cm j}^{-1}$, Thongo M'bou *et al.*, 2008). De plus, la vitesse d'élongation moyenne en pépinière ($0,55 \text{ cm j}^{-1}$) dans cette étude est bien supérieure à celles des deux peuplements cités ci-dessus. Il semble se dégager une diminution de la vitesse d'élongation avec l'âge des peuplements. Dans tous les cas, les vitesses d'élongation des racines fines d'Eucalyptus au Congo sont faibles par rapport à celles rapportées sur d'autres espèces (Misra, 1999; Epron *et al.*, 1999). Cependant la croissance des racines primaires suggère des fortes vitesses d'élongation. Par exemple, les racines plagiotropes primaires ont une longueur totale moyenne de 4 mètres à 1 an, ce qui correspond à une vitesse d'élongation moyenne d'un peu plus de 1 cm j^{-1} .

IV.4.7.4. Architecture racinaire et fertilité des sols

Grâce aux processus de réitération déjà évoqué, le système racinaire de l'Eucalyptus occupe un volume important du sol. Il émet au cours de son extension de milliers de racines d'exploitation dont la majorité a un diamètre inférieur à 2 mm. L'étude de cycle biogéochimique dans une chronoséquence (Laclau *et al.*, 2003) révèle l'existence chez l'Eucalyptus de deux phases vis-à-vis des prélèvements minéraux : la phase juvénile au cours de laquelle les besoins en nutriments de la plante sont couverts par les prélèvements dans le sol. Cette phase dure jusqu'à la fermeture de la canopée qui a lieu à 2 ans. La deuxième phase (de 2 ans à la fin de rotation) est marquée par un recyclage intense de nutriments. Les besoins des plantes sont couverts par les translocations internes, ainsi que par la minéralisation de la litière (Laclau *et al.*, 2003). Au cours de ces deux phases, le prélèvement des nutriments est assuré soit par les racines fines du sol ou par le mat racinaire.

Une proportion importante des racines fines agéotropes a une direction de croissance ascendante. Ces racines remontent en surface et s'enchevêtrent dans la litière racinaire en décomposition pour former le mat racinaire (Laclau *et al.*, 2004). La prolifération des racines fines dans l'horizon organique du sol est souvent interprétée comme une stratégie visant à prélever les nutriments issus de la décomposition de la matière organique, essentiellement

dans les sols pauvres (Sayer *et al.*, 2006; Vogt *et al.*, 1996). Ceci est souvent observé dans les forêts et les plantations tropicales (Laclau *et al.*, 2004 ; Cotrufo, 2006), dont les sols sont fréquemment ressuyés, provoquant une perte importante d'éléments minéraux. Dans ces conditions, les apports atmosphériques et une exploitation intense des litières apparaissent comme des voies pouvant assurer une nutrition minérale suffisante des plants. Sayer *et al.* (2006) montrent d'ailleurs qu'une augmentation de la quantité de litière dans le sol induit une augmentation de la colonisation de l'horizon organique par les racines fines dans une forêt tropicale humide. Dans les plantations d'Eucalyptus au Congo, la chute de litières commence une année après la plantation. Ces litières sont ensuite colonisées par le mat racinaire autour de 2 ans. La biomasse moyenne annuelle du mat racinaire est de 270 kg ha⁻¹ dans une plantation d'Eucalyptus âgée de 6 ans (la même que celle utilisée dans notre chronoséquence à 14 ans). Cette biomasse racinaire qui suit une variation en fonction des saisons climatiques se développe préférentiellement dans des micro-dépressions souvent issues du passage des engins lors des entretiens mécaniques (Bouillet *et al.*, 2002).

L'étude du rôle du mat racinaire dans la décomposition de la matière organique dans la plantation d'Eucalyptus âgée de 6 ans révèle un prélèvement intense de nutriments dans la matière organique en décomposition. Ce prélèvement représente en moyenne 46 kg ha⁻¹ de N, 3 kg ha⁻¹ de P, 4 kg ha⁻¹ de K, 19 kg ha⁻¹ de Ca et 17 kg ha⁻¹ de Mg (Laclau *et al.*, 2004). Lors de l'apport de phosphore radioactif sous forme soluble à la surface du mat racinaire sur 10 placettes en forêt tropicale humide au Venezuela, moins de 0,02% du ³²P appliqué a été recueilli en dessous du mat racinaire (Stark et Jordan, 1978). En définitive, le mat racinaire est très actif dans le prélèvement des nutriments dans la matière organique en décomposition et ainsi permet d'éviter leur transfert dans les horizons profonds du sol (Laclau *et al.*, 2004).

En dessous du mat racinaire, une étude du devenir du ¹⁵N marqué dans les horizons du sol a été menée dans une plantation d'Eucalyptus proche de notre site d'étude à différents âges (d'Annunzio, 2008). Elle révèle une augmentation du marquage avec la profondeur du sol dans un peuplement âgé de 8 mois. Ceci suggère un entraînement gravitaire de l'azote dans un peuplement où le volume du sol couvert par les racines fines est encore faible. A l'opposé, le marquage n'augmente que jusqu'à 15 cm avant de diminuer et de disparaître complètement dans les horizons profonds des peuplements âgés de 13 et 19 mois. Ce fait pourrait être attribué à un prélèvement intense dans des peuplements présentant une plus forte occupation du volume du sol par les racines. En outre à 13 et 19 mois, l'azote marqué sur un arbre a été retrouvé chez les voisins situés à plus de 3 mètres probablement suite à une forte croissance

en longueur des racines latérales (d'Annunzio, 2008), comme cela a été observé dans notre étude.

IV.4.8. Conclusion

Au cours de son développement, le système racinaire de l'Eucalyptus occupe un volume important de sol avec une stratégie a priori complexe. Cependant, la définition de sa typologie racinaire révèle l'existence de cinq catégories ayant des caractéristiques morphologiques et physiologiques différentes. Ces types racinaires assurent trois fonctions essentielles. Parmi elles, on distingue les racines charpentières (pivots et racines plagiotropes), les racines fines (longues et courtes) qui exploitent le milieu et les racines traçantes qui réexploitent le milieu et cherchent de nouvelles zones à exploiter. Tous ces types racinaires se mettent en place selon une stratégie réitérative qui affecte plusieurs types racinaires de tous les ordres topologiques. Grâce à cette stratégie, le système racinaire colonise rapidement les horizons organique et minéral du sol, ce qui lui permet un prélèvement intense de l'eau et des éléments minéraux dans un sol chimiquement pauvre et pour une espèce dont la croissance initiale des plants dépend fortement des apports extérieurs en éléments minéraux. Il faut noter que la mise en place des racines fines avec une durée de vie limitée dans tous les ordres topologiques et donc un fort turnover peut apporter une importante contribution dans le cycle de carbone et des plantations d'Eucalyptus.

V. LA RESPIRATION RACINAIRE

V.1. Introduction

Cette étude a été menée en conditions semi-contrôlées sur des jeunes plants d'Eucalyptus âgés de 4 mois au début de l'expérimentation. Elle vise à déterminer les paramètres d'un modèle fonctionnel de la respiration racinaire afin de simuler cette dernière à l'échelle du peuplement. Elle complète aussi une étude réalisée au champ sur des racines fines et grosses dans plusieurs peuplements âgés de plus 7 mois (Marsden *et al.*, 2008 a,b).

Un dispositif de mesure d'échanges gazeux fonctionnant en circuit ouvert a été utilisé pour mesurer la respiration *in situ* du système racinaire des jeunes plants d'Eucalyptus. Trois doses croissantes d'engrais ont été appliquées sur les plants avant le début des mesures afin d'obtenir une gamme importante de croissance et d'absorption permettant de décomposer la respiration totale en des termes dépendants de la croissance, de l'absorption d'ions et l'entretien de la biomasse.

V.2. Matériel et Méthodes

V.2.1. Préparation du matériel végétal

Cette étude a été réalisée au sein de l'Unité Mixte de Recherche Ecologie et Ecophysiologie Forestière (UMR 1137, INRA – Université Henri Poincaré) de Champenoux (48°44'N, 6°14'E), près de Nancy (France). Des boutures enracinées d'Eucalyptus (clone 1-41) ont été transportées de Pointe-Noire à Champenoux au début du mois de mars 2005. Elles ont été préparées conformément aux pratiques courantes à la pépinière industrielle de EFC :

- recepage des plants au parc multiplicatif au début du mois de décembre 2004,
- récolte des boutures au parc multiplicatif et repiquage dans des caissettes (de marque Sappi) au début du mois de janvier 2005 (Figure V-1),
- enracinement des boutures sous serre dans l'aire de rhizogénèse pendant un mois jusqu'au début du mois de février 2005,
- acclimatation des plants enracinés pendant un mois jusqu'au début du mois de mars 2005.

Un traitement fongique (le Banko-plus en solution aqueuse à 1,5ml/l d'eau) et hormonal (la base de la bouture est plongée dans une poudre d'acide indole butyrique dit "Chryzoplus" à 0.8%) ont été appliqués sur les boutures lors de leur repiquage dans les caissettes (Saya *et al.*,

2008). En outre les boutures ont été fertilisées au NPK (1-1-5 en granule à la dose de 0,06g/plant une fois par semaine) au cours de leur passage dans l'aire de rhizogénèse.

A leur arrivée à Champenoux, les plants ont été mis en culture sous une serre chaude dans des pots de 8 litres remplis de sable grossier servant de substrat (Figure V-2). L'arrosage était réalisé avec un système d'arrosage automatique au 'goutte à goutte'.

Le 23 mai 2005, deux semaines avant le début des mesures de la respiration, les plants ont été fertilisés au Nutricote (13-13-13, N-P-K avec les oligo-éléments) aux doses de 8, 24 et 48g/plant afin d'obtenir une importante gamme de croissance et d'absorption d'ions. La respiration de l'ensemble du système racinaire a été mesurée sur 9 plants de chaque traitement à intervalle de 14 jours au cours de la période du 06 juin au 11 juillet 2005. Ainsi pour chaque traitement azoté, la respiration a été mesurée à trois dates: 14, 28 et 35 jours après la fertilisation (JAF). Dans la suite de cet exposé, nous utiliserons les termes N8, N24 et N48 pour désigner les traitements à 8, 24 et 48g/plant respectivement.



Figure V-1: Caissette 'Sappi' remplie de vermiculite et contenant des boutures d'Eucalyptus à Pointe-Noire. Cette caissette est composée de 49 alvéoles de 50 ml chacune.



Figure V-2: Plants d'Eucalyptus en croissance dans des pots sous serre à Champenoux.

V.2.2. Dispositif de mesure de la respiration

La respiration racinaire des jeunes plants d'Eucalyptus a été mesurée en continu grâce à une méthode de mesure des échanges gazeux dans une enceinte ouverte par une méthode dite 'perfusive' (Bouma *et al.*, 1997). Le principe de la méthode consiste à faire passer de l'air dont la concentration en CO₂ est connue à l'intérieur d'un substrat dans lequel pousse un système racinaire et d'en mesurer la différence de concentration entre l'entrée et la sortie du système.

Notre dispositif de mesure a été conçu au centre INRA de Champenoux, puis testé sur des systèmes racinaires de plusieurs espèces (Huc, 2000; Delagrangé *et al.*, 2006). Un schéma du dispositif est présenté par la Figure V-3

Des tubes plastiques perforés ont été placés dans les pots avant la mise en culture des boutures dans le substrat (au 1/3 de sa hauteur) afin de permettre l'injection d'un flux d'air de concentration en CO₂ connue (Figure V-4). Les pots ont ensuite été placés dans des enceintes en PVC fermées à l'aide des couvercles. L'étanchéité des enceintes (jonction des deux plaques du couvercle, point d'insertion des tuyaux d'injection d'air) a été assurée par des joints toriques puis complétée par le mastic (Teroson, Glastech Oy, Vaasa, Finland). L'espace vide entre le pot et l'enceinte de mesure a été rempli par des balles de ping-pong afin de diminuer le volume d'air du système et donc de réduire l'inertie du système.

De l'air privé de CO₂ grâce à la chaux sodée a été injecté dans le circuit à l'aide d'une pompe. Une quantité contrôlée de CO₂ provenant d'une bouteille de CO₂ comprimé a été injectée dans l'air sans CO₂ de manière à obtenir une concentration de 320 ppm. Les fluctuations de pression d'air ont été limitées par un régulateur de pression placé en aval de la pompe (Delagrangé *et al.*, 2006). Dans le circuit, une partie du flux d'air est dirigé vers un volume mort avant d'atteindre un analyseur de référence (IRGA : Infra-Red Gaz Analyser, Analytical Development Company, Limited, Hoddesdon, UK). Une autre partie du flux d'air est humidifiée en passant par un bulleur, puis dirigée vers l'enceinte grâce au tube préalablement installé dans le pot. Il en ressort au travers d'un raccord sur lequel est relié un tube, puis transite par un dessicant jouant le rôle de piège à eau avant d'atteindre un analyseur différentiel de gaz.

Une automatisation du système composée de 10 électrovannes a été mise au point afin de pouvoir mesurer successivement l'air sortant dans 9 enceintes installées en parallèle. Le débit molaire d'air entrant dans chaque enceinte (F) est mesuré à l'aide d'un débitmètre massique.

L'analyseur différentiel mesure, les uns après les autres, les différences de concentration en CO₂ entre l'air à l'entrée des enceintes et l'air sortant dans chacune d'elles (ΔC), à raison de

six minutes par enceinte. Ces six minutes sont réparties en trois minutes de purge et de stabilisation du système, suivie de trois périodes d'une minute chacune durant lesquelles la concentration de CO₂ et la température du substrat (mesurée par un thermocouple) sont mesurées, moyennées, puis stockées dans une centrale d'acquisition de données (Campbell). Ainsi un cycle complet (9 enceintes + zéro de l'analyseur) est accompli en une heure.

La respiration du substrat sans racine est proche de zéro (Delagrangé *et al.*, 2006). La respiration mesurée est donc considérée comme correspondant uniquement à celle du système racinaire. Pendant la mesure de respiration, un bain thermostaté a permis de maintenir la température du substrat constante à 22°C dans deux des neuf enceintes de mesure afin de pouvoir corriger les variations de la respiration dues à la température.

La respiration racinaire est calculée par l'équation suivante :

$$R_r = \Delta CO_2 \times F \times M_C \times 3600 \times 24 \times 10^{-6} \quad \text{Equation V-1}$$

Avec R_r = respiration racinaire totale (g_C j⁻¹), F est le débit molaire (mol s⁻¹), ΔCO_2 est la différence de concentration molaire entre l'entrée et la sortie de l'analyseur (μmol mol⁻¹), et M_C est la masse molaire du carbone (12g).

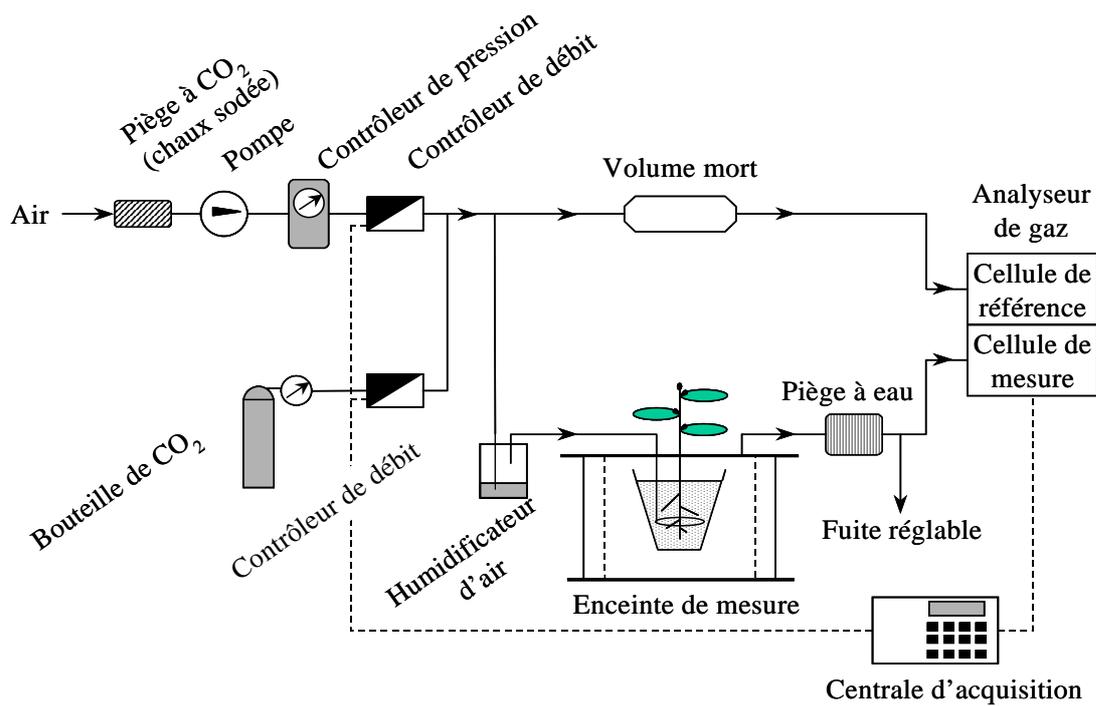


Figure V-3: Schéma de principe du montage de mesure de dégagement de CO₂ dans une enceinte de mesure de respiration (d'après Huc, 2000).

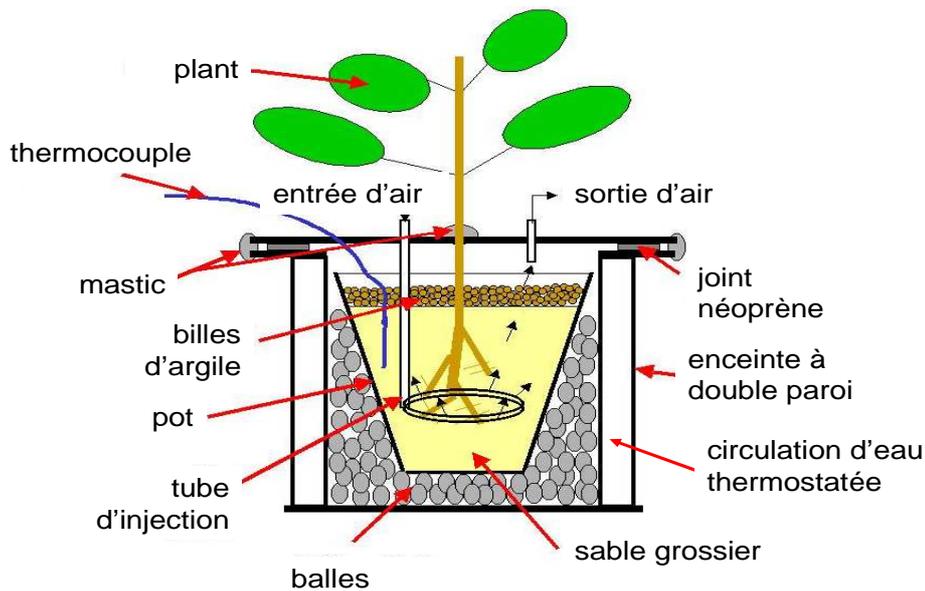


Figure V-4: Pot contenant un plant dans une chambre de mesure de respiration. Illustration des composants du système de mesure (d'après Delagrangé *et al.*, 2006).

Dans le but de comparer la respiration des différents plants aux différentes dates de mesure, une correction de l'effet de la température a été réalisée sur la base de l'équation suivante :

$$R_r(T) = R_r(T_{ref}) Q_{10}^{\left(\frac{T-T_{ref}}{10}\right)} \quad \text{Equation V-2}$$

où $R_r(T)$ est la respiration racinaire (en $gC\ j^{-1}$) à la température de mesure T ($^{\circ}C$), et T_{ref} est la température de référence.

La respiration racinaire totale a ainsi été ramenée à une température de référence de $22^{\circ}C$:

$$R_r(T_{ref}) = \frac{R_r(T)}{Q_{10}^{\left(\frac{T-T_{ref}}{10}\right)}} \quad \text{Equation V-3}$$

Les respirations racinaires spécifiques R_{rs} ($gC\ kg^{-1}\ j^{-1}$) ont été obtenues en divisant R_r par la masse racinaire.

V.2.3. Mesures complémentaires

Après chaque mesure de respiration, la hauteur des plants a été mesurée. Ils ont ensuite été coupés. Trois compartiments ont été distingués: les feuilles, le bois (tiges+branches) et les racines. Toutes les feuilles de chaque plant ont été passées au planimètre (Delta T, Hoddesdon, U.K) pour la mesure de la surface foliaire. Tous les compartiments (souterrains et aériens) ont été mis à sécher en étuve à $65^{\circ}C$ jusqu'à stabilisation du poids. Ils ont ensuite été finement broyés pour les analyses chimiques réalisées avec un analyseur élémentaire (NCS2500, CE Instrument Thermo Quest). Ces analyses ont porté sur le dosage de carbone et d'azote. En outre, un dosage de cendre a été réalisé pour l'estimation théorique du coût de construction des racines. Celle-ci a été faite sur la base de l'équation de Vertregt et Penning de Vries (1987) modifiée par Poorter (1994).

$$CC = (-1,041 + 5,077 \times \frac{C}{1000 - Min}) \times \frac{1000 - Min}{1000} + (5,325 \times \frac{N}{1000}) \quad \text{Equation V-4}$$

avec CC le coût de construction ($g_{glucose} \cdot g_{MS}^{-1}$); C et N sont respectivement la concentration en carbone et en azote des racines ($g\ g_{MS}^{-1}$).

Min, la concentration en minéraux dans les racines, n'est pas mesurée mais est considérée en première approximation comme égale à la concentration en cendre, déterminée après calcination à 550°C pendant 6 heures (Barthod, 2006).

V.2.4. Paramétrage du modèle de respiration

Une régression linéaire multiple a été utilisée pour décomposer la respiration racinaire totale en trois composantes (croissance, entretien de la biomasse et absorption d'ions). Ce modèle a été décrit en détails par plusieurs auteurs (Bouma *et al.*, 1996; Lambers *et al.*, 1998; Van der Werf *et al.*, 1988).

$$R_r = \overbrace{a \times \frac{dMracine}{dt}}^{\text{Croissance}} + \overbrace{b \times \frac{dNplant}{dt}}^{\text{absorption}} + \overbrace{c \times Mracine}^{\text{entretien}} \quad \text{Equation V-5}$$

où $\frac{dMracine}{dt}$ est la vitesse de croissance de la biomasse racinaire ($\text{g}_{\text{MS}} \text{j}^{-1}$), $\frac{dNplant}{dt}$ est la vitesse d'absorption nette d'azote ($\text{g}_{\text{N}} \text{j}^{-1}$), 'a' est le coût de croissance ($\text{gC g}_{\text{MS}}^{-1}$), 'b' est le coût d'absorption de l'azote ($\text{gC g}_{\text{N}}^{-1}$), et 'c' est le coût d'entretien de la biomasse ($\text{gC g}_{\text{MS}}^{-1} \text{j}^{-1}$).

V.2.4.1. Détermination du coût de croissance

Le coût de croissance (en $\text{gC g}_{\text{MS}}^{-1}$) est déduit du coût de construction ($\text{g}_{\text{glucose}} \text{g}_{\text{MS}}^{-1}$) par l'équation suivante :

$$a = \left(\frac{\frac{CC}{180} \times 72}{C} - 1 \right) \times C \quad \text{Equation V-6}$$

C étant la concentration en carbone dans les racines (en $\text{gC g}_{\text{MS}}^{-1}$), 180 étant la masse molaire du glucose et 72 étant la masse des 6 moles de carbone contenues dans une mole du glucose.

V.2.4.2. Détermination de la vitesse de croissance relative racinaire (RGR)

La vitesse de croissance relative des racines (RGR) est l'accroissement relatif de la biomasse (M) par unité de temps:

$$RGR = \frac{dM}{Mdt} \quad \text{Equation V-7}$$

D'un point de vue mathématique, il s'agit de la dérivée du logarithme de la masse au cours du temps (Hunt, 1982).

$$RGR = \frac{d \ln(M)}{dt} \quad \text{Equation V-8}$$

Nous avons ajusté une fonction polynomiale d'ordre 2 sur le logarithme de la biomasse racinaire moyenne d'un traitement (Hunt, 1982), et calculé le RGR comme la dérivée de la fonction à chacune des trois dates de mesure (Figure V-5, Van der Werf *et al.*, 1988).

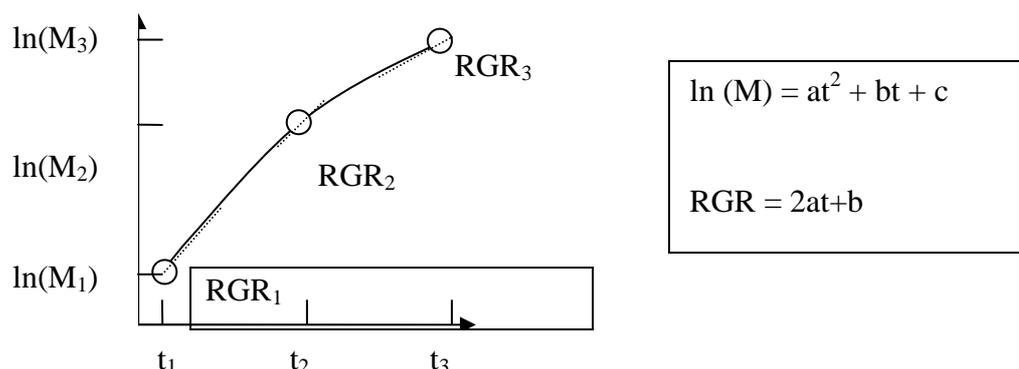


Figure V-5: Représentation graphique de la détermination de RGR

La vitesse de croissance de chaque plant à chacune des dates de mesure a été estimée en multipliant le RGR moyen pour la date et le traitement considéré par la masse de chaque plant.

V.2.4.3. Détermination de la vitesse d'absorption nette d'azote (NU_NR)

La vitesse de d'absorption nette d'azote (NU_NR) est l'accroissement relatif de la minéralomasse azotée (N) par unité de temps et par unité de masse de racine (M_R) :

$$NU_N R = \frac{dN}{M_R dt}$$

Equation V-9

D'un point de vue mathématique, il s'agit du produit de la dérivée du logarithme de la minéralomasse azotée au cours du temps par le rapport N/Mr.

$$NUNR = \frac{dN}{Ndt} \times \frac{N}{M_R} = \frac{d \ln(N)}{dt} \times \frac{N}{M_R}$$

Equation V-10

$dN/(Ndt)$ a été calculé de la même manière que RGR par ajustement d'une fonction polynomiale d'ordre 2 sur le logarithme de la minéralomasse azotée moyenne d'un traitement et calculé comme la dérivée de la fonction à chacune des trois dates de mesure (Van der Werf *et al.*, 1988). La vitesse d'absorption de chaque plant à chacune des dates de mesure a été estimée en multipliant le $NU_N R$ moyen pour la date et le traitement considéré par la masse de chaque plant.

V.2.5. Estimation de la respiration racinaire à l'échelle du peuplement

Cette estimation a été réalisée avec des données provenant de plusieurs études. Les coûts de croissance, d'entretien et d'absorption obtenus en pépinière ont été appliqués sur des données au champ afin d'estimer la respiration des racines fines à l'échelle du peuplement. Pour cela, trois paramètres sont importants : la vitesse d'absorption de l'azote, la vitesse de croissance de racines fines, et la biomasse de racines fines (voir équation V-5).

Les biomasses de tous les compartiments de l'arbre (tronc, branches, feuille, racines fines (<5 mm), racines moyennes (5-10 mm) et grosses racines (>10 mm)) ont été simulées grâce aux équations allométriques mises au point sur le clone 1-41 par Saint-André *et al* (2005). Ces estimations de biomasses ont été faites à 7, 9, 14, 17 et 21 mois. Le dosage des concentrations d'azote ont été réalisés à 8 mois, 13 mois et 20 mois par d'Annunzio (2008). Ces âges ne correspondant pas exactement à ceux de la biomasse, nous avons émis l'hypothèse d'une faible variation des concentrations d'azote à certains âges. Ainsi les concentrations d'azote à 8 mois ont été appliquées à 7 et 9 mois, celles de 13 mois à 14 mois et celles de 20 mois à 17 et 21 mois. Les quantités d'azote dans chaque compartiment ont été ensuite obtenues en multipliant la biomasse par la concentration d'azote.

V.2.5.1. Vitesse d'absorption de l'azote dans les plants

L'estimation de la vitesse d'absorption de l'azote dans les plants a été faite en prenant en compte aussi bien les quantités d'azote dans chaque compartiment (rétention de l'azote dans l'accroissement de biomasse pérenne) ainsi que le turnover de l'azote issu des litières aériennes et souterraines. Pour les litières aériennes, nous avons utilisé un modèle développé par Deleporte *et al* (2002) qui donne une estimation annuelle de biomasse de chute de litières en fonction de l'âge des peuplements.

$$CL = \alpha \times \left(1 - e^{-\beta \times (Age - \gamma)}\right)$$

Equation V-11

où CL = chute de litière annuelle en $t\ ha^{-1}$

Age = âge en années

α , β et γ des paramètres

α = asymptote horizontale (valeur maximale que peut atteindre CL)

β = vitesse de croissance de CL

γ = âge pour lequel les chutes de litière débutent

La production annuelle de litière foliaire est ensuite multipliée par les concentrations d'azote dans les litières foliaires (d'Annunzio, 2008) pour calculer le flux annuel d'azote que représente la chute des feuilles. Le flux annuel d'azote que représente le turnover des racines fines a été obtenu en multipliant la biomasse moyenne de racines fines entre deux âges successifs (Saint-André *et al.*, 2005) par la valeur du turnover de racines fines la plus réaliste obtenue dans le cadre de cette thèse ($4\ an^{-1}$, voir chapitre VI). La concentration en azote dans les racines fines vivantes est considérée comme identique à celle des racines mortes en faisant l'hypothèse couramment admise de l'absence de résorption pour les racines.

La rétention d'azote dans la biomasse pérenne a été obtenue par différence de quantité d'azote dans l'arbre entre les deux âges successifs rapportée par le temps qui s'écoule entre les âges. La quantité d'azote dans l'arbre à un âge donné a été obtenue en multipliant la masse de chaque organe par sa concentration en azote, puis en sommant le contenu en azote de chaque organe.

V.2.5.2. La vitesse de croissance de racines fines

La vitesse de croissance de racines fines correspond à l'accroissement net de la biomasse de racine fine entre deux dates auquel il convient d'ajouter le renouvellement des racines fines, en multipliant le turnover (4 an^{-1}) par la moyenne des biomasses de racines fines estimées pour les deux âges.

V.2.6. **Analyse statistique**

Une analyse de variance (ANOVA) à deux facteurs suivi d'une comparaison des moyennes (méthode de Fisher à 5%) a été réalisée pour tester l'effet de l'âge et des traitements azotés sur les différentes variables mesurées.

Par ailleurs, une régression linéaire a permis de déterminer les coûts d'absorption et d'entretien de la biomasse.

V.3. *Résultats*

V.3.1. **Analyses chimiques**

La concentration d'azote des racines varie faiblement avec l'âge des plants pour les trois traitements azotés ($p=0,0580$; Figure V-6). Par exemple les concentrations moyennes obtenues pour le traitement N24 sont de $0,009 \pm 0,002$; $0,011 \pm 0,0018$ et $0,010 \pm 0,0011 \text{ g}_N \text{ g}_{MS}^{-1}$ respectivement à 14, 28 et 35 JAF.

Au sein d'un même âge, la concentration d'azote du traitement N48 est significativement supérieure de celles des traitements N8 et N24 à 14 et 35 JAF ($p<0,0001$). On note aussi une interaction entre l'âge et le traitement ($p=0,0043$).

La concentration moyenne de carbone des racines varie entre 0,40 et 0,45 $\text{g}_C \text{ g}_{MS}^{-1}$ pour tous les traitements aux trois dates de mesure, avec une moyenne à 0,43 $\text{g}_C \text{ g}_{MS}^{-1}$ (Figure V-6). L'analyse statistique montre un effet de l'âge des plants ($p=0,0001$) et une absence de l'effet du traitement ($p=0,3041$) sur cette concentration. Ces deux variables sont interdépendantes puisque leur interaction n'est pas significative ($p=0,0261$)

Le coût de construction moyen des racines varie faiblement au cours du temps pour les trois traitements. Sa moyenne pour toute l'expérimentation est de $1,32 \pm 0,09 \text{ g}_{\text{glucose}} \text{ g}_{MS}^{-1}$.

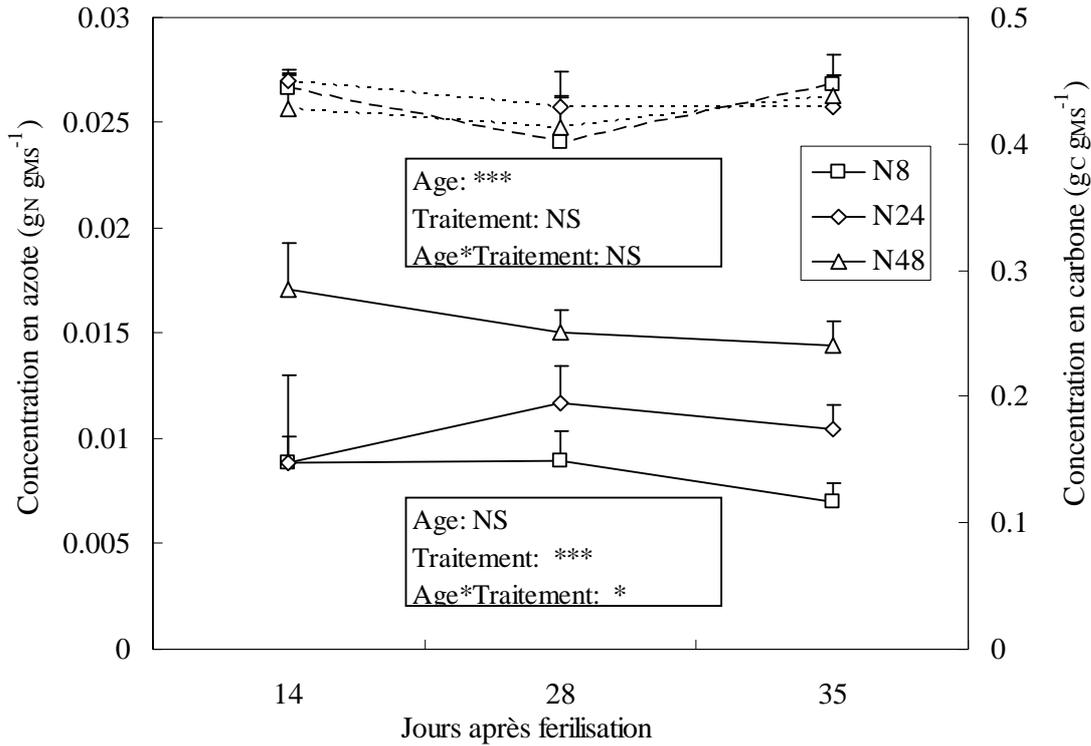


Figure V-6: Concentration d'azote (—) et de carbone (---) dans les racines des trois traitements aux trois dates de mesure. Les barres représentent les écarts types. Les étoiles renvoient aux résultats de l'ANOVA. 3 étoiles indiquent un effet très significatif ($p < 0,0001$), 1 étoile indique un faible effet et NS un effet non significatif au seuil de 5%.

V.3.2. Croissance

V.3.2.1. Hauteur de arbres

La Figure V-7 présente l'évolution de la hauteur plants des différents traitements au cours de l'étude. Cette hauteur varie entre 45 et 100 cm pour les traitements N8 et N24 pendant toute la durée de l'expérimentation. Une erreur de manipulation ne nous permet cependant pas de présenter la hauteur à 35 JAF pour le traitement N48. L'analyse statistique montre un effet significatif de l'âge ($p < 0,0001$) et du traitement ($p = 0,039$) sur la hauteur des plants et une absence d'interaction entre les deux variables à 14 et 28 JAF. L'augmentation de la hauteur des plants avec l'âge est donc complètement dissociée de l'effet du traitement. Pour cette dernière variable, c'est le traitement N48 qui est significativement supérieur aux traitements N8 et N24, alors que ces deux derniers ne diffèrent pas entre eux à 14 et 28 JAF.

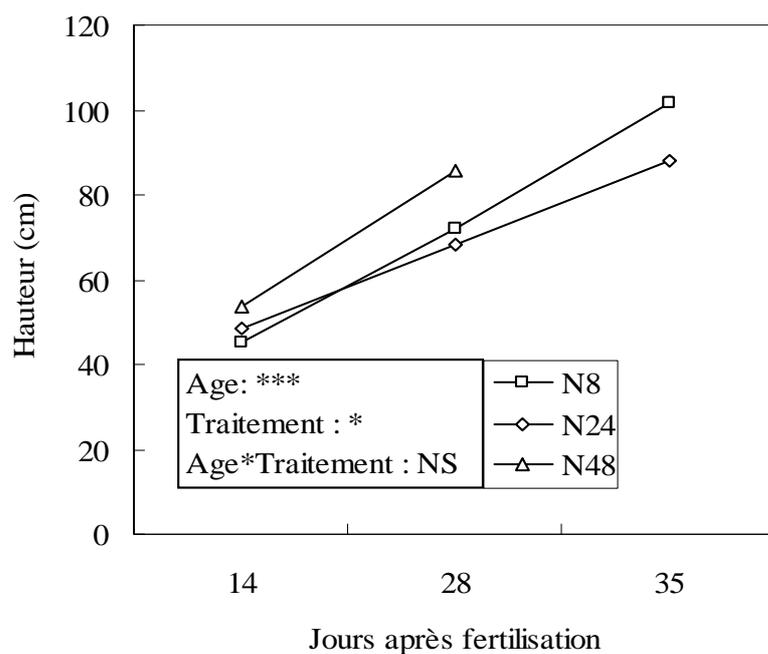


Figure V-7: Hauteur moyenne des arbres des différents traitements azotés en fonction du temps. Les étoiles renvoient aux résultats de l'ANOVA. 3 étoiles indiquent un effet très significatif des facteurs étudiés ($p < 0,0001$), 1 étoile indique un faible effet et NS un effet non significatif au seuil de 5%.

V.3.2.2. Surface foliaire

La surface foliaire augmente avec l'âge des plants pour les trois traitements ($p < 0,0001$, Figure V-8). Les valeurs moyennes obtenues aux trois dates de mesure varient entre 1157 et 6534 cm^2/plant . En outre, un effet du traitement et une interaction age/traitement ont aussi été notés ($p < 0,0001$). L'effet de l'âge est observé à 35 JAF avec une surface foliaire du traitement N48 (6500 cm^2/plant) significativement supérieure à celle des traitements N8 et N24 (3000 et 3800 cm^2 respectivement).

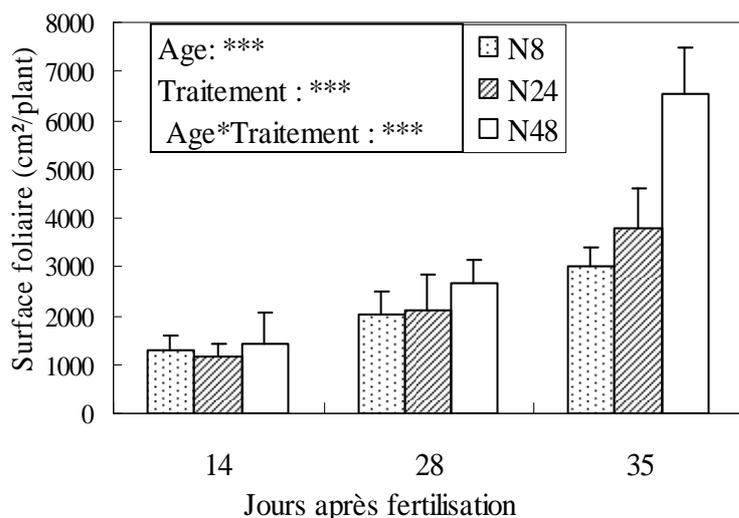


Figure V-8: Surface foliaire moyennes des plants des trois traitements aux trois dates de mesures. Les barres représentent les écarts types. Les étoiles renvoient aux résultats de l'ANOVA. 3 étoiles indiquent un effet très significatif des facteurs étudiés ($p < 0,0001$), 1 étoile indique un faible effet et NS un effet non significatif au seuil de 5%.

V.3.3. Biomasse

V.3.3.1. Feuille

L'âge, le traitement et l'interaction âge/traitement ont des effets significatifs sur la biomasse foliaire (Figure V-9). Celle-ci augmente avec l'âge des plants ($p < 0,0001$). Au sein des différents âges de mesure, elle est presque stable à 14 JAF pour les trois traitements à $9g_{MS}/plant$ et varie faiblement 28 JAF avec une biomasse moyenne de $15g_{MS}/plant$ pour les trois traitements. Les traitements ne diffèrent entre eux qu'à 35 JAF avec une biomasse foliaire du traitement N48 ($37,88g_{MS}/plant$) supérieure à celle des deux autres traitements ($25,32$ et $25,36g_{MS}/plant$ respectivement pour N8 et N24).

V.3.3.2. Tiges+branches

Les résultats de la Figure V-10 présentent indistinctement la biomasse moyenne des tiges et branches. Cette biomasse présente une évolution similaire à celle des feuilles. Les commentaires sur les feuilles s'appliquent donc aussi pour ce compartiment.

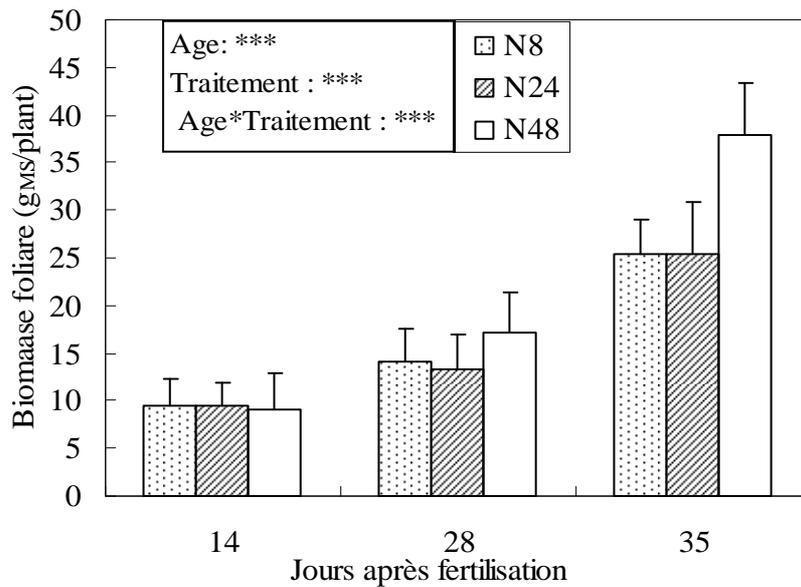


Figure V-9: Biomasse foliaire des trois traitements aux trois date de mesure. Les barres représentent les écarts types. Les étoiles renvoient aux résultats de l'ANOVA. 3 étoiles indiquent un effet très significatif des facteurs étudiés ($p < 0,0001$), 1 étoile indique un faible effet et NS un effet non significatif au seuil de 5%.

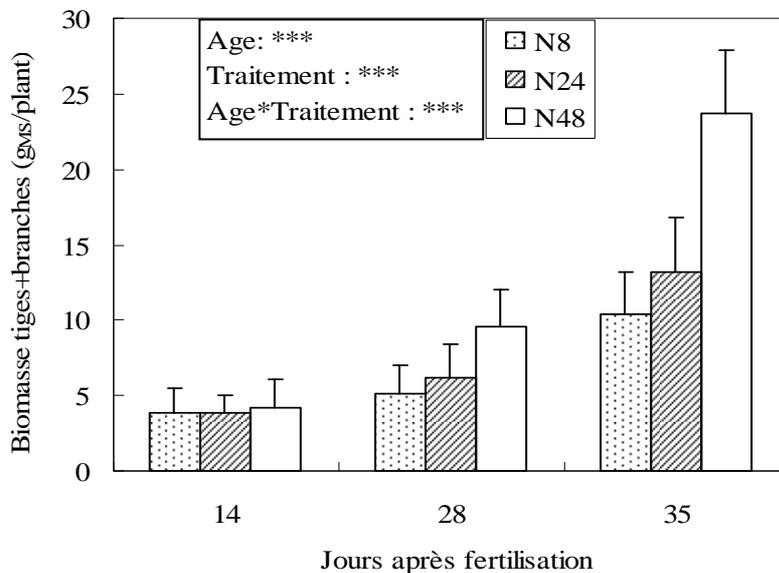


Figure V-10: Biomasse des tiges et branches des trois traitements aux trois dates de mesure. Les barres représentent les écarts types. Les étoiles renvoient aux résultats de l'ANOVA. 3 étoiles indiquent un effet très significatif des facteurs étudiés ($p < 0,0001$), 1 étoile indique un faible effet et NS un effet non significatif au seuil de 5%.

V.3.3.3. Les racines

Comme pour tous les compartiments aériens, la biomasse racinaire augmente avec l'âge des plants pour chaque traitement ($p < 0,001$). Par exemple, les valeurs moyennes du traitement N8 sont 5,04 ; 7,76 et 11,37 g_{MS}/plant à 14, 28 et 35 JAF respectivement (Figure V-11).

Cependant, il n'existe pas d'effet traitement et d'interaction age/traitement à chaque date de mesure ($p=0,2$ et $0,1$ respectivement). La biomasse des racines est d'ailleurs presque identique aux trois traitements à 14 et 28 JAF.

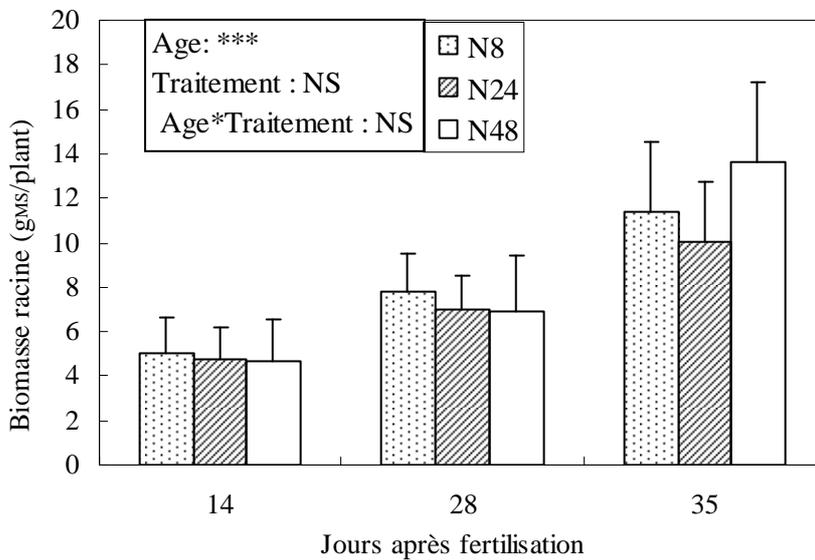


Figure V-11: Biomasse racinaire moyenne des trois traitements aux trois dates de mesure. Les barres représentent les écarts types. Les étoiles renvoient aux résultats de l'ANOVA. 3 étoiles indiquent un effet très significatif des facteurs étudiés ($p<0,0001$), 1 étoile indique un faible effet et NS un effet non significatif au seuil de 5%.

V.3.4. L'effet de la température sur la respiration racinaire

La Figure V-12 présente un exemple de l'évolution de la respiration totale en fonction de la température du substrat du traitement N8 à 14 JAF. L'allure de la relation, de type exponentielle est la même pour les autres traitements aux différentes dates de mesure (résultats non présentés). La pente de la relation exponentielle permet une estimation de la valeur du Q_{10} pour chaque traitement azoté à chaque date de mesure. Ses valeurs varient entre 1,68 et 3,25 pour tous les traitements à toutes les dates de mesure avec une moyenne de 2,16 (Tableau V-1) La température moyenne de tous les traitements est de $22,8^{\circ}\text{C}$.

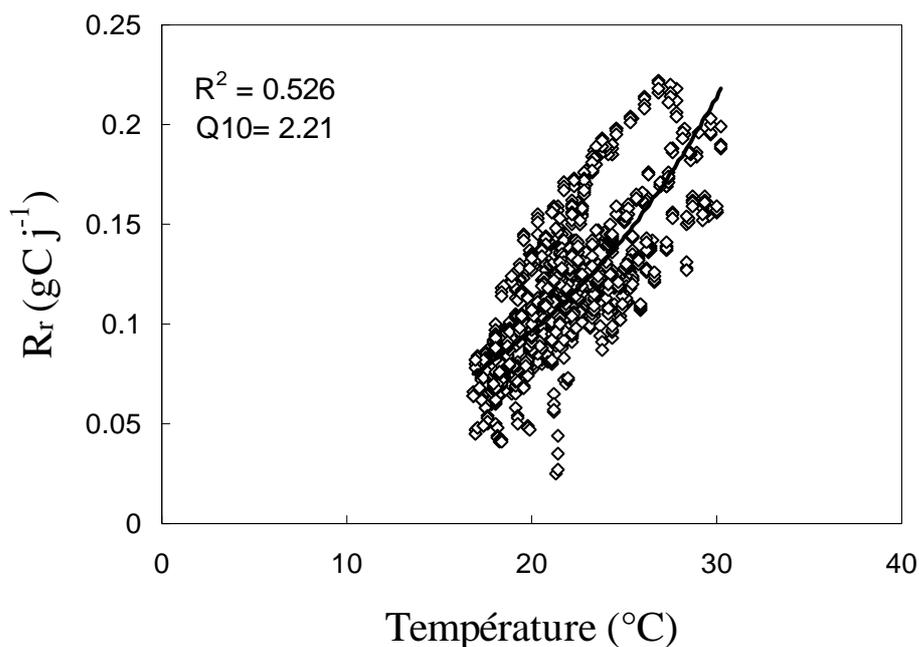


Figure V-12: Exemple d'une relation entre la respiration racinaire totale et la température du substrat (N8 à 14 JAF).

Tableau V-1: Valeurs moyenne de la température et du Q_{10} des trois traitements aux trois dates de mesure.

Traitement	Age (après fertilisation)	Température moyenne (°C)	Q_{10}
N8	14	21,63	2,21
N8	28	21,42	2,32
N8	35	20,02	2,22
N24	14	25,73	1,74
N24	28	23,96	2,12
N24	35	25,73	1,83
N48	14	22,82	2,10
N48	28	20,71	3,25
N48	35	22,87	1,68

Au cours d'une période de mesure, la cinétique de la respiration racinaire spécifique suit la même évolution que celle de la température du substrat. Un exemple est donné par la Figure

V-13 du traitement N24 à 14 JAF. En corrigeant cette cinétique par le Q_{10} , on obtient une quasi-stabilité des flux respiratoire de CO_2 au cours du temps (Figure V-13).

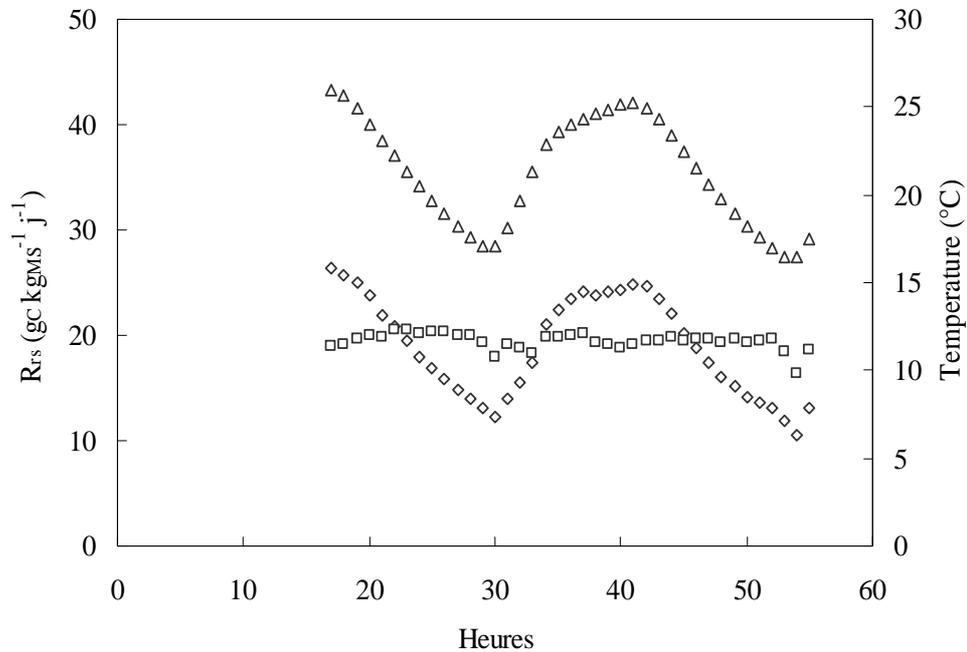


Figure V-13: Exemple de l'évolution de la respiration racinaire spécifique en relation avec la température du substrat (N24 à 14 JAF). Légende : \diamond respiration spécifique, \square respiration spécifique normalisée, \triangle la température substrat au cours de la période de mesure.

La Figure V-14 présente l'évolution au cours du temps de la respiration spécifique normalisée (R_{rs}) des trois traitements aux trois dates de mesure. La R_{rs} moyenne est comprise entre 16 et 24 $\text{g}_C \text{kg}_{MS}^{-1} \text{j}^{-1}$. Elle diminue avec l'âge des plants pour les trois traitements, ($p=0,124$). Par exemple, pour le traitement N24, les valeurs moyennes de la R_{rs} sont : 21, 19 et 18 $\text{g}_C \text{kg}_{MS}^{-1} \text{j}^{-1}$ à 14, 28 et 35 JAF respectivement. Pour les différentes dates de mesure, aucune différence significative de la R_{rs} n'a été notée entre les trois traitements ($p=0,9$).

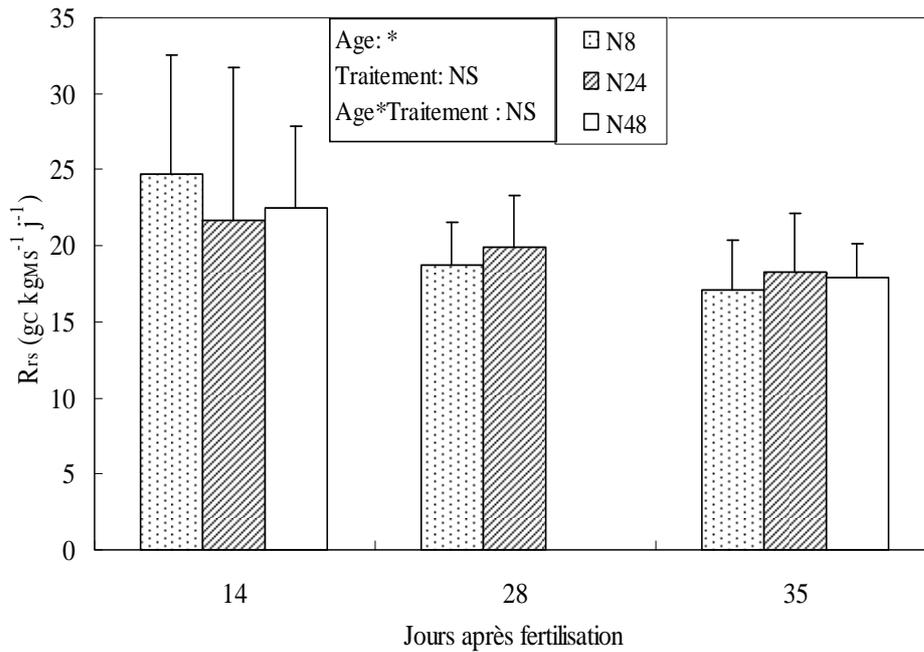


Figure V-14: Respiration racinaire spécifique des trois traitements aux trois dates de mesure. La valeur moyenne de R_{rs} du traitement N48 à 28 JAF n'est pas ici présentée car la mesure a été perturbée par une forte chaleur, ayant provoqué un flétrissement des feuilles à la fin de l'expérimentation. Les barres représentent les écarts types. Les étoiles renvoient aux résultats de l'ANOVA. 3 étoiles indiquent un effet très significatif des facteurs étudiés ($p < 0,001$), 1 étoile indique un faible effet en NS un effet non significatif au seuil de 5%.

V.3.5. Modélisation de la respiration

La respiration racinaire totale des jeunes plants d'Eucalyptus est corrélée à plusieurs variables incluant la masse racinaire, la vitesse de croissance des racines, la vitesse d'absorption d'ions ainsi que la quantité de l'azote dans les racines (Figure V-15). La relation entre la respiration et la vitesse d'absorption d'azote est cependant plus faible ($R^2=0,44$) que celle des autres variables ($R^2 \geq 0,6$).

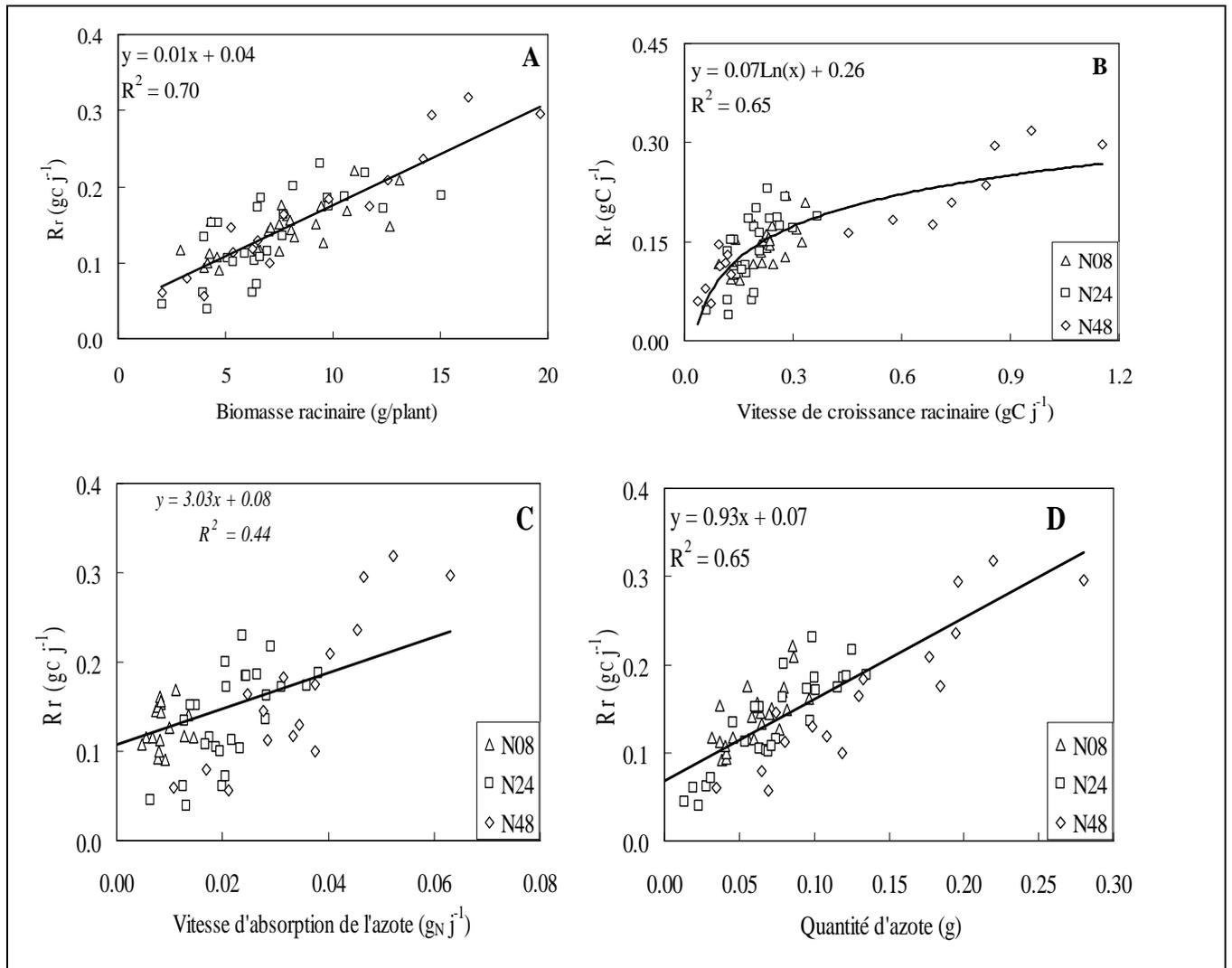


Figure V-15: Relation entre la respiration totale et la biomasse racinaire (A), la vitesse de croissance racinaire (B) et la vitesse d'absorption de l'azote (C) et la quantité d'azote dans les racines (D). Chaque point représente une mesure. Ces relations sont établies avec deux dates de mesures (14 et 28 JAF) pour le traitement N48, les mesures de respiration à 35 JAF étant aberrantes.

V.3.6. Les composantes de la respiration

Il ne nous a pas été possible d'ajuster le modèle de respiration racinaire (Equation V.5) avec les trois paramètres a , b et c inconnus, en raison d'une forte corrélation entre les trois variables (biomasse racinaire, croissance et absorption nette d'azote, Tableau V-2).

Le coût de croissance (a) moyen des plants utilisés au cours de l'expérimentation a donc été fixé à $0,099 \text{ gC gMS}^{-1}$. Cette valeur, déduite du coût de construction, a été utilisée pour l'estimation des coûts d'autres composantes de la respiration grâce à la régression linéaire. Le coût d'absorption d'ions est de $0,803 \pm 0,38 \text{ gC gN}^{-1}$ et celui de l'entretien de la biomasse est de $0,0137 \pm 0,0009 \text{ gC gMS}^{-1} \text{ j}^{-1}$.

La Figure V-16 présente une relation entre la R_r estimée par le modèle et celle qui ont été mesurées *in situ* pour tous les traitements. Les valeurs de R_r observées et estimées sont très proches. La corrélation entre les deux paramètres est positive et significative ($R^2 = 0,72$). Ceci indique que le modèle de respiration a été bien paramétré en intégrant tous les traitements de cette étude.

Tableau V-2: Coefficient de détermination (R^2) entre les différentes variables racinaires

	Concentration d'azote ($g_N g_{MS}^{-1} s^{-1}$)	Vitesse de croissance de racine ($g_{MS} j^{-1}$)	Biomasse racinaire (g)
Vitesse de croissance racinaire ($g_{MS} j^{-1}$)	0,79		
Biomasse racinaire (g)	0,79	0,76	
Vitesse d'absorption d'azote ($g_N j^{-1}$)	0,78	0,55	0,60

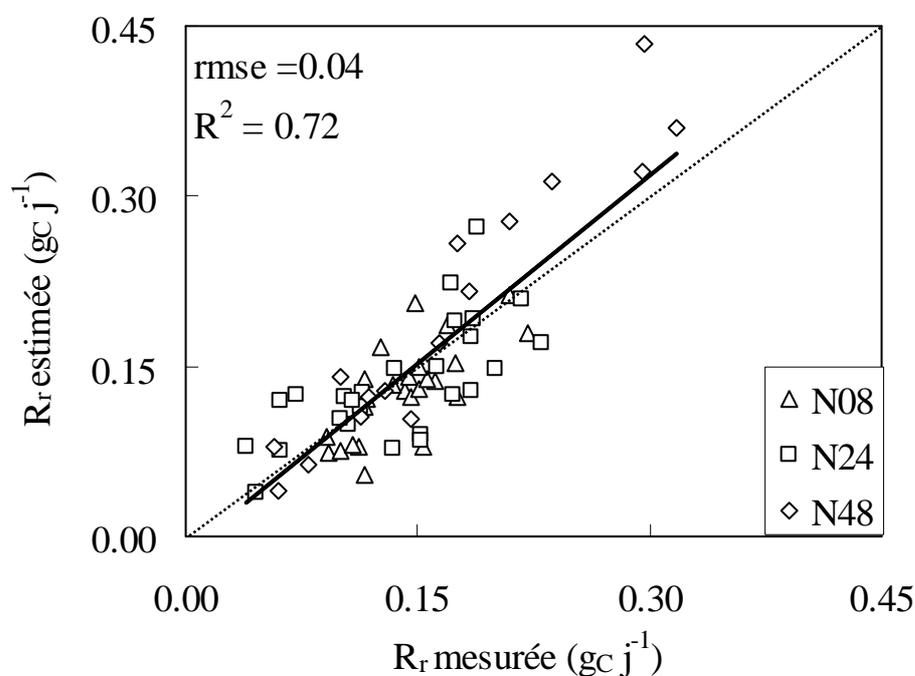


Figure V-16: Relation entre la respiration racinaire totale estimée et mesurée de tous les traitements. Chaque point représente une mesure. Cette relation est établie avec deux dates de mesures (14 et 28 JAF, $n=16$) pour le traitement N48, les estimations de respiration à 35 JAF étant aberrantes.

V.3.6.1. La respiration de croissance

La part de cette composante dans la respiration totale est en moyenne de 17, 14 et 18% pour les traitements N8, N24 et N48 respectivement (**Figure V-17**). La moyenne de cette contribution pour tous les traitements à toutes les dates de mesure est estimée à 16%.

V.3.6.2. La respiration d'entretien

L'entretien de la biomasse existante représente la plus forte demande énergétique pour le système racinaire des jeunes plants d'Eucalyptus. Dans tous les cas (dates de mesures et traitements inclus), elle représente au moins 62% de la respiration racinaire totale (**Figure V-17**). Le maximum est atteint pour le traitement N8 à 28 JAF avec 84% de la respiration totale.

V.3.6.3. La respiration d'absorption

C'est la plus faible composante de la respiration racinaire totale. La part de la respiration d'absorption dans la respiration racinaire totale augmente en fonction du traitement azoté. Elle est de 4; 13 et 18 % respectivement pour les traitements N8, N24 et N48. La moyenne de tous les traitements est estimée à 13 % (**Figure V-17**).

V.3.7. Estimation de la respiration de racines fines au champ

La quantité totale d'azote dans les plants augmente de 2,7 à 7 $\text{g}_N \text{m}^{-2}$ avec l'âge des peuplements (de 7 à 21 mois, Figure V-18). Il existe cependant des périodes au cours desquelles l'amplitude de cette augmentation est faible. C'est le cas des peuplements de 9 et 14 mois avec des quantités d'azote de 4,2 et 4,5 g m^{-2} , respectivement.

Le Tableau V-3 donne la vitesse de croissance et la biomasse de racines fines, le taux d'absorption de l'azote et la respiration de racines fines. La vitesse de croissance et la biomasse de racines fines augmentent avec l'âge des peuplements (Tableau V-3). Cependant, la vitesse d'absorption de l'azote ne varie que faiblement au cours de la période d'étude. Sa valeur moyenne est de 0,03 $\text{g}_N \text{m}^{-2} \text{j}^{-1}$ pour tous les peuplements. La respiration racinaire par contre augmente avec l'âge des peuplements. Elle est de 2 $\text{g}_C \text{m}^{-2} \text{j}^{-1}$ à 21 mois alors qu'elle n'était que de 0,82 $\text{g}_C \text{m}^{-2} \text{j}^{-1}$ à 9 mois. Comme sur des plants en pépinière, cette respiration totale est utilisée essentiellement pour l'entretien de la biomasse. Cette composante représente

de 77 à 82% de la respiration totale à tous les âges, avec une moyenne à 79%. La deuxième plus importante composante de cette respiration est la respiration de croissance qui représente de 17 à 20% de la respiration totale à tous les âges. Enfin la respiration d'absorption ne contribue que faiblement à la respiration racinaire totale (Figure V-19). Sa contribution moyenne dans la respiration totale est de 2% à tous les âges.

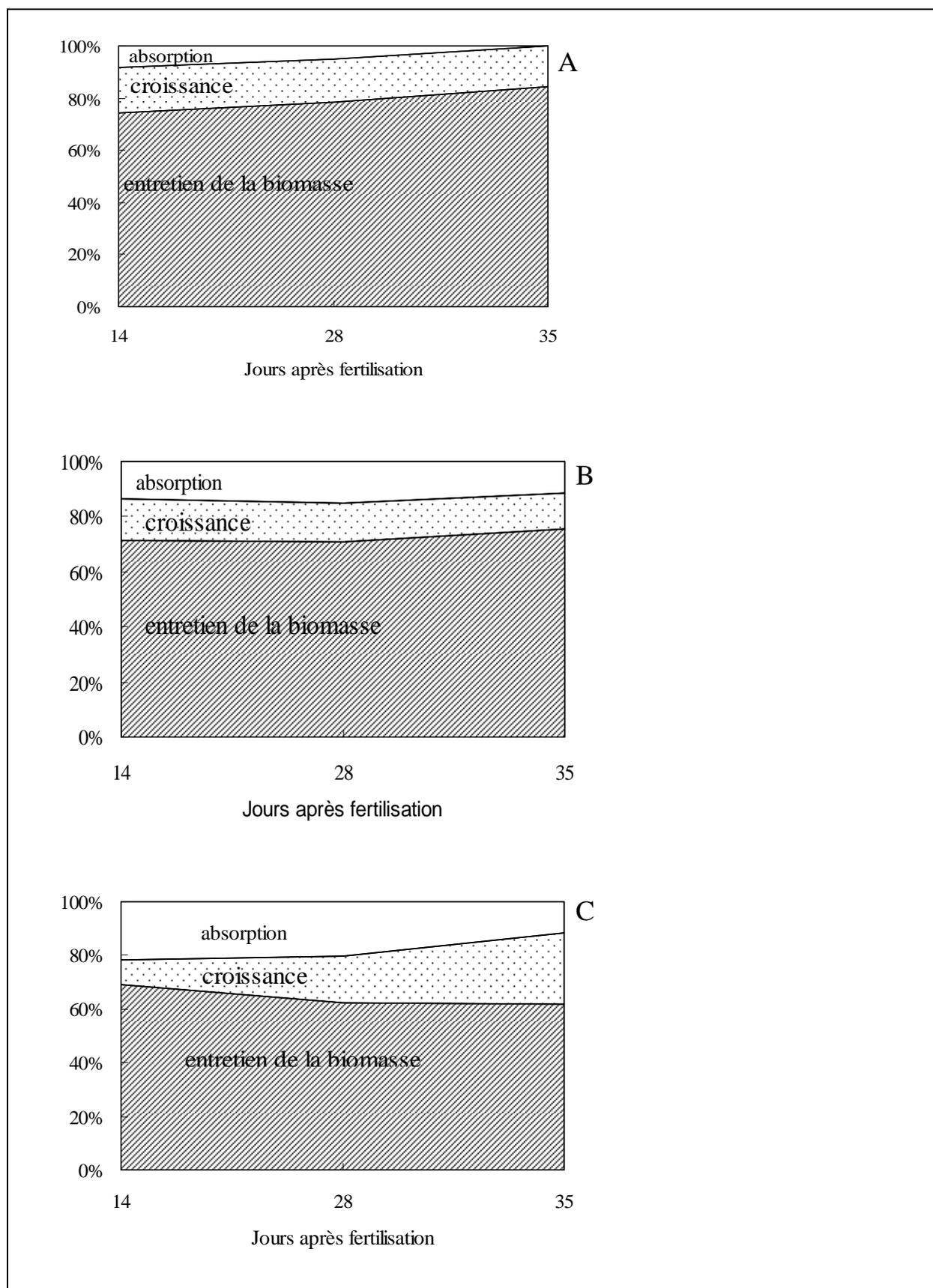


Figure V-17: Part des trois composants de la respiration (croissance, entretien, et prélèvement) dans la respiration racinaire totale pour les traitements N8 (A), N24 (B) et N48 (C).

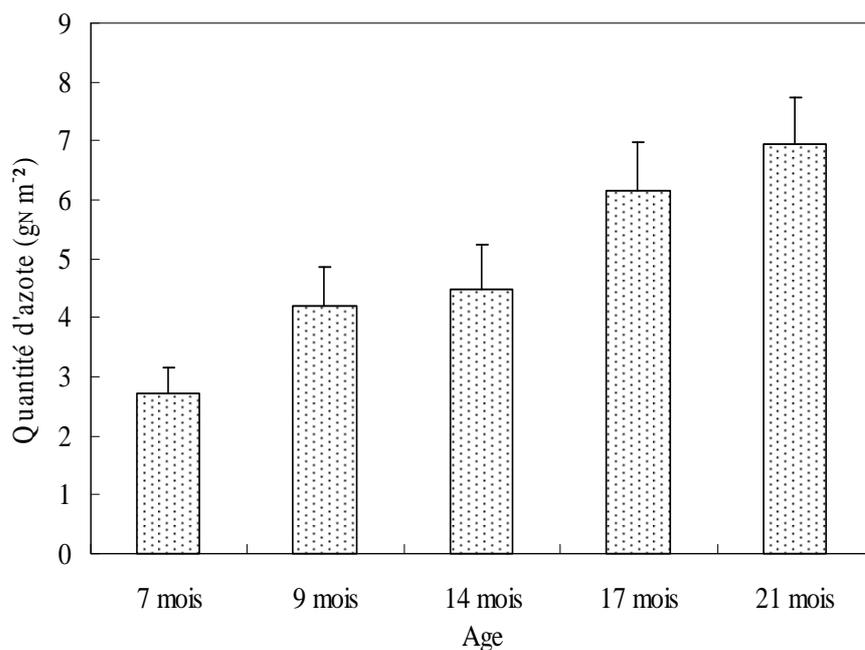


Figure V-18: Quantité d'azote dans les plants dans les peuplements étudiés. Les barres représentent les écarts types.

Tableau V-3: Vitesse de croissance de racines fines (incluant le turnover), vitesse d'absorption de l'azote dans les plants et la respiration racinaire dans les peuplements étudiés.

Age	Biomasse de racines fines (g _{MS} m ⁻²)	Vitesse de croissance (g _{MS} m ⁻² j ⁻¹)	Vitesse d'absorption (g _N m ⁻² j ⁻¹)	Respiration racinaire (g _C m ⁻² j ⁻¹)
9 mois	45,62	0,70	0,04	0,82
14 mois	65,18	0,90	0,02	1,11
17 mois	94,10	1,37	0,03	1,63
21 mois	119,71	1,48	0,02	2,00

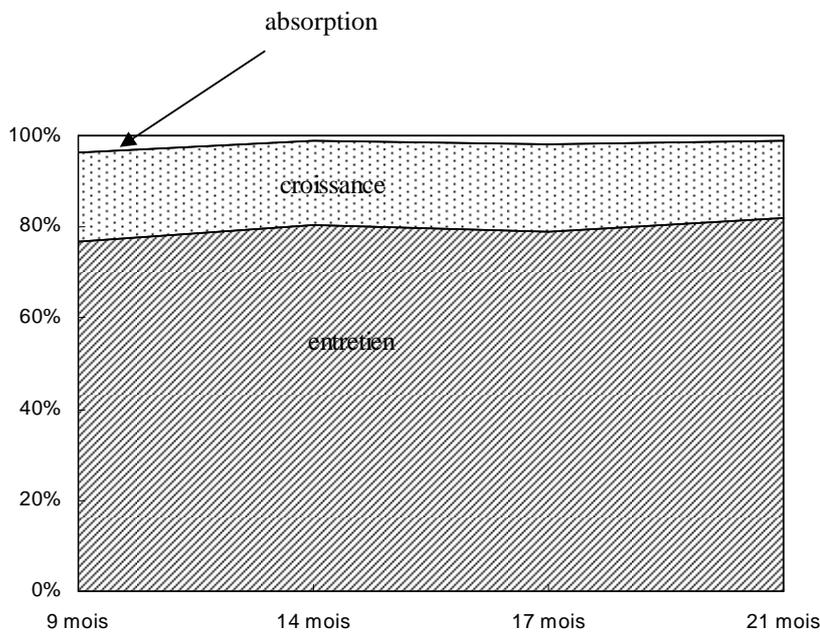


Figure V-19: Proportion de chaque composante dans la respiration totale de racines fines des plants au champ.

V.4. Discussion

La respiration spécifique obtenue dans cette étude est de 19,1; 19,2 et 20,1 $\mu\text{mol}_{\text{CO}_2} \text{kg}_{\text{MS}}^{-1} \text{s}^{-1}$ pour les traitements N8, N24 et N48 respectivement à 22°C. Ces valeurs de respiration peuvent apparaître élevées par rapport à celles obtenues au champ sur le même clone (8,5 et 10,8 $\mu\text{mol}_{\text{CO}_2} \text{kg}_{\text{MS}}^{-1} \text{s}^{-1}$ à 30 °C dans les peuplements de 13 et 4 ans respectivement, Marsden *et al.* 2008 b). Des faibles valeurs de respiration spécifiques sont aussi obtenues sur d'autres espèces comme *Quercus ruber* (6,5-10 $\text{nmol}_{\text{O}_2} \text{g}^{-1} \text{s}^{-1}$ Mata *et al.*, 1996), *Acer saccharum* and *Betula alleghaniensis* (de 6,5 à 13 $\text{nmol}_{\text{CO}_2} \text{g}^{-1}_{\text{MS}} \text{s}^{-1}$, Delagrange *et al.*, 2006), *Acer saccharum* (de 5 à 15 $\text{nmol}_{\text{O}_2} \text{g}^{-1} \text{s}^{-1}$ pour les racines superficielles de 0.5-2 mm de diamètre, Pregitzer *et al.*, 1998). Nos estimations de respiration restent cependant faibles par rapport à celles rapportées dans d'autres études. En effet, chez *Pinus sylvestris* et certaines herbacées à croissance faible, la respiration spécifique est de 33 $\mu\text{mol}_{\text{C}} \text{kg}_{\text{MS}}^{-1} \text{s}^{-1}$ et 40 $\mu\text{mol}_{\text{C}} \text{kg}_{\text{MS}}^{-1} \text{s}^{-1}$ respectivement (Poorter *et al.*, 1991). En outre, Fahey et Yavitt (2005) rapportent une respiration spécifique comprise entre 18,9 et 36,5 $\mu\text{mol}_{\text{C}} \text{kg}_{\text{MS}}^{-1} \text{s}^{-1}$ sur sept espèces forestières. Toutes les valeurs de respiration précédemment citées sont obtenues avec des températures différentes. Cependant, il a été montré une acclimatation de la respiration racinaire au climat thermique dans lequel elle se trouve atténuant ainsi l'effet de la température sur des périodes assez longues (Tjoelker *et al.*, 1999).

La différence de respiration entre espèces pourrait être due aux méthodes d'estimation utilisées et aux conditions d'étude. Par exemple, les estimations faites sur un système

racinaire entier sont souvent plus faibles que celles réalisées sur des racines excisées (Burton et Pregitzer, 2002). Mais un des plus important facteur déterminant la respiration racinaire reste la vitesse de croissance relative (Mata *et al.*, 1996, Poorter *et al.*, 1991, Szaniawski, 1981). Elle varie en fonction de la taille des plants, de la surface foliaire et de la fertilité du substrat (Poorter *et al.*, 1991). En outre, elle est souvent corrélée à la respiration et à la concentration d'azote des parties aériennes et souterraines de la plante. Le RGR racinaire des jeunes plants d'Eucalyptus de cette étude a été comprise entre 18 et 59 $\text{mg g}_{\text{MS}}^{-1} \text{j}^{-1}$, valeurs assez proches de celles obtenues sur des jeunes plants de *Quercus suber* (9-34 $\text{mg g}_{\text{MS}}^{-1} \text{j}^{-1}$, Mata *et al.*, 1996) et de *Pinus sylvestris* (15-81 $\text{mg g}_{\text{MS}}^{-1} \text{j}^{-1}$, Szaniawski, 1981). Cependant ces valeurs paraissent plus faibles en comparaison de celles de certaines espèces herbacées (plusieurs d'entre elles dépassent 100 $\text{mg g}_{\text{MS}}^{-1} \text{j}^{-1}$, Poorter *et al.*, 1991 ; Van der Werf *et al.*, 1988). Le relatif faible RGR de l'Eucalyptus de cette étude pourrait s'expliquer par les conditions de cultures particulières sous serre à la station de Champenoux. En effet, bien que ce dispositif soit chauffé afin de maintenir une température ambiante toujours supérieure à 15°C destiné à favoriser une meilleure croissance des plants, il est loin des conditions climatiques de l'aire naturelle de l'Eucalyptus. En outre, le sable grossier utilisé comme substrat de culture pourrait limiter la croissance des plants, puisque plus pauvre en éléments minéraux que le sol minéral malgré l'apport des fertilisants.

Le coût de construction des racines des jeunes plants d'Eucalyptus (1,32 $\text{g}_{\text{glucose}} \text{g}_{\text{MS}}^{-1}$) est très proche des valeurs obtenues par Martinez *et al.* (2002a) sur sept espèces du genre *Quercus*, ainsi que celles de *Pinus taeda* et *Liquidambar styraciflua* (1,2 $\text{g g}_{\text{MS}}^{-1}$; George *et al.*, 2003). Cependant, il est relativement faible par rapport aux valeurs obtenues sur d'autres espèces forestières avec des valeurs comprises entre 1,4 et 1,7 $\text{g}_{\text{glucose}} \cdot \text{g}_{\text{MS}}^{-1}$ (Szaniawski, 1981). Le coût de construction est sensible aux conditions de croissance des plants pouvant affecter leur composition chimique et les méthodes utilisées pour son estimation (Martinez *et al.*, 2002b ; Poorter et Villar, 1997). Par exemple, le coût de construction des espèces à feuilles caduques poussant dans des zones moins fertiles est supérieur à celui des espèces décidues plantées dans des zones plus fertiles (Martinez *et al.*, 2002b). Le coût de construction d'un organe est la somme du coût de biosynthèse de tous ses constituants. Ce dernier est élevé pour les lignines et faible pour les éléments minéraux. Le faible coût de construction des racines d'Eucalyptus pourrait être attribué à la composition chimique des plants dans les conditions de culture de cette étude.

Le coût de croissance des racines des jeunes plants d'Eucalyptus, déduit du coût de construction est faible ($8,24 \text{ mmol}_C \text{ g}_{MS}^{-1}$) par rapport à ceux rapportés par d'autres auteurs (Bouma *et al.*, 1996; Van der Werf *et al.*, 1988; Veen *et al.*, 1980) à l'exception de ceux Van der Werf *et al.* (1996) sur deux espèces de carex ($6,2-6,4 \text{ mmol}_{O_2} \text{ g}_{MS}^{-1}$). La respiration de croissance représente 10 à 28% de la respiration totale pour tous les traitements et dates de mesure, proportions faibles par rapport à celles de la respiration d'entretien. En effet, l'énergie nécessaire à l'entretien de la biomasse est la composante la plus importante de la respiration racinaire totale dans notre étude. Il représente au moins 62% de cette respiration indépendamment de la dose d'engrais et de la date de mesure.

Ce résultat est conforme à celui obtenu sur *Quercus suber* chez lequel la respiration d'entretien représente 63% de la respiration totale (Mata *et al.*, 1996) sur des plants âgés de plus de 3 mois. En outre, cette composante représente 98 et 86% de la respiration totale pour *Pinus taeda* et *Liquidambar styraciflua* respectivement (George *et al.*, 2003). Cependant, ces valeurs particulièrement élevées contrastent avec celles obtenues sur d'autres espèces chez lesquelles la contribution de la respiration d'entretien dans la respiration totale des jeunes plants ou des plants adultes à faible croissance est de l'ordre de 20% comparativement à la respiration de croissance et d'absorption d'ions (Van der Werf *et al.*, 1988).

Plus généralement, les respirations de croissance et d'absorption d'ions sont élevées au cours des phases juvéniles de croissance. Elles diminuent ensuite au cours du temps pendant que la respiration d'entretien prend de l'ampleur (Mata *et al.*, 1996 ; Van der Werf *et al.*, 1998).

La respiration spécifique d'entretien de l'Eucalyptus est presque constante à $13,7 \text{ g}_C \text{ kg}_{MS}^{-1} \text{ j}^{-1}$ ($13,7 \text{ nmol g}_{MS}^{-1} \text{ s}^{-1}$) quelque soit le traitement et la date de mesure (résultat non présenté). Cette valeur est supérieure à celles obtenues sur *Quercus suber*, *Pinus taeda* et à quelques espèces herbacées à faible croissance avec 6,3; 8,93 et 6,4 $\text{nmol g}_{MS}^{-1} \text{ s}^{-1}$, respectivement (George *et al.*, 2003; Mata *et al.*, 1996; Van der Werf *et al.*, 1988). Cependant elle est proche de valeurs obtenues sur d'autres espèces telles que *Solanum tuberosum* avec une respiration d'entretien comprise entre 10,2 et 14,8 $\text{nmol g}_{MS}^{-1} \text{ s}^{-1}$ (Bouma *et al.*, 1996), puis de celle de *Liquidambar styraciflua* ($10,6 \text{ nmol g}_{MS}^{-1} \text{ s}^{-1}$, George *et al.*, 2003).

La respiration totale de l'Eucalyptus est positivement corrélée à la quantité d'azote dans les racines (Figure V-15D). Cette relation, déjà mise en évidence chez plusieurs espèces végétales confirme bien le fait que le coût d'entretien de la biomasse est essentiellement utilisé pour le remplacement des protéines (Burton *et al.*, 2002; Pregitzer *et al.*, 1998; Ryan, 1991).

La forte contribution de la respiration d'entretien dans la respiration racinaire totale pourrait être aussi la conséquence de la faible vitesse d'absorption d'ions chez l'Eucalyptus.

Le coût d'absorption d'ions a été de $0,803 \text{ g}_C \text{ g}_N^{-1}$ soit $0,93 \text{ mol}_C \text{ mol}_N^{-1}$, valeur bien comprise dans la gamme de celles obtenues dans d'autres études ($0,4$ à $1,6 \text{ mol}_{O_2} \text{ mol}_N^{-1}$, Lambers *et al.*, 1998). La part de cette respiration dans la respiration racinaire totale représente 5 à 22 % pour tous les traitements aux trois dates de mesure. Cependant, cette proportion augmente avec la dose d'engrais. Elle a été faible pour les traitements N8 et N24 comparativement au traitement N48. Ceci suggère une augmentation de la vitesse d'absorption avec la dose d'engrais, ce qui a été le cas pour l'Eucalyptus de cette étude (Figure V-17). La dose N48 semble avoir induit des plus forts croissance racinaire et prélèvement d'azote et serait peut-être plus proche de la dose optimale d'engrais pour les plants d'Eucalyptus cultivés sous serre. A titre de comparaison, la dose optimale de NPK (13-13-17) appliquée après la plantation dans le massif d'Eucalyptus au Congo est de 150 g/plant.

L'application des paramètres du modèle sur des données au champ a permis d'estimer la respiration racinaire à l'échelle du peuplement. Bien que nos estimations de respiration soient réalisées avec des données provenant de plusieurs sources, les résultats obtenus sont assez prometteurs. En effet, ils sont très comparables avec ceux obtenus par Marsden *et al* (2008 a). Ces auteurs ont fait une estimation indirecte de la respiration des racines de plusieurs classes de diamètre dans un peuplement d'Eucalyptus (*Urophylla*grandis*) de 3 ans. Il obtiennent une respiration moyenne de racines fines (<2 mm) de $1,08 \mu\text{mol}_{CO_2} \text{ m}^{-2} \text{ s}^{-1}$. Nos estimations de respiration de racines fines qui sont comprises entre 0,8 et $1,9 \mu\text{mol}_{CO_2} \text{ m}^{-2} \text{ s}^{-1}$ sont bien dans la gamme de celle de cette étude antérieure. Une estimation de biomasse racinaire combinée à celle de la minéralomasse de tous les compartiments de l'arbre peuvent donc permettre une bonne estimation de la respiration racinaire du peuplement à partir des paramètres de notre modèle.

La proportion de chaque composante de la respiration dans la respiration totale confirme la tendance déjà observée sur les jeunes plants en pépinière. En effet l'entretien de la biomasse existante demeure la plus grande demande énergétique sur les plants au champ. Cette respiration représente en moyenne 79% de la respiration totale, proportion un peu plus importante que celle de la pépinière. Ce qui confirme bien une augmentation des besoins d'entretien avec l'âge des peuplements (Mata *et al.*, 1996 ; Van der Werf *et al.*, 1988).

V.5. Conclusion

Ce travail visait à décomposer la respiration racinaire totale en des termes dépendants de la croissance, l'entretien et de l'absorption d'ions grâce à une régression linéaire multiple.

Les paramètres de ce modèle devraient en être appliqués sur des données de biomasse et minéralomasse au champ afin d'estimer la respiration racinaire du peuplement. Plusieurs variables ont été très corrélées entre elles, empêchant l'ajustement du modèle avec trois paramètres. Ainsi, nous avons fixé un paramètre (le coût de croissance), déduit du coût de construction des racines, afin d'estimer les coûts d'entretien et d'absorption.

Une proportion importante de la respiration totale (minimum 62%) est investie dans l'entretien de la biomasse existante. Les résultats de nos estimations de respiration du peuplement sont très proches de ceux des mesures *in situ* au champ (Marsden *et al.*, 2008 a). Cette méthode d'estimation indirecte de la respiration ouvre une nouvelle perspective à des estimations à une échelle plus large (plant, peuplement, massif) dans les plantations d'Eucalyptus au Congo. Elle est aussi complémentaire d'une méthode d'estimation indirecte déjà testée dans ces plantations d'Eucalyptus qui est basée sur la connaissance de la distribution des racines par classe de diamètre et des relations entre le diamètre et la respiration spécifique des racines (Marsden *et al.*, 2008 a).

VI. PRODUCTION ET TURNOVER DE RACINES FINES

VI.1. Introduction

La production du système racinaire qui intègre aussi bien l'accroissement en biomasse que le turnover tient une part importante dans la production primaire nette des écosystèmes. Les racines fines sont généralement celles qui contribuent le plus à cette production. Plusieurs méthodes d'estimation de la production racinaire ont été développées au cours du temps. On distingue d'une part les méthodes directes qui donnent accès au système racinaire et les méthodes indirectes qui donnent une estimation de la production à partir des variables corrélées. Toutes ces méthodes qui présentent chacune des avantages et des contraintes propres, donnent souvent des résultats différents lorsqu'elles sont utilisées conjointement dans un même peuplement.

Cette étude aborde la production et le turnover des racines fines (diamètre inférieur à 2mm) dans un peuplement d'Eucalyptus âgé de 4 ans. Deux méthodes directes de prélèvement ont été retenues : la méthode des carottes séquentielles et la méthode des carottes de recolonisation. Plusieurs méthodes d'estimation, spécifiques à chaque méthode de prélèvement sont utilisées. Ils permettent d'obtenir diverses estimations de production et de turnover et d'en discuter les écarts au regard des connaissances acquises sur la dynamique de croissance des racines d'Eucalyptus. Les estimations portent sur deux horizons (0-10 et 10-30 cm) pour mieux cerner la distribution des paramètres étudiés sur ces deux horizons superficiels du sol.

VI.2. Matériel et méthodes

VI.2.1. Estimation de la production racinaire

La production de racines fines (diamètre < 2 mm) a été estimée dans un peuplement âgé de 4 ans au début de l'expérimentation, grâce à deux méthodes de prélèvement couramment utilisées : la méthode de carottes séquentielles et la méthode de carottes de recolonisation.

Six placeaux ont été installés au début de l'expérimentation dans la parcelle d'étude. Leur emplacement a été choisi de manière à couvrir toute la parcelle afin de prendre en compte toute la variabilité spatiale de la biomasse racinaire. Deux mois avant le début de l'expérimentation, un traitement herbicide au glyphosate a été appliqué afin de détruire les

mauvaises herbes poussant dans certains placeaux. Le prélèvement de carottes séquentielles a été réalisé chaque mois au cours de la période de novembre 2005 à octobre 2006.

A chaque date de mesure, 4 à 8 carottes ont été prélevées dans chaque placeau à 1m des arbres sur les diagonales (voir Figure VI-1), grâce à une tarière hollandaise de 8 cm de diamètre intérieur (Figure VI-2). Sur chaque carotte, le prélèvement a été effectué sur deux horizons du sol : 0-10 puis 10-30 cm. C'est dans ces horizons superficiels qu'est concentrée une forte proportion de la biomasse racinaire totale chez les espèces tropicales (Jackson *et al.*, 1996). Dans les plantations d'Eucalyptus au Congo, la proportion de la biomasse de l'horizon 0-50 cm représente 40 à 60% de la biomasse totale échantillonnée jusqu'à 2 m de profondeur (données non publiées).

Au total, 32 carottes ont été prélevées par horizon du sol dans toute la parcelle à chaque date de mesure. Ce qui correspond à 64 carottes pour les deux horizons. Après prélèvement, les racines ont été triées sur le terrain au moyen d'un tamis (taille des mailles : 1mm²). Deux tamisages ont été effectués sur chaque échantillon. Une fouille manuelle dans le sol tamisé a ensuite été réalisée afin de rechercher d'éventuelles racines très fines non retenues par les mailles du tamis. Les racines ont ensuite été classées en fonction de leur diamètre (< et > à 2 mm) grâce à un pied à coulisse, et de leur état (vivante et morte). La discrimination des racines vivantes et mortes a été réalisée sur la base des critères visuels comme la résistance et la couleur (Vogt et Persson, 1991). Les racines vivantes sont brunes ou blanches et sont résistantes à la tension. A l'opposé, les racines mortes sont tendres et de couleur brune ou noire. Dans cette étude, seules les racines fines (< 2 mm) sont prises en compte dans l'analyse de données. La méthode de carottage étant peu adaptée à l'échantillonnage des grosses racines.

Après le tri des racines, les trous ont été rebouchés avec de la terre sans racine des horizons correspondants pour constituer des carottes de recolonisation. Le rebouchage a été réalisé en faisant attention à tasser le sol de manière à reconstruire dans le sol sans racines, un environnement similaire à celui de l'extérieur. L'emplacement de ces carottes a été noté à l'aide d'étiquettes plastifiées qui ont ensuite servi de guide lors des récoltes ultérieures. La moitié des carottes séquentielles (16 carottes par horizon de sol) a été récoltée après 1 mois de recolonisation, et l'autre moitié après 3 mois de recolonisation.

La séparation des racines fines en fonction de leur état n'a pas été réalisée dans les carottes de recolonisation. Nous avons émis l'hypothèse de l'inexistence de la décomposition chez les racines fines jusqu'à 3 mois de recolonisation. Le prélèvement des carottes de recolonisation a été réalisé au cours de la période de décembre 2005 à janvier 2007.

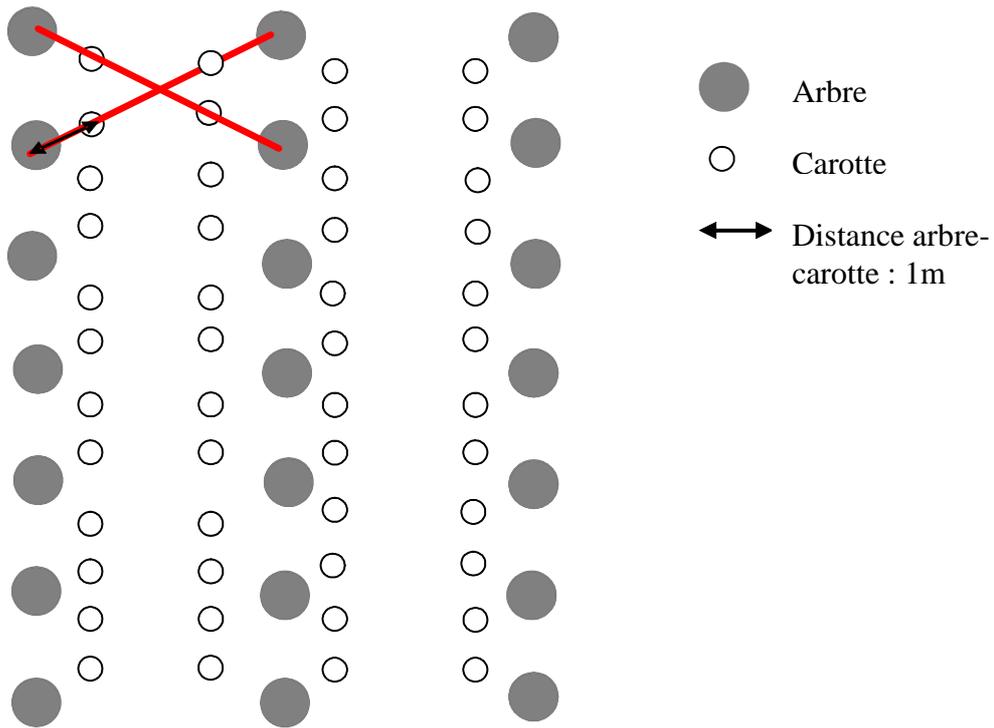


Figure VI-1: Représentation schématique d'un plateau de mesure de la production racinaire



Figure VI-2: Tarière hollandaise utilisée au cours de l'étude

VI.2.2. Estimation de la production de racines fines

Quatre méthodes de calcul ont été utilisées pour estimer la production racinaire dans les carottes séquentielles. La méthode dite de ‘maximum-minimum’ est basée sur la différence entre la biomasse maximale et la biomasse minimale observée au cours d’une période d’étude (McClaugherty *et al.*, 1982). Une variante de cette méthode introduite par Persson (1978) a aussi été utilisée. D’autres estimations de production racinaire ont été réalisées avec la méthode dite d’équilibre de transfert (balancing transfert, Fairley et Alexander, 1985; Picard, 1981), et le modèle à flux compartimentés (compartment flow, Santantonio et Grace, 1987). Toutes ces méthodes sont décrites en détails dans l’analyse bibliographique (chapitre III).

Pour les carottes de recolonisation, la production racinaire mensuelle est considérée comme la différence de biomasse obtenue dans les carottes entre la date de mise en place (biomasse initiale nulle) et la date de prélèvement (Hendricks *et al.*, 2006) ou entre les deux dates de prélèvement (Vincent *et al.*, 2006), divisée par le temps qui sépare la mise en place du prélèvement (1 mois ou 3 mois), ou les deux prélèvements (deux mois). La production racinaire annuelle (PR) est la somme des productions mensuelles obtenues au cours d’une période d’étude. Dans la suite de ce manuscrit, nous utiliserons les termes 1M, 3M et 3M-1M pour désigner les productions racinaires à 1 mois, 3 mois et entre les deux mois respectivement.

VI.2.3. Mesure de la pluviométrie

Cette mesure a été faite grâce à un pluviomètre installé à proximité de notre parcelle expérimentale. La pluviométrie mensuelle a été obtenue en sommant toutes les pluies du mois. Les mesures de pluviométrie couvrent toute la durée de cette étude.

VI.2.4. Le turnover racinaire et la durée de vie des racines

Le turnover est ici défini comme le rapport de la production annuelle (estimée par les modèles décrits ci-dessous) sur la biomasse moyenne annuelle des carottes séquentielles (Burke et Raynal, 1994; Janssens *et al.*, 2002).

$$TO = \frac{PR}{BR}$$

Équation VI-1

Avec TO : turnover racinaire en an^{-1} , PR : production racinaire en $\text{t ha}^{-1} \text{an}^{-1}$ et BR : moyenne de biomasse racinaire des carottes séquentielles obtenues au cours de l'étude en t ha^{-1} . La durée de vie des racines (en année ou en mois) est l'inverse du turnover racinaire

$$\text{Durée de vie} = \frac{1}{TO} \quad \text{Équation VI-2}$$

VI.2.5. Analyse statistique

Une analyse de variance (procédure one way ANOVA sous S-Plus) suivi d'un test de Tukey à 95% a été utilisée pour tester l'effet de la date sur la biomasse, la nécromasse et la production de racines fines indépendamment pour les différents horizons du sol.

VI.3. RESULTATS

VI.3.1. Estimation de la masse et de la production racinaire à partir des carottes séquentielles

VI.3.1.1. La biomasse

La masse de racines fines des carottes séquentielles en fonction des horizons du sol est présentée par le Tableau VI-1. La biomasse moyenne de racines fines de l'horizon 0-10 cm varie entre 0,26 et 0,54 t ha^{-1} avec une moyenne de 0,35 t ha^{-1} . L'analyse de variance montre que la biomasse racinaire du premier mois de prélèvement (0,54 t ha^{-1} , novembre-2005) est supérieure à celles des mois suivants ($p < 0,05$) à l'exception de celle du dernier mois de prélèvement (0,43 t ha^{-1} ; octobre-2006). Cette dernière valeur ne diffère que de celle du mois d'août-2006 (0,26 t ha^{-1}).

Sur l'horizon 10-30 cm, la biomasse moyenne varie peu (0,18-0,30 t ha^{-1}) au cours de l'année par rapport à celle de l'horizon de surface. Sa moyenne annuelle est de 0,25 t ha^{-1} . Aucune différence significative n'est notée entre les biomasses moyennes mensuelles obtenues sur cet horizon ($p > 0,05$) (Figure VI-3A).

La moyenne annuelle de la biomasse cumulée sur 0-30 cm est de 0,61 t ha^{-1} . L'analyse de variance ne montre qu'une seule différence significative de la biomasse racinaire mensuelle sur cet horizon, celle du premier mois de prélèvement (novembre-2005, 0,78 t ha^{-1}) qui est supérieure de celles des mois de juin et juillet 2006 (0,51 t ha^{-1} en moyenne, $p < 0,05$).

Quel que soit l'horizon considéré, la biomasse racinaire présente une variation saisonnière marquée par une alternance de périodes d'augmentation et de diminution au cours de l'année

(Figure VI-3A). Bien que ces périodes ne soient pas identiques pour tous les horizons, la période de juin à août correspondant à la saison sèche est celle où l'on obtient les plus faibles valeurs de biomasse. Les variations saisonnières sont plus marquées en surface (0-10 cm) que dans l'horizon inférieur (10-30 cm).

VI.3.1.2. La nécromasse

La nécromasse mensuelle est élevée au cours du premier mois de l'expérimentation (novembre-2005; 0,29 t ha⁻¹), puis diminue légèrement jusqu'en janvier-2006 ($p > 0,05$; Figure VI-3B). Elle demeure par la suite relativement stable jusqu'au dernier mois de prélèvement marqué par la plus faible valeur obtenue au cours de l'étude (0,02 t ha⁻¹). La nécromasse moyenne annuelle dans l'horizon 0-10 cm est de 0,14 t ha⁻¹ sur cet horizon.

La nécromasse racinaire de l'horizon 10-30 cm du mois de novembre-2005 (0,16 t ha⁻¹) est la plus forte valeur obtenue au cours de l'étude ($p < 0,05$). Celle des mois suivants est quasi-constante, excepté deux légères augmentations enregistrées au cours de la période de février à avril, puis en août 2006. La nécromasse moyenne annuelle sur cet horizon est de 0,05 t ha⁻¹. La moyenne annuelle de la nécromasse cumulée sur 0-30 cm est de 0,19 t ha⁻¹. Comme pour les horizons 0-10 et 10-30 cm, elle est peu variable au cours de la majeure partie de l'étude (mars-octobre-2006), mais présente cependant deux points extrêmes correspondant au maximum (0,45 t ha⁻¹ en décembre-2005), et au minimum (0,04 t ha⁻¹ en novembre-2006). Cette dernière valeur est néanmoins sujette à caution à cause du changement de l'expérimentateur habituel.

Tableau VI-1: Biomasse et nécromasse moyenne de racines fines à différents horizons du sol (le nombre total de carottes analysées est de 192)

Horizon (cm)	Biomasse (t ha ⁻¹)			Nécromasse (t ha ⁻¹)		
	0-10	10-30	0-30	0-10	10-30	0-30
Moyenne annuelle	0,35	0,26	0,61	0,14	0,05	0,19
<i>Ecart type</i>	<i>0,078</i>	<i>0,031</i>	<i>0,308</i>	<i>0,071</i>	<i>0,038</i>	<i>0,187</i>

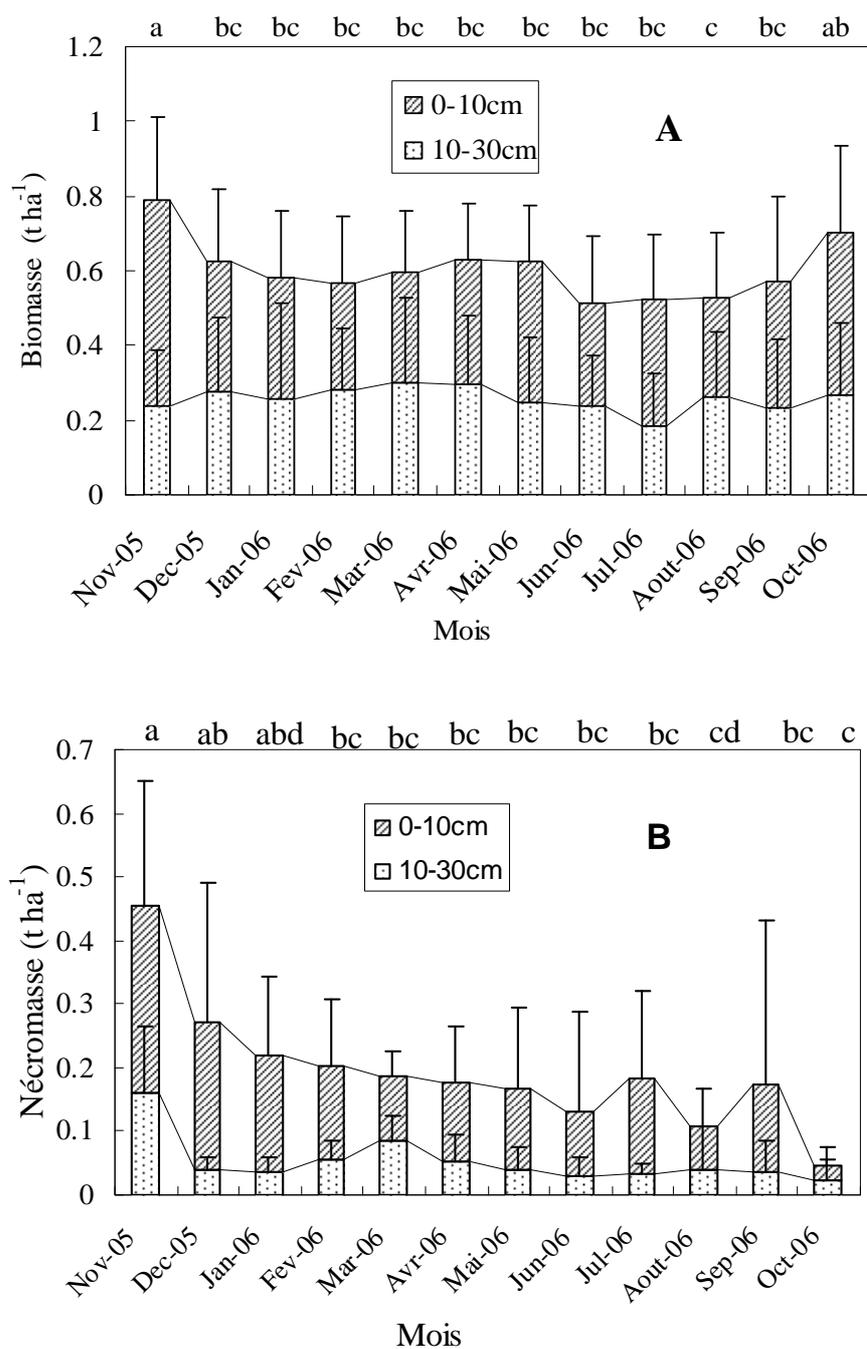


Figure VI-3: Biomasse (A) et nécromasse (B) de racines fines dans les différents horizons du sol au cours de la période d'étude. Les barres représentent l'écart type. Les lettres identiques montrent l'absence d'une différence significative de biomasses et de nécromasse pour les différentes dates de mesure de l'horizon 0-10 cm, alors que les lettres différentes indiquent une différence significative au seuil de 5%.

VI.3.2. Production racinaire annuelle en fonction des méthodes de prélèvement

- La méthode des carottes séquentielles

Le Tableau VI-2 présente une synthèse de la production, du turnover et de la durée de vie de racines fines d'Eucalyptus en fonction des deux méthodes de prélèvement et des méthodes d'estimation utilisées.

La méthode classique de maximum-minimum est celle qui donne la plus faible valeur de production racinaire pour les horizons 0-10 cm ($0,28 \text{ t ha}^{-1} \text{ an}^{-1}$) et 10-30 ($0,11 \text{ t ha}^{-1} \text{ an}^{-1}$) (Tableau VI-2). Dans tous les cas, la méthode d'équilibre de transfert est celle qui donne les plus fortes valeurs de production pour les carottes séquentielles. Sa valeur moyenne pour l'horizon 0-10 cm ($0,51 \text{ t ha}^{-1} \text{ an}^{-1}$), est presque le double de celle obtenue avec le modèle classique du maximum-minimum ($0,28 \text{ t ha}^{-1} \text{ an}^{-1}$). A l'opposé, la production racinaire annuelle de l'horizon 10-30 cm que donne la méthode d'équilibre de transfert ($0,22 \text{ t ha}^{-1} \text{ an}^{-1}$) est très proche de celle obtenue avec le modèle de Persson ($0,21 \text{ t ha}^{-1} \text{ an}^{-1}$). Il apparaît en outre, une diminution de cette production avec la profondeur du sol quelle que soit la méthode de calcul utilisée. Dans les cas des modèles d'équilibre de transfert et de maximum-minimum classique, la production racinaire de l'horizon 0-10 cm est au moins le double de celle de l'horizon 10-30 cm.

En intégrant les deux horizons (0-30 cm), c'est la variante de Persson, qui donne la plus faible valeur de production ($0,27 \text{ t ha}^{-1} \text{ an}^{-1}$), un peu moins que la méthode classique de maximum-minimum ($0,28 \text{ t ha}^{-1} \text{ an}^{-1}$), et nettement moins que celle obtenues à l'aide du modèle d'équilibre de transfert ($0,40 \text{ t ha}^{-1} \text{ an}^{-1}$). En appliquant les trois méthodes d'estimation sur l'horizon 0-30 cm, nous obtenons, de manière surprenante, une production racinaire plus faible qu'en sommant les productions obtenues séparément sur les horizons 0-10 et 10-30 cm. Ce résultat pourrait simplement être un biais attribué aux limites des différentes méthodes.

- La méthode des carottes de recolonisation

Quel que soit l'horizon du sol considéré, les plus faibles valeurs de production annuelle sont obtenues avec la méthode 3M-1M et les plus fortes avec la méthode à 1M (Voir Tableau VI-2 et Figure VI-4). Par exemple, pour l'horizon 0-10 cm, la production racinaire annuelle est de $1,66$ et $2,18$ et $1,83 \text{ t ha}^{-1} \text{ an}^{-1}$ pour les méthodes 3M-1M, 1M et 3M respectivement.

Comme pour les carottes séquentielles, la production racinaire obtenue avec cette méthode des carottes de recolonisation diminue avec la profondeur du sol (Figure VI-4).

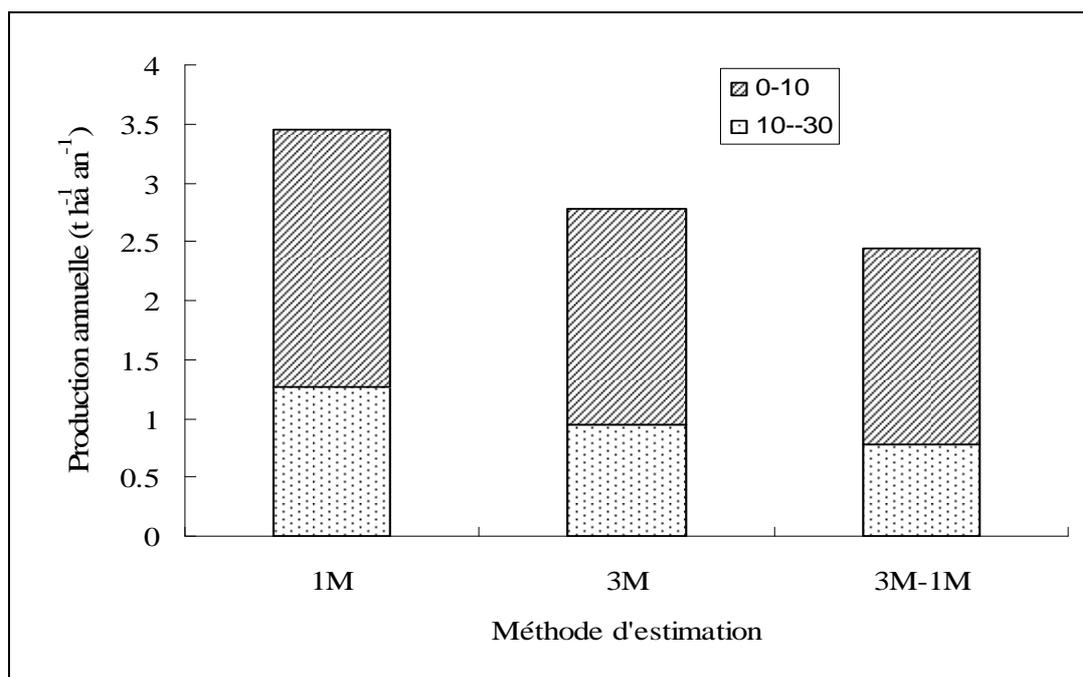


Figure VI-4: Evolution de la production moyenne annuelle des racines fines pour les deux horizons du sol entre 1 et 3 mois de recolonisation.

VI.3.3. Comparaison des méthodes d'estimation de la production racinaire

Des deux méthodes de prélèvement utilisées dans cette étude, la méthode des carottes de recolonisation est celle qui donne les valeurs les plus fortes de production racinaire (Tableau VI-2). Parmi toutes les méthodes d'estimation utilisées, la méthode 1M et la méthode classique de maximum-minimum sont celles qui donnent la plus forte et la plus faible estimation de la production annuelle de racines fines respectivement.

Tableau VI-2: Synthèse des différentes variables estimées sur les racines fines d'Eucalyptus en fonction des méthodes de prélèvement et des méthodes d'estimation utilisées.

		Méthodes de prélèvement					
		Carottes séquentielles			Carottes de recolonisation		
Variables	Horizons	Balancing transfert (Fairley et Alexander , 1985)	Max-Min classique	Max-Min (Person, 1978)	3M-1M (Vincent <i>et al.</i> , 2006)	1M (Hendricks <i>et al.</i> , 2006)	3M (Hendricks <i>et al.</i> , 2006)
Production annuelle (t ha ⁻¹ an ⁻¹) Turnover (an ⁻¹) Durée de vie (an ⁻¹) Durée de vie (mois ⁻¹)	0-10 cm	0,51	0,28	0,35	1,66	2,18	1,83
		1,47	0,81	1,01	4,75	6,26	5,26
		0,67	1,22	0,98	0,21	0,16	0,19
		8,25	14,90	11,99	2,55	1,94	2,31
Production annuelle (t ha ⁻¹ an ⁻¹) Turnover (an ⁻¹) Durée de vie (an ⁻¹) Durée de vie (mois ⁻¹)	10-30 cm	0,22	0,11	0,21	0,78	1,26	0,94
		0,87	0,45	0,78	3,04	3,64	2,71
		1,14	2,21	1,26	0,32	0,27	0,36
		13,94	26,95	15,42	3,99	3,33	4,48
Production annuelle (t ha ⁻¹ an ⁻¹) Turnover (an ⁻¹) Durée de vie (an ⁻¹) Durée de vie (mois ⁻¹)	0-30 cm	0,40	0,28	0,27	2,43	3,44	2,77
		0,66	0,47	0,41	4,02	5,70	4,58
		1,50	2,12	2,40	0,24	0,17	0,21
		18,02	25,88	29,28	3,01	2,13	2,65

Le modèle des flux compartimentés

Les résultats de ce modèle n'apparaissent pas dans le Tableau VI-2. Son utilisation nécessite en plus des mesures de biomasse et de nécromasse, une estimation de la décomposition de racines. Ce dernier paramètre n'étant pas estimé dans le cadre de cette étude, nous avons eu recours au coefficient de décomposition estimé dans les placeaux d'exclusion racinaire (trench-plot) destinés à mesurer la composante hétérotrophe de la respiration du sol (Marsden *et al.*, 2008 a). Ce coefficient est fonction de l'humidité volumique du sol. Ainsi il a été estimé pendant toute la durée de l'étude grâce aux mesures d'humidité de l'horizon 0-15 cm réalisées dans notre parcelle d'étude (voir présentation du site, chapitre II). Il varie entre 0,20 (juin- 2006) et 2,82 (avril-2006). Cependant, les productions et les mortalités racinaires obtenues à différents intervalles de temps sont presque toutes négatives (Tableau VI-3). Les résultats de cette analyse ne sont donc pas interprétables.

Tableau VI-3: Variables racinaires estimés avec le modèle des flux compartimentés

Mois	Coefficient de décomposition	Décomposition	Production (t ha ⁻¹)	Mortalité (t ha ⁻¹)
Déc-05	1,41	0,037	-0,023	-0,22
Janv-06	2,44	0,031	-0,017	-0,04
Fev-06	2,38	0,026	-0,011	-0,04
Mar-06	2,82	0,022	-0,019	-0,009
Avr-06	1,6	0,015	0,036	0,073
Mai-06	0,2	0,002	0,006	0,052
Juin-06	0,78	0,005	-0,023	-0,124
Juil-06	0,72	0,008	0,062	0,120
Aout-06	0,68	0,004	-0,079	-0,15
Sept-06	2,04	0,021	0,09	0,166
Oct-06	2,51	0,004	-0,108	-0,012

VI.3.4. Production racinaire mensuelle dans les carottes de recolonisation

Les productions de racines fines des carottes après 1, 3 mois de recolonisation et leur moyenne sont présentées par la Figure VI-5. Les moyennes mensuelles estimées après 1 mois de recolonisation sont de 0,18 et 0,10 t ha⁻¹ mois⁻¹ pour les horizons 0-10 et 10-30 cm respectivement, et 0,29 t ha⁻¹ mois⁻¹ en cumulé sur 0-30 cm. Après 3 mois de recolonisation, les productions mensuelles des horizons 0-10 et 10-30 cm sont de 0,15 et 0,08 t ha⁻¹ mois⁻¹ respectivement et 0,23 t ha⁻¹ mois⁻¹ sur l'horizon 0-30 cm.

Quelle soit mesurée après 1 ou 3 mois de recolonisation ou en considérant leur moyenne, la production racinaire mensuelle présente une variation saisonnière qui est en général liée aux grandes saisons climatiques de la région d'étude. Après 1 mois de recolonisation, les plus fortes productions racinaires sont en général obtenues au cours des saisons pluvieuses (décembre 2005-mai 2006, puis octobre-2006-novembre-2006), et les plus faibles en saison sèche (juin-septembre 2006, Figure VI-5A). L'analyse statistique montre les tendances suivantes :

- Sur l'horizon 0-10cm, la production racinaire du mois de décembre 2005 (0,54 t ha⁻¹ mois⁻¹) est supérieure à celles de tous les mois suivants ($p < 0,05$) sauf celle du mois de février 2006 (0,36 t ha⁻¹ mois⁻¹). Cette dernière diffère significativement des productions de la période de mai-octobre 2006. Enfin la production du mois d'avril 2006 est supérieure à celles de la période de juin-septembre 2006 ($p < 0,05$).

- Sur l'horizon 10-30cm, les productions obtenues au cours de la période de juillet-août 2006, (0,34 t ha⁻¹ mois⁻¹ en moyenne) sont inférieures à celles des trois mois de la saison pluvieuse (décembre 2005, février-mai 2006). En outre, la production du mois de septembre 2006 est inférieure à celles de décembre 2005, février-mars puis mai 2006. Enfin la production du dernier mois de mesure (novembre 2006 : 0,05 t ha⁻¹ mois⁻¹) est inférieure à celles des mois de décembre 2005 puis de mars-mai 2006. Cependant la production mensuelle du mois de novembre 2006 est sujette à caution, car réalisée par un autre expérimentateur.

Après 3 mois de recolonisation, la production racinaire est présentée sur une période de croissance d'une durée de 3 mois, car les différentes valeurs de production obtenues correspondent à des valeurs moyennes couvrant cette période. Comme après 1 mois, une variation saisonnière est aussi mise en évidence sur les productions racinaires après 3 mois de recolonisation (Figure VI-5B).

- L'analyse de variance sur l'horizon 0-10 cm montre d'ailleurs que la production mensuelle de certaines périodes de la saison de pluies (décembre 2005-mars 2006, février-mai 2006, septembre-décembre 2006, octobre 2006-janvier 2007) est significativement supérieure à celles des périodes qui couvrent tout ou partie de la saison sèche (mai-août, juin-septembre et août-novembre 2006 ($p < 0,05$)).
- Sur l'horizon 10-30cm, la saisonnalité de la production racinaire apparaît moins nettement par rapport à l'horizon de surface. Bien que les plus faibles productions mensuelles soient enregistrées dans une période en partie sèche (0,03 et 0,04 t ha⁻¹ mois⁻¹ pour avril-juillet 06 et août-novembre 2006 respectivement), des valeurs similaires sont aussi obtenues en saison pluvieuse (0,04 t ha⁻¹ mois⁻¹ pour octobre 2006-janvier 2007).

La moyenne de production racinaire mensuelle entre les deux dates de prélèvement (1 et 3 mois) est présentée sur une période de 2 mois. Elle montre globalement la même variation saisonnière que celle observée après 1 et 3 mois de recolonisation (Figure VI-5C). Des analyses statistiques ne sont cependant pas possibles puisque les productions aux deux dates sont obtenues sur des carottes différentes.

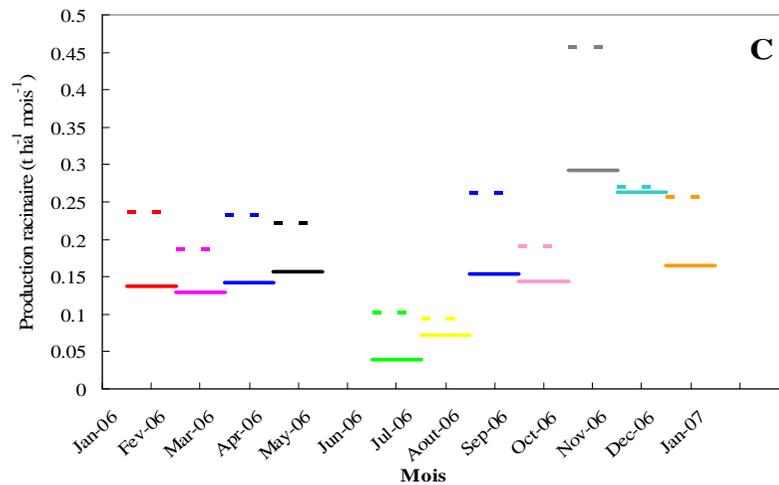
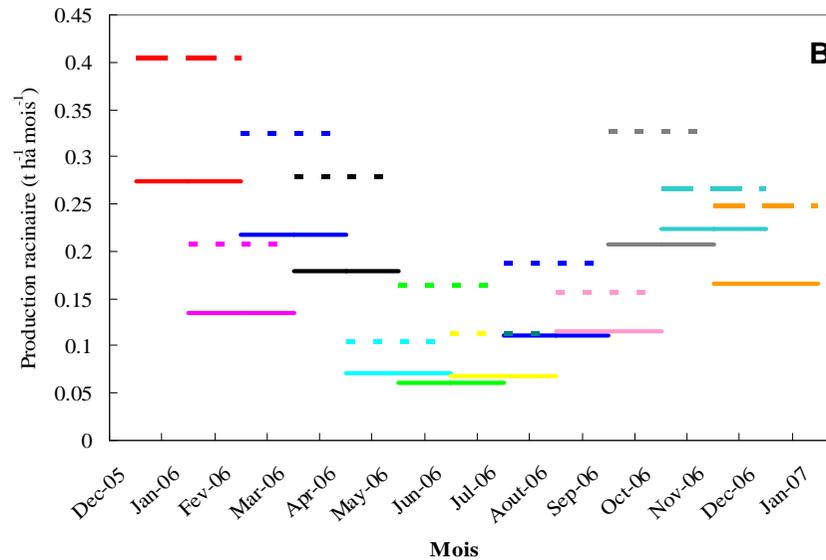
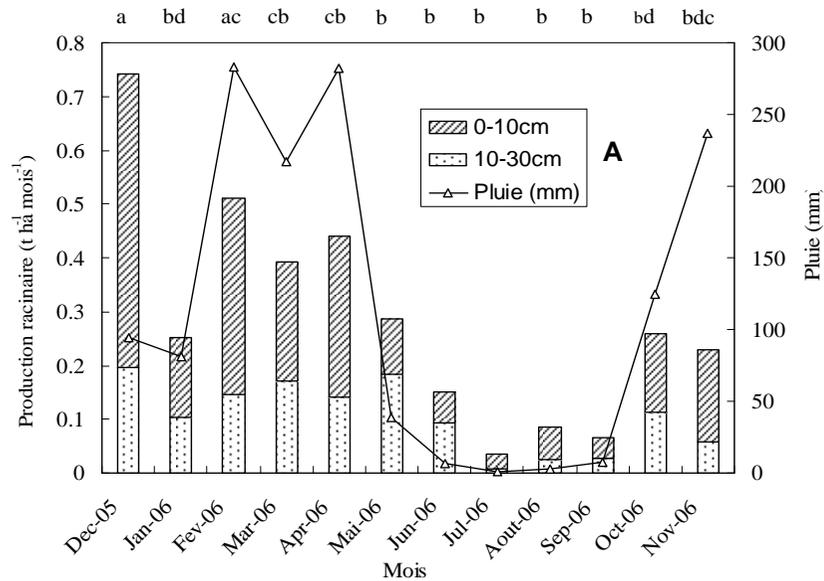


Figure VI-5: Variation saisonnière de la pluviométrie et de la production moyenne mensuelle de racines fines après 1 mois recolonisation (A). Production moyenne après 3 mois de recolonisation (B) et moyenne de la production entre 1 et 3 mois de recolonisation (C). Dans les graphiques (B) et (C), chaque couleur représente une période de mesure, couvrant 3 mois et 2 mois de recolonisation respectivement. Pour chaque couleur, la barre en pointillé correspond à la production de l'horizon 0-30 cm et la barre pleine à celle de 0-10 cm. La différence entre les deux est la production de l'horizon 10-30 cm. Ces barres représentent pour chaque couleur un histogramme empilé sans paroi qui renvoie à la présentation du graphique (A). Pour le graphique A, les lettres identiques montrent l'absence d'une différence significative de la production racinaire aux différentes dates de mesure, alors que les lettres différentes indiquent une différence significative uniquement pour l'horizon 0-10 cm au seuil de 5%.

VI.3.5. Le turnover et la durée de vie de racines fines

Le turnover des racines fines des carottes séquentielles présente les mêmes tendances que la production racinaire (Tableau VI-2). Le plus faible turnover pour la méthode de carottes séquentielles est obtenu avec la méthode classique de maximum-minimum (0,81 et 0,45 an⁻¹ pour les horizons 0-10 et 10-30 cm respectivement), ce qui implique les plus fortes durées de vie (15 et 27 mois respectivement pour les horizons 0-10 et 10-30 cm).

Pour la méthode de carottes de recolonisation, le turnover calculé après 1 mois de recolonisation est plus élevé, et la durée de vie plus faible, que ceux des deux autres méthodes d'estimation quelque soit l'horizon du sol considéré. Par exemple, le turnover et la durée de vie des racines sont de 6,26 an⁻¹ et 2 mois sur l'horizon 0-10 cm respectivement.

Du fait de productions estimées plus élevées, la méthode de carottes de recolonisation donne systématiquement les valeurs de turnover les plus fortes et les plus faibles durées de vie que celles obtenues avec la méthode de carottes séquentielles. Enfin, le turnover de racines fines est plus élevé et la durée de vie plus courte en surface (0-10 cm) qu'en profondeur (10-30 cm).

VI.4. Discussion

De nombreuses estimations de la biomasse racinaire ont été réalisées dans plusieurs écosystèmes. Cependant, la comparaison des résultats obtenus n'est toujours pas aisée puisqu'ils résultent d'études qui diffèrent sur les méthodes d'échantillonnage, la profondeur du sol, le diamètre racinaire. Néanmoins, la biomasse des racines fines de cette étude (0,60 t ha⁻¹ sur l'horizon 0-30 cm) est comprise dans la gamme de celle obtenue sur *Eucalyptus globulus* au Portugal: 0,2 à 1 t ha⁻¹ (Madeira *et al.*, 2002). En outre, elle est similaire à celle obtenue pour les racines de diamètre inférieur à 1 mm échantillonnées jusqu'à 60 cm dans un peuplement de *Eucalyptus urophylla* au Brésil (0,7 t ha⁻¹, Teixeira *et al.*, 2002). Au Congo, sur le même matériel végétal que celui de cette étude, une étude antérieure rapporte une biomasse racinaire de 0,40 t ha⁻¹ à 2 ans sur l'horizon 0-10 cm pour les racines de diamètre inférieur à 5mm (Saint-André *et al.*, 2005). A l'opposé la biomasse de notre étude est inférieure à celle rapportée sur d'autres espèces d'*Eucalyptus*. En effet, elle est de l'ordre de 2 t ha⁻¹ sur l'horizon 0-30 cm dans des peuplements de *Eucalyptus globulus* âgés de 2 ans au Portugal et en Espagne (Jones *et al.*, 1999) et de 5 ans dans un peuplement de *Eucalyptus camaldulensis* au Cameroun

(Harmand *et al.*, 2003). Elle est aussi faible par rapport à celles d'espèces tropicales et tempérées (Hendricks *et al.*, 2006 ; Hertel et Leuschner, 2002 ; Hwang *et al.*, 2007 ; Jackson *et al.*, 1997 ; Matamala et Schlesinger, 2000 ; Ruess *et al.*, 1996 ; Rytter, 2001). Par exemple, Jackson *et al.* (1997) dans une revue bibliographique rapportent des biomasses de racines fines de l'ordre de 3 t ha⁻¹ sur l'horizon 0-30 cm des espèces à feuilles caduques et persistantes des régions tropicales. La biomasse racinaire est sensible à plusieurs facteurs externes incluant le type de sol, l'état hydrique du sol et la fertilité du sol (Fabião *et al.*, 1994).

En raison des grandes variations de valeur de production en fonction de la méthode d'estimation utilisée, il convient de comparer les résultats obtenus dans notre étude avec ceux obtenus par les mêmes méthodes. La production racinaire d'Eucalyptus obtenue par la méthode de carottes séquentielles (160 à 210 g m⁻² an⁻¹) est faible par rapport à celle rapportée sur d'autres espèces. Chez les conifères des régions tempérées, la production des racines fines varie entre 30 et 710 g m⁻² an⁻¹ (Brey Meyer *et al.*, 1996 cités par Janssens *et al.*, 2002). En région tropicale, cette production varie de 100 g m⁻² an⁻¹ en Côte d'Ivoire à 845 g m⁻² an⁻¹ à Puerto Rico (Lauenroth et Gill, 2003). En outre, Valverde-Barrantes *et al.* (2007) donnent des estimations comprises entre 304 et 1308 g m⁻² an⁻¹ sur six espèces tropicales. Ces travaux antérieurs ont été menés en majorité avec la méthode de carottes séquentielles.

Au cours de notre étude, la biomasse racinaire des carottes de recolonisation suit une variation saisonnière qui suit le rythme des saisons climatiques. Une étude antérieure sur l'étude de dynamique de croissance des racines d'Eucalyptus en rhizotron a mis en évidence un résultat similaire (Thongo M'bou, 2003 ; Thongo M'bou *et al.* 2008). Ces travaux ont montré que la vitesse d'élongation des racines fines atteint son maximum en saison des pluies et diminue fortement en saison sèche. La variation saisonnière de la croissance racinaire a aussi été observée dans plusieurs autres écosystèmes (Delitti *et al.*, 2001 ; Fukuzawa *et al.*, 2007 ; Green *et al.*, 2005 ; Hwang *et al.*, 2007). Les plus importants facteurs externes impliqués dans cette variation saisonnière de la biomasse racinaire sont la température et l'humidité du sol (Fukuzawa *et al.*, 2007 ; Thongo M'bou *et al.* 2008;). Dans les écosystèmes tropicaux, la durée de la saison de croissance, la forte variabilité spatiale des racines (Ostertag, 1998), la profondeur atteinte par les racines d'exploration (Canadell *et al.*, 1996) sont les principales causes de cette forte variabilité de la production racinaire. La production racinaire varie aussi en fonction de l'espèce, de

la latitude, de la zone d'étude, du type de végétation et du diamètre racinaire. Au sein d'une même espèce, l'âge des peuplements étudiés peut aussi influencer sur l'estimation de ce paramètre racinaire (Gill et Jackson, 2000; Kamnalrut et Evenson, 1992; Lauenroth et Gill, 2003).

Enfin, une forte source de variabilité dans l'estimation de la biomasse et la production racinaire est introduite par les contraintes méthodologiques (Hendricks *et al.*, 2006). En effet, plusieurs incertitudes sont associées aux différentes méthodes d'estimation de la biomasse racinaire (Janssens *et al.*, 2002). Dans les mêmes conditions d'étude, avec un même matériel végétal, plusieurs méthodes peuvent donner des résultats différents (Aber *et al.*, 1985; Hendricks *et al.*, 2006; Hertel et Leuschner, 2002; Rytter, 1999). Dans cette étude, nous avons obtenu une production racinaire très variable en fonction des méthodes de prélèvement et des méthodes d'estimation utilisées. La méthode de maximum-minimum est celle qui donne la plus faible valeur de production de racines fines (Tableau VI-2). Cette méthode est souvent recommandée dans les écosystèmes présentant une différence significative entre les valeurs maximales et minimales de biomasse au cours d'une période d'étude. Dans ce cas, il est indispensable d'ajuster la fréquence des prélèvements pour échantillonner les racines pendant ces pics et non pendant les périodes transitoires, pour ne pas sous-estimer la production racinaire. En outre, l'utilisation de ce modèle suppose une alternance des périodes de croissance et de mortalité racinaire. Cette méthode de calcul est donc inadaptée dans les cas où ses deux processus ont lieu simultanément (Makela et Vaninen, 2000). Mais en accord avec les résultats antérieurs sur rhizotron (Thongo M'bou *et al.*, 2008), il semble que les processus impliqués dans la dynamique de croissance racinaire (croissance, mortalité, et décomposition) ont lieu simultanément dans les plantations d'Eucalyptus au Congo.

La méthode d'équilibre de transfert donne des valeurs de production racinaires supérieures à celles du maximum-minimum. Une des ses principales contraintes réside dans la séparation des racines vivantes et mortes. Les critères visuels de discrimination utilisée dans cette étude et dans d'autres (Vogt et Persson, 1991), demeurent très liés à l'appréciation de l'expérimentateur. En effet, la définition de la mort de la racine fine est ambiguë car c'est un processus graduel. Une partie de la racine peut mourir et arrêter ses fonctions, alors que la partie restante peut maintenir ses fonctions, notamment la respiration d'entretien et celle du transport d'éléments minéraux (Comas *et al.*, 2000). Pour pallier les contraintes des méthodes visuelles, différents colorants vitaux comme le

'rouge Congo' ou le triphenyltrazoluim chloride ont été utilisées par certains auteurs (Ward *et al.*, 1978 ; Joslin et Henderson, 1984). Mais cette méthode, testée au début de notre étude, n'a pas donné de résultats probants et a été abandonnée.

Une autre estimation de la production à partir des données de carottes séquentielles est faite grâce au modèle des flux compartimentés. Il est souvent décrit comme donnant une meilleure estimation de la production racinaire à partir des carottes séquentielles (Santantonio et Grace, 1987). Mais cette approche est moins utilisée parce qu'elle nécessite en plus de la biomasse et de la nécromasse, une mesure de la décomposition racinaire. Or cette mesure est sujette à plusieurs types d'erreur. La mesure du taux réel de décomposition est le principal obstacle à une estimation précise de la production des racines fines lorsqu'on utilise ce modèle (Publicover et Vogt, 1993).

Dans le cas de cette étude, il n'a pas été possible d'obtenir une production racinaire positive par cette méthode. Ceci pourrait être dû à une faible proportion de la nécromasse (dans la masse racinaire totale) par rapport aux conditions de l'étude pour laquelle ce modèle a été développée (5 fois plus de nécromasse que de biomasse dans une plantation de Pin en Nouvelle Zélande, Santantonio et Grace, 1987), ou une mauvaise estimation du taux de décomposition de racines fines dans nos conditions.

La plus forte production de racines fines d'Eucalyptus est obtenue avec la méthode de carottes de recolonisation. Les valeurs obtenues avec cette méthode sont au moins 3 fois plus fortes que celles obtenues avec la méthode de carottes séquentielles. Des études antérieures sur des espèces tempérées ont montré une tendance similaire (Hendricks *et al.*, 2006; Hertel et Leuschner, 2002). Sur le pin, Hendricks *et al* (2006) obtiennent des productions racinaires avec les carottes de recolonisation de 1 à 4 fois supérieures de celles de carottes séquentielles (calculées avec les méthodes de maximum-minimum et celle d'équilibre de transfert). Une bonne connaissance de phénologie de la croissance racinaire peut aider à identifier les délais favorables pour la récolte des carottes de recolonisation. Par exemple, dans les forêts de conifères des régions boréales et tempérées, la vitesse de croissance des racines est faible. La recolonisation des carottes par les racines ne débute pas avant 4 à 9 mois (Burke et Raynal, 1994) après installation, ce qui n'est pas le cas chez les espèces tropicales où cette recolonisation a lieu au bout d'un mois (Cuevas et Medina, 1983). Dans nos conditions d'étude des racines en croissance ont été observées derrière la vitre d'un rhizotron une à deux semaines après son installation (Thongo M'bou, 2003).

Un inconvénient de la méthode de carottes de recolonisation réside dans la difficulté de reconstruire dans le sol sans racines, un environnement similaire à celui de l'extérieur (Vogt *et al.*, 1998). En effet, ce sol privé de racines crée probablement un microsite plus meuble et plus riche en nutriment et en eau (absence de compétition) qui facilite la croissance racinaire. En outre, les racines des carottes de recolonisation sont souvent issues du traumatisme des racines porteuses coupées lors de l'installation des carottes initiales. Cependant, les racines d'Eucalyptus sont peu aptes à repousser après une blessure (Bouillet *et al.*, 1997).

En dépit des contraintes mentionnées précédemment, cette méthode semble être celle qui donne l'estimation de la production de racines la plus fiable dans les plantations d'Eucalyptus. En effet, l'étude de la dynamique de croissance de racines fines par la technique de rhizotron a permis d'obtenir une vitesse de croissance moyenne annuelle de $0,30 \text{ cm.j}^{-1}$ dans un peuplement de 2 ans (Thongo M'bou, 2003). Parallèlement, plus de 70% de racines fines apparues sur la vitre ont une durée de croissance inférieure à 30 jours. Par ailleurs, nos observations sur l'architecture racinaire ont révélé l'existence d'un type racinaire composé de racines fines très courtes de longueur totale inférieure à 10 cm pour des plants âgés de 4 mois (voir chapitre IV). La comparaison de la vitesse de croissance et la longueur totale de ces racines fines suggère un turnover racinaire important et une faible durée de vie de racines, ce qui est conforme à nos résultats avec la méthode de carotte de recolonisation.

Trois estimations de la production ont été réalisées avec la méthode de carottes de recolonisation (1M, 3M et 3M-1M). Si les premières méthodes sont couramment utilisés dans la littérature (Hendricks *et al.*, 2006), la dernière l'est moins (Vincent *et al.*, 2006). Elle présente cependant l'avantage de limiter l'impact des artefacts initiaux en excluant les données du premier mois où la perturbation associée à la mise en place de la carotte est susceptible d'affecter la production de racines fines. En conséquence, les valeurs de production et de turnover obtenues par cette méthode nous semblent plus probables que celles obtenues avec les deux autres méthodes des carottes de recolonisation.

La forte production des carottes de recolonisation correspond à un turnover racinaire élevé puisqu'il est le rapport entre la production sur la biomasse moyenne annuelle (Burke et Raynal., 1994). Même en utilisant la biomasse maximale ($0,54 \text{ t ha}^{-1} \text{ an}^{-1}$, Dahlman et Kucera, 1969 cités par Gill et Jackson, 2000), nous obtenons un turnover racinaire compris entre 3 et 4 an^{-1} avec la méthode des carottes de recolonisation.

Ces valeurs de turnover, particulièrement élevées ont néanmoins quelques équivalents chez d'autres espèces. Dans leur revue bibliographique, Gill et Jackson (2000) citent deux espèces ayant un turnover de racines fines supérieure à 2 an^{-1} : *Casesalpinia eriostachys* ($2,64.\text{an}^{-1}$, Kummerow *et al.*, 1990 cités par Gill et Jackson, 2000) et *Terminalia superba* ($2,37.\text{an}^{-1}$, Schroth et Zech, 1995 cités par Gill et Jackson, 2000). Pour leur part, Noguchi *et al.* (2007) rapportent des valeurs de turnover comprises entre 1,3 et $12,5.\text{an}^{-1}$ sur *Chamaecyparis obtusa* au Japon.

VI.5. Conclusion

La masse et la production de racines fines d'Eucalyptus présentent des variations saisonnières en relation avec la pluviométrie de la zone d'étude.

La production racinaire varie fortement en fonction des méthodes de prélèvement et des modèles de calcul utilisés, avec des plus faibles valeurs obtenues avec les carottes séquentielles. Les principales méthodes d'estimation de la production avec cette dernière méthode de prélèvement semblent peu adaptées à notre écosystème. A l'opposé, la méthode de carotte de recolonisation est celle qui donne les plus fortes productions racinaires quelque soit l'horizon du sol considéré. Cependant cette production varie peu à l'échelle annuelle entre 1 et 3 mois de recolonisation. Au regard des connaissances acquises sur la dynamique de croissance des racines fines dans les plantations d'Eucalyptus au Congo, la méthode d'estimation de la production dite 3M-1M nous semble la plus fiable. Un important turnover de racines fines a été obtenu avec la méthode des carottes de recolonisation. Ce résultat suggère un retour important d'éléments minéraux dans le sol à travers les litières racinaires. Cet apport minéral peut se révéler particulièrement judicieux dans le maintien de la fertilité des sols de la région d'étude réputés pour leur pauvreté chimique.

VII. DISCUSSION ET CONCLUSION GENERALE

L'architecture racinaire est soumise à l'effet conjugué des facteurs internes et externes au système racinaire. Des processus impliqués dans le fonctionnement du système racinaire tels que sa respiration interagissent également avec le développement racinaire.

Ce travail visait à étudier le développement du système racinaire du clone 1-41 de l'Eucalyptus de la région de Pointe-Noire. L'architecture du système racinaire a été suivie en pépinière et au champ dans plusieurs parcelles d'âges différents constituant une chronoséquence. Elle a permis dans un premier temps d'identifier et de caractériser les différents éléments constitutifs du système et la dynamique de leur mise en place au cours du temps. En dépit d'une diversité des états de développement, aboutissant à la mise en place d'un système racinaire complexe dans les peuplements âgés, seulement cinq types racinaires ont été mis en évidence. Le système racinaire de l'Eucalyptus recourt à la répétition pour se déployer dans un important volume de sol. Ainsi les racines latérales s'étendent sur plusieurs mètres à partir la base du tronc et les racines pivotantes s'enfoncent dans les horizons profonds du sol. De nombreuses racines fines émises au cours du temps exploitent l'horizon organique du sol où elles colonisent les litières aériennes et jouent un important rôle dans le prélèvement d'éléments minéraux issus de la décomposition de ces litières. Cette colonisation du sol minéral et organique semble être une adaptation du système racinaire aux conditions de croissance particulière de la région d'étude, caractérisées par une pauvreté chimique du sol et une saison sèche pouvant durer jusqu'à 4 mois consécutifs au cours de l'année.

Cette étude visait aussi à paramétrer un modèle permettant de décomposer la respiration racinaire en des termes dépendant de la croissance, de l'absorption d'ions et de l'entretien de la biomasse. Bien que notre approche expérimentale n'ait pas permis de déterminer tous les paramètres du modèle, nous avons pu fixer un paramètre avec des données d'analyses chimiques issues de la même étude. La démarche consistant à fixer un des paramètres du modèle (en particulier le coût de croissance) afin de déduire les deux autres est admise dans la littérature (Mata *et al.*, 1996). D'ores et déjà, les paramètres du modèle ont été appliqués sur des données de biomasse et minéralomasse au champ afin d'estimer la respiration racinaire à l'échelle du peuplement. Les résultats obtenus sont très comparables à ceux des mesures *in situ* au champ. Après l'approche basée sur les

relations entre le diamètre racinaire et la respiration (Marsden *et al.*, 2008 a), celle-ci peut aussi s'avérer prometteuse pour l'estimation de la respiration racinaire des peuplements d'Eucalyptus.

Le développement du système racinaire de l'Eucalyptus a enfin été abordé à travers une mesure de la production et du turnover des racines fines. Cette étude offre les premières estimations de la production et du turnover dans les plantations d'Eucalyptus de la région de Pointe-Noire. Elle offre également une perspective dans le cadre des études menées dans les plantations d'Eucalyptus sur les bilans de carbone du sol qui nécessitent une connaissance de la production et du turnover de racines comme flux entrant. Une étude antérieure sur ce bilan de carbone considère le turnover de racines comme équivalent à celui de racines fines (Epron *et al.*, 2006). Avec un turnover racinaire de $1,75 \text{ an}^{-1}$, ces auteurs estiment une production de litière racinaire dans le sol à $0,58 \text{ kg}_{\text{MS}} \text{ m}^{-2} \text{ an}^{-1}$. Cette valeur de turnover est certes dans la gamme de nos estimations avec la méthode des carottes séquentielles, mais semble plus faible que celles obtenues avec la méthode des carottes de recolonisation. Un turnover estimé plus réaliste à 4 an^{-1} dans notre étude suggère donc une production plus importante de litière racinaire dans le sol. Ceci peut constituer un important apport de nutriments et contribuer au maintien de la fertilité des sols. Au regard de la forte variabilité des résultats de la production racinaire en fonction des deux méthodes de prélèvement utilisées dans notre étude, il est utile de confronter les résultats obtenus à ceux des autres méthodes. L'utilisation des minirhizotrons ou des méthodes permettant une estimation indirecte de la production (les isotopes) semblent prometteuse et mériteraient d'être testées dans les plantations d'Eucalyptus au Congo.

La mise en évidence des types racinaires chez l'Eucalyptus associée aux mesures des variables caractérisant leur croissance (angle d'insertion, diamètre, longueur, ramification) ont été un pas important vers la modélisation de son architecture qui est en cours à l'Unité Mixte de Recherche AMAP à Montpellier. La topologie racinaire ainsi que les différents processus de croissance, de ramification et de mortalité sont modélisés par des processus stochastiques. Les simulations issues de ce modèle donneront des maquettes numériques 3D pour chaque peuplement étudié (Figure VII-1). Les usages de ces outils de synthèse sont divers. Ils permettent d'estimer des paramètres difficilement mesurables sur le terrain à cause du caractère fastidieux des mesures du système racinaire : la biomasse, les longueurs racinaires, la densité racinaire, la production racinaire...

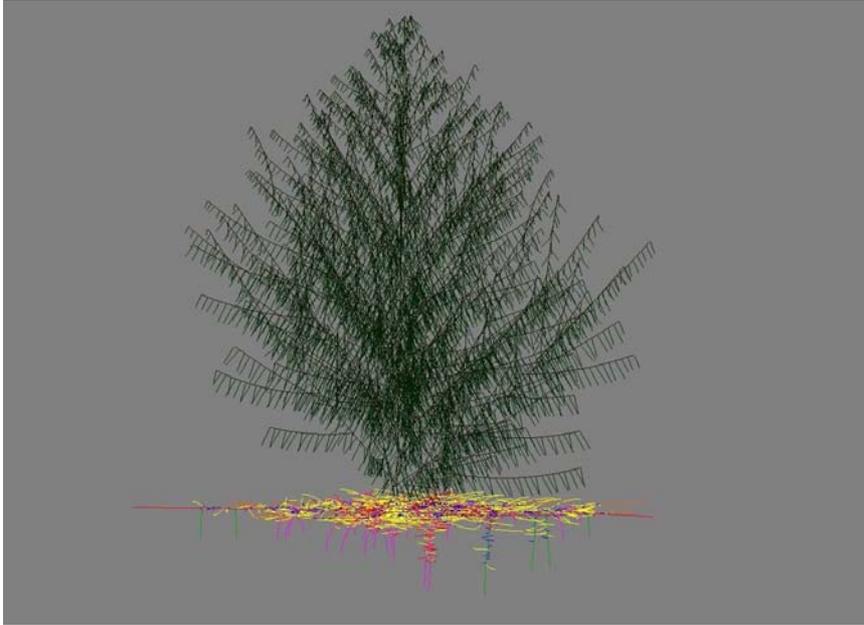


Figure VII-1: Maquette numérique présentant les systèmes racinaire et aérien de l'Eucalyptus dans un peuplement de 2 ans. Le tronc de l'arbre n'est pas ici représenté.

Ces maquettes peuvent aussi être utiles dans le cadre de certaines estimations à une échelle plus large. Par exemple, des relations allométriques ont été établies entre la respiration et le diamètre racinaires (Marsden *et al.*, 2008 a). En permettant d'accéder aux diamètres de tous les types racinaires, les maquettes numériques offrent une possibilité d'estimer la respiration du système racinaire à l'échelle des peuplements.

La connaissance de typologie racinaire et la dynamique de mise en place des éléments constitutifs du système racinaire peuvent permettre une meilleure gestion des intrants en particulier les fertilisants en fonction de l'âge des peuplements. Celle-ci pourrait se faire en terme d'emplacement de l'engrais surtout au cours de la première année de croissance quand le système racinaire n'est pas encore complètement installé. Les quantités d'engrais peuvent aussi être ajustées grâce aux connaissances sur les densités racinaires.

Enfin, en offrant une vision tri-dimensionnelle de la colonisation du sol par les racines, la connaissance de l'architecture racinaire permettra de mieux comprendre -et donc de mieux lutter contre- les effets dépressifs de la concurrence hydrique des adventices. Elle permettra également une meilleure simulation des bilans hydriques, sujet sensible pour cette espèce réputée pour ses impacts négatifs sur les nappes phréatiques.

VIII. BIBLIOGRAPHIE

- Aber J D., Melillo J M., Nadelhoffer K J., McClaugherty C A., Pastor J., 1985. Fine root turnover in forest ecosystems in relation to quantity and form of nitrogen availability: a comparison of two methods. *Oecologia*, 66: 315-325.
- Aerts R., Bakker C., De Calluwe H., 1992. Root turnover as a determinant of the cycling of C, N and P in a dry heatland ecosystem. *Biogeochemistry*, 15: 175-190.
- Ågren G I., Axelsson B., Flower-Ellis J G K., Linder S., Persson H., Staaf H., Troeng E., 1980. Annual carbon budget for a young Scots pine. In Structure and Function of Northern Coniferous Forests – An Ecosystem Study. Ed. T Persson. pp 307–313. Ecol. Bull. (Stockholm) 32.
- Amthor J S., 2000. The McCree-de Wit-Penning de Vries- Thornley respiration paradigms: 30 years later. *Annals of botany*, 86: 1-20.
- Andersen C P., Nikolov I., Nikolova P., Matyssek R., Häberle K H., 2005. Estimating “autotrophic” belowground respiration in Spruce and beech forests: decreases following girdling. *European Journal of Forest Research*, 124: 155-163.
- Atger C., 1992. Essai sur l’architecture racinaire des arbres. Thèse, Université MontPellierII, 287p.
- Atger C., Edelin C., 1994. Premières données sur l’architecture comparée des systèmes racinaires et caulinaires. *Canadian Journal of Botany*, 72: 963-975.
- Atger C., Edelin C., 1995. A case of sympodial branching based on endogenous determinism in root system: *Platanus hybrida*. *Brot. Acta. Bot. Gallica*, 142: 23–30.
- Baddeley J A., Watson C A., 2005. Influences of root diameter, tree age, soil depth and season of fine root survivorship in *Prunus avium*. *Plant soil*, 276:15-22.
- Bakker M., 1998. Effet des amendements calciques sur les racines fines de chêne (*Quercus petraea* et *robur*) : conséquences des changements dans la rhizosphère. Thèse Université Henri Poincaré, 143 pages.
- Bakker M., Augusto L., Achat D L., 2006. Fine root distribution of trees and understory in mature stands of maritime pine (*Pinus pinaster*) on dry and humid sites. *Plant and Soil*, 286: 37-51.
- Barthélémy D., Edelin C., Hallé F., 1989. Architectural concepts for tropical trees. In. Tropical forests: Botanical dynamics, speciation and diversity. L.B Nielsen and Baslei, Eds, Academic Press, London.
- Barthélémy D., Caraglio Y., 2007. Plant architecture: a dynamic, multilevel and comprehensive approach to plant form, structure and ontogeny. *Annals of Botany*, 99: 375-407.
- Barthod S., 2006. Variabilité interspécifique et plasticité du coût associé au déploiement de la surface assimilatrice chez des semis forestiers en régénération naturelle. Thèse de doctorat, Université Franche-Comté, 138p.
- Bergonzini J C., Laroussinie O., 2000. Les écosystèmes forestiers dans les tempêtes. GIP-ECOFOR Ministère de l’agriculture et de la pêche, France.
- Bernier P Y., Robitaille G., Rioux D., 2005. Estimating the mass density of fine roots of trees for minirhizotron-based estimates of productivity. *Canadian Journal of Forest Research*, 35:1708-1713.
- Bidel L P R., Renault P., Pagès L., Riviere L M., 2000. Mapping meristem respiration of *Prunus persica* (L.) Batsch seedlings: potential respiration of the meristems, O₂ diffusional constraints and combined effects on root growth. *Journal of Experimental Botany*, 51: 755–768.
- Böhm W., 1979. Methods of studying root systems ecological studies. In: Billing WD, Golley F, Lange OL, Olson JS (eds) n° 33. Springer, Berlin, Germany : 188 p

- Bosc M., Maertens C., 1981. Rôle de l'accroissement du système racinaire dans l'absorption de divers états du potassium du sol. *Agrochimica*, 25: 1-8.
- Bouchon J., 1987. Etat de la recherche relative aux dégâts forestiers dus aux tempêtes. *Revue Forestière Française*, 4: 301-312.
- Bouillet J.P., Ognouabi N., Bar-Hen A., 1997. Influence of soil preparation and weeding on the root development of a hybrid Eucalyptus in the Congo. dans: Proceedings, IUFRO Conference on Sylviculture and Improvement of Eucalyptus, Salvador, Brazil: 252-261.
- Bouillet J.P., Safou-Matondo R., Nzila J.D., 2000. Site classification of commercial Eucalypt plantation in the Congo. Use of layers depth and microelements deficiencies as productivity indices. Actes du congrès 'managing forest soils for sustainable productivity Vila Real, Portugal, 18-22 septembre 2000 : 133-134.
- Bouillet J.P., Laclau J.P., Arnaud M., Thongo M'bou A., Saint-André L., Jourdan C., 2002. Changes with age in the spatial localization of roots of Eucalyptus clone in Congo. Impacts on water and nutrient uptake. *Forest Ecology and Management*, 171: 43-47.
- Bouma T.J., De Visser R., Janssen J.H., de Kock M.J., Van Leeuwen P.H., Lambers H., 1994. Respiratory energy requirements and rate of protein turnover in vivo determined by the use of an inhibitor of protein synthesis and a probe to access its effect. *Physiologia Plantarum*, 92: 585-594.
- Bouma T.J., Broekhuysen A.G.M., Veen B.W., 1996. Analysis of root respiration of *solanum tuberosum* as related to growth, ion uptake, and maintenance of biomass. *Plant Physiology and Biochemistry*, 34: 795-806.
- Bouma T.J., Nielsen K.L., Eissenstat D.M., Lynch J.P., 1997. Estimating respiration of roots in soil: Interactions with soil CO₂, soil temperature and soil water content. *Plant Soil*, 195: 221-232.
- Bouvet J.M., 1995. Evolution de la variabilité avec l'âge et corrélation juvénile-adulte dans des populations d'Eucalyptus. Thèse INA-Paris Grignon, 236p.
- Bouvet J.M., 1999. Les plantations d'eucalyptus. Evolutions récentes et perspectives. *Le Flamboyant*, 49: 4-14.
- Brown D.P., Pratum T.K., Bledsoe C., Ford E.D., Cothorn S.C., Perry D., 1991. Noninvasive studies of conifer roots: nuclear magnetic resonance (NMR) imaging of douglas-fir seedlings. *Canadian Journal of Forest Research*, 21: 1559-1566.
- Burke M.K., Raynal D.J., 1994. Fine root phenology, production, and turnover in the northern hardwood forest ecosystem. *Plant Soil*, 162: 135-146.
- Burton A.J., Zogg G.P., Pregitzer K.S., Zak D.R., 1997. Effect of measurement CO₂ concentration on sugar maple root respiration. *Tree Physiology*, 17: 421-427.
- Burton A.J., Pregitzer K.S., 2002. Measurement carbon dioxide concentration does not affect root respiration of nine tree species in the field. *Tree physiology*, 22: 67-72
- Buwalda J.G., 1992. The carbon costs of root systems of perennial fruit crops. *Environmental and Experimental Botany*, 33: 131-140.
- Canadell J., Jackson R.B., Ehleringer J.R., Mooney H.A., Sala O.E., Shulze E.D., 1996. Maximum rooting depth for vegetation types at the global scales. *Oecologia*, 108: 583-595.
- Cannell M.G.R., Thornley J.H.M., 2000. Modelling the components of plants respiration: some guiding principles. *Annals of botany*, 85: 45-54.

- Champagnat P., Ozenda P., Baillaud L., 1969. Biologie végétale. Tome 2 : Croissance, morphogénèse, reproduction. Masson et Cie Ed., Paris, 170p.
- Colas H., 1997. Association de cultures cocotier-cacaoyer Modélisation de leur système racinaire. Etudes préliminaires sur l'interaction racinaire et la consommation en eau de deux plantes. Thèse, Université Montpellier II, 277p.
- Colin F., Danjon F., Wehrlen L., 1995. Etudes racinaires au sein du programme "Croissance" de l'INRA (Quercus petraea et Pinus pinaster). *Revue Forestière Française*, 46: 165–172.
- Collet C., Löf M., Pagès L., 2006. Root system development of oak seedlings analysed using an architectural model. Effects of competition with grass. *Plant Soil*, 279: 367–383.
- Comas L H., Eissenstat D M., Lakso A N., 2000. Assessing root death and root system dynamics in a study of grape canopy pruning. *New Phytologist*, 147:171-178
- Cotrufo M F., 2006. Quantity of standing litter: A driving factor of root dynamics. *Plant Soil*, 281:1-3.
- Coutts M P., 1983. Root architecture and tree stability. *Plant Soil*, 71: 171–188.
- Coutts M P., 1987. Developmental processes in the tree root systems. *Canadian Journal of Forest Research*, 17: 761-767.
- Cuevas E., Medina E., 1988. Nutrient dynamics within Amazonian forests. II. Fine root growth, nutrient availability and leaf litter decomposition. *Oecologia*, 46: 84-89.
- Cucchi V., Meredieu C., Stokes A., Berthier S., Bert D., Najar M., Denis A., Lastennet R., 2004. Root anchorage of inner and edge trees in stands of Maritime pine (*Pinus pinaster* Ait.) growing in different podzolic soil conditions. *Tree. Struct Funct*, 18: 460-466.
- Danjon F., Bert D., Godin C., Trichet P., 1999. Structural root architecture of 5-year-old *Pinus pinaster* measured by 3D digitising and analysed with AMAPmod. *Plant and Soil*, 217: 49–63.
- Danjon F., Fourcaud T., Bert D., 2005. Root architecture and wind-firmness of mature *Pinus pinaster*. *New Phytologist*, 168: 387-400.
- Danjon F., Reubens B., 2008. Assessing and analyzing 3D architecture of woody root systems, a review of methods and applications in tree and soil stability, resource acquisition and allocation. *Plant Soil*, 303: 1-34.
- d'Annunzio R., Conche S., Landais D., Joffre R., Saint-André L., Barthès B., 2007. Pairwise comparison of soil organic particle-size distributions in native savannas and Eucalyptus plantations in Congo. *Forest Ecology and Management*, 255 : 1050-1056.
- d'Annunzio R., 2008. Etude de la dynamique de la matière organique du sol sous plantation clonale d'Eucalyptus au Congo. Thèse de doctorat de l'ENGREF/AgroParisTech, 201p.
- de Boer A H., Wegner L H., 1997. Regulatory mechanisms of ion channels in xylem parenchyma cells. *Journal of Experimental Botany*, 48: 441-449.
- de Grandcourt A., 1999. Croissance et respiration du système racinaire des jeunes ligneux: effets des conditions d'éclairage chez quatre espèces ligneuses. DEA de biologie forestière. Université Henry Poincaré- Nancy I.
- Deleporte P., Laclau J P., Kinana A., 2002. Effet de la variabilité des apports de litière sur le fonctionnement chimique et biologique du sol. Rapport interne, UR2PI, 49p.
- Delitti W.B.C., Pausas J.G. and Burger D.M., 2001. Belowground biomass seasonal variation in two neotropical savannahs (Brazilian Cerrados) with different fire histories. *Annals of Forest Science*, 58: 713-721.

- de Ruijter F.J., Veen B.W. and Van Oijen M., 1996. A comparison of soil core sampling and minirhizotrons to quantify root development of field-grown potatoes. *Plant Soil*, 182: 301-312.
- Desrochers A., Landhausser S M., Lieffers V., 2002. Coarse and fine root respiration in aspen (*Populus tremuloides*). *Tree physiology*, 22: 725-732.
- de Visser R., Spitters C J T., Bouma T J., 1992. Energy cost of protein turnover: theoretical calculation and experimental estimation from regression of respiration on protein concentration of full-grown leaves. In: Lambers H, Van der Plas LHW, eds. Molecular, biochemical and physiological aspects of plant respiration. The Hague: SPB Academic Publishing, 493-508.
- Diggle A J., 1988. ROOT MAP a model in the three dimensional coordinates of the growth and structure of fibrous root systems. *Plant Soil*, 105: 169-178.
- Drexhage M., Chauvière M., Colin F., Nielsen C N N., 1999. Development of structural root architecture and allometry of *Quercus petraea*. *Canadian Journal of Forest Research*, 29: 600–608.
- Dupuy L., 2003 Modélisation de l'ancrage racinaire des arbres forestiers. These de l'Université Bordeaux I, France.
- Dupuy L., Drénou C., Fourcaud T., 2003. Sols, racines et ancrage des arbres forestiers. *Forêt Entreprise*, 153: 39-43
- Edelin C., 1977. Images de l'architecture des conifères. Thèse 3^e cycle, Université MontPellier II, 258p.
- Epron D., Toussaint M L., Badot P.M., 1999. Effects of sodium chloride salinity on root growth and respiration in oak seedlings. *Annals of Forest Science*, 56: 41-47.
- Epron D., Nouvellon Y., Roupsard O., Mouvondy W., Mabiála A., Saint-Andre L., Joffre R., Jourdan C., Bonnefond J M., Berbigier P., Hamel O., 2004. Spatial and temporal variations of soil respiration in a *Eucalyptus* plantation in Congo. *Forest Ecology and Management*, 202: 149-160.
- Epron D., Nouvellon Y., Deleporte P., Ifo S., Kazotti G., Thongo-M'bou A., Mouvondy W., Saint-André L., Roupsard O., Jourdan C., Hamel O., 2006. Soil carbon balance in a clonal *Eucalyptus* plantation in Congo : effects of logging on carbon inputs and soil CO₂ efflux. *Global Change Biology* 12, 1021-1031.
- Fahey T J., Bledsoe C S., Day F P., Ruess R W., Smucker A M., 1999. Fine root production and demography. Standard Soil Methods for Long-Term Ecological Research (eds G.P. Robertson, C.S. Bledsoe, D. Coleman & P. Sollins): 437–455. Oxford University Press, New York.
- Fahey T J., Yavitt J B., 2005. An *in situ* approach for measuring root-associated respiration and nitrate uptake of forest trees. *Plant and soil*, 272: 125-131.
- Fairley R I., Alexander I J., 1985. Methods of calculations fine roots production in forests. Pages 37-42 in A. Fitter, D Atkinson, D J Read and M B Usher, editors.
- FAO., 1988. FAO/UNESCO soil map of the world. Revised legend 1989. Reprint of the World Soil Resource, Report 60. Rapport, FAO Rome.
- FAO., 2006. Global Forest Resources Assessment 2005. Progress towards sustainable forest management. FAO Forestry paper.
- Fabião A., Madeira M., Steen E., Kätterer T., Ribeiro C., 1994. Growth dynamics of root mass in *Eucalyptus globulus* plantations in Portugal. Dans: J.S Pereira and Pereira (eds.). 1994. *Eucalyptus* for biomass production. Commission of European communities, Brussels: 60-76.
- Fayle D C F., 1968. Radial growth in tree roots. Technical report no.9. Faculty of Forestry, University of Toronto, Canada.

- Fitter A H., Stickland R T., Harvey M L., Wilson G W., 1991 a. Architectural analysis of plant root systems. 1. Architectural correlates of exploitation efficiency. *New Phytologist*, 118: 375-382.
- Fitter A H., Stickland R T., Harvey M L., Wilson G W., 1991 b. Architectural analysis of plant root systems. 2. Influence of nutrient supply on architecture in contrasting plant species. *New Phytologist*, 118:383-389.
- Fitter A H., Stickland T R., 1992. Fractals characterization of root system architecture. *Functional Ecology*, 6: 632-635.
- Fogel R., 1983. Root turnover and productivity of coniferous forests. *Plant and Soil*, 71: 75-85.
- Frontier S., Pichod-Viale D., Leprêtre A., Davoult D., Luczak C., 2004. Ecosystèmes : structure, fonctionnement, évolution. Cours 2^e cycle/Master, Capes, Agrégation, 3^e édition : 549p.
- Fukuzawa K., Shibata H., Takagi K., Satoh F., Koike T., Sasa K., 2007. Vertical distribution and seasonal pattern of fine-root dynamics in a cool-temperate forest in northern Japan: implication of the understory vegetation, Sasa dwarf bamboo. *Ecol Res*, 22: 485-495
- Gaudinski J B., Trumbore S E., Davidson E A., Cook A C., Markewitz D., Richter D D., 2001. The age of fine-root carbon in three forest of the eastern US measured by radiocarbon. *Oecologia*, 129: 420-429.
- Genet M., Stokes A., Salin F., Mickovski S., Fourcaud T., Dumail JF., Van Beek R., 2005. The influence of cellulose content on tensile strength in tree roots. *Plant and Soil*, 278:1-9.
- George K., Norby R J., Hamilton J G., DeLucia E H., 2003. Fine-root respiration in a loblolly pine and sweetgum forest growing in elevated CO₂. *New Phytologist*, 160: 511-522.
- Gill R A., Jackson R B., 2000. Global patterns of root turnover for terrestrial ecosystems. *New Phytologist*, 147: 13-31.
- Godin C., Costes E., Sinoquet H., 1999. A method for describing plant architecture which integrates topology and geometry. *Annals of Botany*, 84: 343-357.
- Goldbold D L., Fritz H W., Jentschike G., Meesenbiere H., Rademacher P., 2003. Root turnover and root necromass accumulation of Norway spruce (*Picea abies*) are affected by soil acidity. *Tree physiology*, 23: 915-921.
- Gonçalves J., Benedetti V., 2003. Forest nutrition and fertilization. Rapport, IPEF.
- Green J., Dawson L., Proctor J., Duff E., Elston D., 2005. Fine root dynamics in a tropical rain forest is influenced by rainfall. *Plant Soil*, 276: 23-32.
- Gregory P J., 2006. Plant roots: growth, activity and interaction with soils. Blackwell, Oxford.
- Grier C C., Vogt K A., Keyes M R., and Edmonds R L., 1981. Biomass distribution and above- and below-ground production in young and mature *Abies amabilis* zone ecosystems of the Washington Cascades. *Canadian Journal of Forest Research*, 11: 155-167.
- Guo D., Li H., Mitchell R J., Han W., Hendricks J J., Fahey T J., Hendrick R L., 2008. Fine root heterogeneity by branch order: exploring the discrepancy in root turnover estimates between minirhizotron and carbon isotopic methods. *New Phytologist*, 177: 443-456.
- Gyssels G., Poesen J., Bochet E., Li Y., 2005. Impact of plant roots on the resistance of soils to erosion by water: a review. *Prog Phys Geogr*, 29:189 -217.
- Hackett C., 1969. Quantitative aspects of the growth of cereal root systems. Dans : root growth. W J Whittington Ed, Butterwoth (Publishers), Londres: 134-147.
- Hallé F., Oldemann R A A., 1970. Essai sur l'architecture et la dynamique de croissance des arbres. Masson Ed., Paris, 170p.

- Halter R., Sands R., Nambiar E K S., Ashton D H., 1996. Elongation of *Eucalyptus* roots during day and night. *Tree Physiology*, 16: 877-881.
- Hanson P J., Edwards N T., Garten C T., Andrews J A., 2000. Separating root and soil microbial contributions to soil respiration : a review of methods and observations. *Biochemistry*, 48: 115-146.
- Harmand J M., Donfack P., Forkong Njiti C., 2003. Tree-root systems and herbaceous species-characteristics under tree species introduced into grazing lands in subhumid Cameroon. *Agroforestry Systems*, 59: 131-140.
- Heller R., 1985. Abrégé de physiologie végétale. Tome 2: développement. Masson Ed, Paris, 224p.
- Hendrick R L., Pregitzer K S., 1992. The demography of fine roots in a northern hardwood forest. *Ecology*, 73: 1094 -1104.
- Hendrick R L., Pregitzer K S., 1993. The dynamics of fine roots length, biomass and nitrogen content in two northern hardwood ecosystems. *Canadian Journal of Forest Research*, 23: 2507-2520.
- Hendricks, J.J., Hendrick, R.L., Wilson, C.A., Mitchell, R.J., Pecot, S.D., Guo, D., 2006. Assessing the patterns and controls of fine root dynamics: an empirical test and methodological review. *Journal of Ecology*, 94: 40-57.
- Hertel D., Leuschner C., 2002. A comparison of four different fine root production estimates with ecosystem carbon balance data in a Fagus-Quercus mixed forest. *Plant and Soil* : 239: 237-251.
- Hirano Y., Noguchi K., Miura S., 2007. Special feature: development and function of roots of forest trees in Japan. *Journal of Forest Research*, 12: 75-77.
- Hishi T., Takeda H., 2005. Life cycles of individual roots in fine root system of chamecyparis obtuse Sieb. Et Zucc. *Journal of Forest Research*, 10: 181-187.
- Hopkins W G., 1999. Introduction to plant physiology. Second Edition.
- Huc, F. 2000. Respiration rhizosphérique et environnement lumineux. DEA Biologie Forestière. Université Henri Poincaré Nancy I, Ecole Doctorale RP2E, 33 p.
- Hwang J., Son Y., Kim C., Yi M J., Kim Z S., Lee W K., Hong S K., 2007. Fine Root Dynamics in Thinned and Limed Pitch Pine and Japanese Larch Plantations. *Journal of Plant Nutrition*, 30: 1821-1839.
- Jackson M B., Barlow P W., 1981. Root geotropism and the role of growth regulators from the cap: a re-examination. *Plant, Cell and Environment*, 4: 107-123.
- Jackson R B., Mooney H A., Schulze E D., 1997. A global budget for fine root biomass, surface area, and nutrients contents. *Ecology*, 94: 7362-7366.
- Jamet R., Rieffel J M., 1976. Carte pédologique du Congo au 1/200000. Orston, Notice explicative, 65:167p.
- Janssens I A., Sampson D A., Curiel-Yuste J., Carrara A., Ceulemans R., 2002. The carbon cost of fine root turnover in a Scots pine forest. *Forest Ecology and Management* 168: 231-240.
- Jones H E., Madeira M., Herraes L., Dighton J., Fabião A., Gonzalez-Rio F., Fernandez-Marcos M., Gomez C., Tome M., Feith H., Magalhães M C., Howson G., 1999. The effect of organic matter management on the productivity of Eucalyptus globulus stands in Spain and Portugal: tree growth and harvest residue decomposition in relation to site and treatment. *Forest Ecology and Management*, 122: 73-86.
- Joslin J D., Henderson G S., 1984. The determination of percentages of living tissue in woody fine root samples using triphenyltetrazolium chloride. *Forest Science*, 30: 965-970.

- Jourdan C., 1995. Modélisation de l'architecture et du développement du système racinaire du palmier à huile. Thèse, Université de Montpellier II, p 243.
- Jourdan C., Rey H., 1997. Architecture and development of the oil-palm (*Elaeis guineensis* Jacq.) root system. *Plant and Soil*, 189: 33-48.
- Jourdan C., 2005. Manuel d'utilisation du logiciel Rhizodigit V1.3, CIRAD, Montpellier, France, 12p.
- Kahn F., 1977. Analyse structurale des systèmes racinaires des plantes ligneuses de la forêt tropicale humide. *Candollea*, 32 (2) : 327-358.
- Kahn F., 1980. Comportement racinaire et aérien chez les plantes ligneuses de la forêt tropicale humide (Sud-Ouest de la Côte-d'Ivoire). *Adansonia*, ser 2, 19 (4): 413-427.
- Kamnalrut A., Evenson J P., 1992. Monsoon grassland in Thailand. Primary productivity of grass ecosystems of the tropics and sub-tropics, 100-116. Chapman and Hall, London
- Kätterer T., Fabião A., Madeira M., Ribeiro C., Steen E., 1995. Fine-root dynamics, soil moisture and soil carbon content in a *Eucalyptus globulus* plantation under different irrigation and fertilisation regimes. *Forest Ecology and Management*, 74: 1-12.
- Kern C C., Friend A L., Johnson J M F., Coleman M C., 2004. Fine roots dynamics in a developing *populus deltoides* plantation. *Tree physiology*, 24: 651-660.
- King J S., Albaugh T J., Allen H L., Buford M., Strain B R., Dougherty P., 2002. Below-ground carbon input to soil is controlled by nutrient availability and fine root dynamics in loblolly pine. *New Phytologist*, 154: 389-398.
- Kutsch, W L., Staack A., Wojtzel J., Middelhoff U., Kappen L., 2001. Field measurements of root respiration and total soil respiration in an alder forest. *New Phytologist*, 150: 157-168.
- Laclau J P., Bouillet J P., Ranger J., 2000. Dynamics of biomass and nutrient accumulation in a clonal plantation of *Eucalyptus* in Congo. *Forest Ecology and Management*, 128: 181-196.
- Laclau J.P., 2001. Dynamique du fonctionnement minéral d'une plantation d'*Eucalyptus*. Thèse, INA-Paris-Grignon. 145p + annexes.
- Laclau J P., Sama-Poumba W., Nzila J D D., Bouillet J P., Ranger J., 2002. Biomass and nutrient dynamics in a littoral savanna subjected to annual fires in Congo. *Acta Oecologica*, 23: 41-50.
- Laclau J P., Deleporte P., Ranger J., Bouillet J P., Kazotti G., 2003. Nutrient dynamics throughout the rotation of *Eucalyptus* clonal stands in Congo. *Annals of Botany*, 91: 879-892.
- Laclau J P., Toutain F., Thongo M'bou A., Arnaud M., Joffre R., Ranger J., 2004. The Function of the superficial Root Mat in the Biogeochemical Cycles of Nutrients in Congolese *Eucalyptus* Plantations. *Annals of Botany*, 93: 249-261.
- Laclau J P., Ranger J., Deleporte P., Nouvellon Y., Saint-André L., Marlet S., Bouillet J.P., 2005. Nutrient cycling in a clonal stand of *eucalyptus* and an adjacent savanna ecosystem in Congo 3. Input output budgets and consequences for the sustainability of the plantations. *Forest Ecology and Management*, 210: 375-391.
- Lambers H., Van der Werf A., 1988. Variation in the rate of root respiration of two *Carex* species: A comparison of related methods to determine the energy requirements for growth, maintenance and ion uptake. *Plant Soil*, 111: 207-211.
- Lambers H., Stuart Chapin III F., Pons T L., 1998. *Plant physiological ecology*. Springer publishing.

- Lauenroth W K., Gill R., 2003. Turnover of root systems. In *Root Ecology*. H. de Kroon, E J W Visser (eds), Springer.
- Lecompte F., Ozier-Lafontaine H., Pagès L., 2001. The relationships between static and dynamic variables in the description of root growth. Consequences for field interpretation of rooting variability. *Plant and Soil*, 236: 19–31.
- Lecompte F., Ozier-Lafontaine H., Pages L., 2003. An analysis of growth rates and directions of growth of primary roots of fields-grown banana trees in an andisol at the three levels of soil compaction. *Agronomie*, 23: 209-218.
- Lecompte F., Ozier-Lafontaine H., Pagès L., 2005. The relationship between static and dynamic variables in the description of root growth. Consequences for field interpretation of rooting variability. *Plant and Soil*, 236: 19-31.
- Le Goff N., Ottorini J M., 2001. Root biomass and biomass increment in a beech (*Fagus sylvatica* L.) stand in North-East France. *Annals of Forest Science*, 58: 1-13.
- Le Roux Y., 1994. Mise en place de l'architecture racinaire d'*Hevea brasiliensis*. Etude comparée du semis et de la microbouture. Thèse, Université Aix-Marseille III, 295p.
- Le Roux Y., Pagès L., 1994. Développement et polymorphisme racinaires chez de jeunes semis d'hévéa (*Hevea brasiliensis*). *Canadian Journal of Botany*, 72: 924-932.
- Le Roux Y., Pagès L., 1996. Réaction géotropique des différents types de racines chez l'hévéa (*Hevea brasiliensis*). *Canadian Journal of Botany*, 74: 1910–1918.
- Lo Gullo M A., Nardini A., Salleo S., Tyree M T., 1998. Changes in root hydraulic conductance (KR) of *Olea oleaster* seedlings following drought stress and irrigation. *New Phytologist*, 140: 25-31.
- Lopez B., Sabaté S., Gracia C., 1998. Fine roots dynamics in a mediterranean forest : effects of drought and stem density. *Tree Physiology*, 18: 601-606.
- Lontoc-Roy M., Dutilleul P., Prasher SO., Han LW., Smith DL., 2005. Computed tomography scanning for three-dimensional imaging and complexity analysis of developing root systems. *Canadian Journal of Botany* 83, 1434-1442.
- Lynch J., 1995. Root Architecture and Plant Productivity. *Plant Physiology*, 109: 7-13.
- Madeira M V., Fabião A., Pereira J S., Araujo MC., Ribeiro C., 2002. Changes in carbon stocks in *Eucalyptus globulus* Labill. plantations induced by different water and nutrient availability. *Forest Ecology and Management*, 171: 75-85.
- Madji H., Pregitzer K., Moren A S., Nylund J E., Agren G I., 2005. Measuring fine root turnover in forest ecosystems. *Plant and Soil*, 276: 1-8.
- Makela A., Vanninen P., 2000. Estimation of fine root mortality and growth from simple measurements. A method base on system dynamics. *Trees*, 14 : 316 -323.
- Marsden, C., Nouvellon Y, Thongo M'Bou A, Saint Andre L., Jourdan C., Kinana A., Epron D., 2008 a. Two independent estimations of stand-level root respiration on clonal *Eucalyptus* stands in Congo: up scaling of direct measurements on roots versus the trenched-plot technique. *New Phytologist*, 177: 676-687.
- Marsden C., Nouvellon Y., Epron D., 2008 b. Relating coarse root respiration to root diameter on clonal *Eucalyptus* stands in Congo. *Tree Physiology* (sous presse).
- Martinez F., Lazo Y O., Fernandez-Galiano R M., Merino J A., 2002a. Root respiration and associated costs in deciduous and evergreen species of *Quercus*. *Plant Cell and Environment*, 25: 1271-1278.

- Martinez F., Lazo Y O., Fernandez-Galiano R M., Merino J A., 2002b. Chemical composition and construction cost for roots of Mediterranean trees, shrub species and grassland communities. *Plant Cell and Environment*, 25: 601-608.
- Mata C., Scheurwater I., Martins-Louçao M A., Lambers H, 1996. Root respiration, growth and nitrogen uptake of *Quercus suber* seedlings. *Plant physiology Biochemistry*, 34: 727-734.
- Matamala R., Schlesinger W H., 2000. Effects of elevated atmospheric CO₂ on fine root production and activity in an intact temperate forest ecosystem. *Global Change Biology*, 6: 967-979.
- McClagherty C A., Aber J D., Melillo J M., 1982. The role of fine roots in the organic matter and nitrogen budgets of two forested ecosystems. *Ecology*, 63: 1481-1490.
- McCree K J., 1974. Equations for the rate of dark respiration of white clover and grain sorghum, as functions of dry weight, photo-synthetic rate, and temperature. *Crop Science*, 14: 509-514.
- Mello S L M., Gonçalves J L M., Gava J L., 2007. Pre- and Post-harvest fine root growth in *Eucalyptus grandis* stands installed in sandy and loamy soils. *Forest Ecology and Management*, 246: 146-195.
- Metcalf D B., Meir P., Williams M., 2008. A comparison of methods for converting rhizotron root length measurements into estimates of root mass production per unit ground area. *Plant Soil*, 301: 279-288.
- Misra R K., 1999. Root and shoot elongation of rhizotron-grown seedlings of *Eucalyptus nitens* and *Eucalyptus globulus* in relation to temperature. *Plant and Soil*, 206: 37-46.
- Moroni M T., Worledge D., Beadle C L., 2003. Root distribution of *Eucalyptus nitens* and *E. globulus* in irrigated and droughted soil. *Forest Ecology and Management*, 177: 399-407.
- Moullia B., Loup C., Chartier M., Allirand J M., Edelin C., 1999. Dynamics of architectural development of isolated plants of Maize (*Zea mays* L.), in a Non-limiting Environment: The branching potential of modern maize. *Annals of Botany*, 84: 645-656.
- Nadelhoffer K J., Aber J., Melillo J M., 1985. Fine roots, net primary production, and nitrogen availability: a new hypothesis. *Ecology*, 66: 1377-1390.
- Neill C., 1992. Comparison of soil coring and soil ingrowth methods for measuring belowground production. *Ecology*, 73: 1918-1921.
- Noguchi K., Konôpka B., Satumora T., Kaneko S., Takahashi M., 2007. Biomass and production of fine roots in Japanese forests. *Journal of Forest Research*, 12: 83-95.
- Nouvellon Y., Epron D., Kinana A., Hamel O., Mabiála A., d'Annunzio R., Deleporte P., Saint-André L., Marsden C., Roupsard O., Bouillet J P., Laclau J P., 2008. Soil CO₂ effluxes, soil carbon balance, and early tree growth following savannah afforestation in Congo: comparison of two site preparation treatments. *Forest Ecology and Management*, 255: 1926-1936.
- Nzila J D D., Bouillet J P., Laclau J P., Ranger J., 2002. The effects of slash management in nutrient cycling and tree growth in *Eucalyptus* plantations in the Congo. *Forest Ecology and Management*, 171: 209-221.
- O'Grady A P., Worledge D. and Battaglia M., 2006. Above- and below-ground relationships, with particular reference to fine roots, in a young *Eucalyptus globulus* (Labill.) stand in southern Tasmania. *Trees*, 20: 531-538.
- Oldeman R A A., 1974. L'architecture de la forêt guyannaise. Memo N°73, ORSTOM, Paris, 204p.
- Ostertag R., 1998. Belowground effects of canopy gaps in a tropical west forest. *Ecology*, 79: 1294-1304.
- Ostertag R., 2001. Effects of nitrogen and phosphorus availability on fine-root dynamics in Hawaiian montane forests. *Ecology*, 82: 485-499.

- Ostonen I., Löhmus K., Pajuste K., 2005. Fine root biomass and its proportion of NPP in a fertile middle-aged Norway spruce forest: comparison of soil core and ingrowth core methods. *Forest Ecology and Management*, 212: 264-277.
- Pagès L., 1988. Morphogenèse racinaire. Aspects particuliers chez les arbres. Dans 8^e colloque sur les recherches fruitières, INRA-CTIFL, Bordeaux 7-8 décembre 1988 : 415-430.
- Pagès L., Aries F., 1988. SARAH: modèle de simulation de la croissance, du développement et de l'architecture des systèmes racinaires. *Agronomie*, 10: 889-896.
- Pagès L., Kervella J., Chadoeuf., 1993. Development of the root system of young peach trees (*Prunus persica* L. Batsch): a morphometrical analysis. *Annals of Botany*, 71: 369-375.
- Pagès L., 1995. Growth patterns of the lateral roots of young oak (*Quercus robur*) tree seedlings. Relationship with apical diameter. *New Phytologist*, 130: 503-509.
- Pagès L., Vercambre G., Drouet J L., Lecompte F., Collet C., Le Bot J., 2004. Root Typ: a generic model to depict and analyse the root system architecture. *Plant Soil*, 258:103-119.
- Pandey., 1997. Hardwood plantations in the tropics and subtropics. Tropical forest plantations area 1995. Rapport interne FAO, Rome, 76 p.
- Pellerin S., Tabourel F., 1995. Length of the apical unbranched zone of Maize axile roots: its relationship to root elongation rate. *Environmental and Experimental Botany*, 35 (2): 193-200.
- Penning de Vries F W T., Brunsting A H M., Vann Laar H H., 1974. Products, requirements and efficiency of biosynthesis: a quantitative approach. *Journal of Theoretical Biology*, 45: 339-377.
- Penning de Vries F W T., Van Laar H H., Chardon M C M., 1983. Bioenergetics of growth of seeds, fruits, and storage organs. In: Smith WH, Banata SJ, eds. Potential productivity of field crops under different environments. Los Banos, Laguna, Philippines: International Rice Research Institute: 37-59.
- Persson H., 1978. Root dynamics in a young Scots pine stand in central Sweden. *Oikos*, 30: 508-519.
- Persson H A., 1983. The distribution and productivity of fine root in boreal forests. *Plant and Soil* 71: 87-101.
- Picard D., 1981. Le renouvellement des racines. Evaluation et importance agronomique. Compte rendu des séminaires du groupe d'étude des racines, Aix en Provenances, 28-30 janvier 1981.
- Poorter H., Van der Werf A., Atkin O K., Lambers H., 1991. Respiratory energy requirements of roots vary with the potential growth rate of a plants species. *Physiology Plantarum*, 83: 469-475.
- Poorter H., 1994. Construction costs and payback time of biomass: A whole plant perspective. In "A whole plant perspective on carbon_Nitrogen interactions (Roy and Garnier eds): 111-127.
- Poorter H., Villar R., 1997. The fate of acquired carbon in plants: chemical composition and construction costs. In plant resource allocation. Edited by Fakhri A. Bazzaz and John Grace. Academic Press.
- Pregitzer K S., Zak D R., Curtis P S., Kubiske M E., Teeri J A., Vogel C S., 1995. Atmospheric CO₂, soil nitrogen and turnover of fine roots. *New Phytologist*, 129: 579-585.
- Pregitzer K S., Laskowski M J., Burton A J., Lessard V C., Zak D R., 1998. Variation in sugar maple root respiration with root diameter and soil depth. *Tree Physiology*, 18: 665-670.
- Pregitzer K S., DeForest J L., Burton A J., Allen M F., Ruess R W., Hendrick R L., 2002 Fine root architecture of nine north American trees. *Ecol. Mon*, 72: 293-309.

- Publicover D A., Vogt K A 1993. A comparison of methods for estimating forest fine root production with respect to sources of error. *Canadian Journal of Forest Research*, 23: 1179-1186.
- Qi J., Marshall J D., Mattson K G., 1994. High soil carbon dioxide concentrations inhibit root respiration of Douglas-fir. *New Phytologist*, 128:435-442.
- Raich J W., Nadelhoffer K J., 1989. Belowground carbon allocation in forest ecosystems: global trends. *Ecology*, 70: 1346-1354.
- Reubens B., Poesen J., Danjon F., Geudens G., Muys B., 2007. The role of fine and coarse roots in shallow slope stability and soil erosion control with a focus on root system architecture: a review. *Trees*, 21:385–402.
- Roupsard O., Ferhi A., Granier A., Pallo F., Depommier D., Mallet B., Joly H., Dreyer E., 1999. Reverse phenology and dry-season water uptake by *Faidherbia albida* (Del.) A. Chev. in an agroforestry parkland of Sudanese west Africa. *Functional Ecology*, 13 : 460-472.
- Ruess R W., Van Cleve K., Yarie J., Viereck L A., 1996. Contributions of fine root production and turnover to the carbon and nitrogen cycling in taiga forests of the Alaskan interior. *Canadian Journal of Forest Research*, 26: 1326-1336.
- Ryan M G., 1991. The effect of climate change on plant respiration. *Ecol. Appl.* 1:157-167.
- Ryan M G., Linder S., Vose J M., Hubbard R M., 1994. Dark respiration of pines. *Ecol Bull*, 43: 50-63.
- Ryan M G., Hubbard R M., Pongracic S., Raison R J., McMurtrie R E., 1996. Foliage, fine-root, woody tissue and stand respiration in *Pinus radiata* in relation to nutrient stress. *Tree Physiology*, 16: 333-343.
- Rytter R M., 1999. Fine root production and turnover in a willow plantation estimated by different calculations method. *Scandinave Journal of Forest Research*, 14: 526-537.
- Rytter R M., 2001. Root production and allocation, including fine root turnover, and annual N uptake in lysimeter-grown basket willows. *Forest Ecology and Management*, 140: 177-192.
- Sabatier S., 1999. Variabilité morphologique et architecturale de deux espèces de Noyers: *Juglans regia* L., *Juglans nigra* L. et de deux Noyers hybrides interspécifiques. Thèse de doctorat, Université de Montpellier 2.
- Saint-André L., Thongo M'Bou A., Mabiala A., Mouvondy W., Jourdan C., Roupsard O., Deleporte P., Hamel O., Nouvellon Y., 2005. Agerelated equations for above- and below-ground biomass of a *Eucalyptus* hybrid in Congo. *Forest Ecology and Management*, 205: 199-214.
- Santantonio D., Grace J C., 1987. Estimating fine root production and turnover from biomass and decomposition data: a compartment flow model. *Canadian Journal of Forest Research*, 17: 900-908.
- Sattelmacher B., Gerendas J., Thoms K., Brück H., Bagdady N H., 1993. Interaction between root growth and mineral nutrition. *Environ.Exp.Bot*, 33 (1): 63-73.
- Saya A., Mankessi F., Toto M., Marien J N., Monteuis O., 2008. Advances in mass clonal propagation of *Eucalyptus urophylla* X *E. grandis* in Congo. *Bois et Forêt des Tropiques* (sous presse).
- Sayer E J., Tanner E V J., Cheesman AW., 2006. Increased litterfall changes fine root distribution in a moist tropical forest. *Plant and Soil*, 281: 5-13.
- Schuermann J J., Goedewagen M A J., 1971. Methods for the examination of roots systems and roots. Centre of agricultural publishing and documentation, Wageningen, 87p.
- Sinoquet H., Rivet P., Godin C., 1997. Assessment of the threedimensional architecture of walnut trees using digitising. *Silva Fennica*, 31: 265-273.

- Sommer R., Denich M., Vlek P L G., 2000. Carbon storage and root penetration in deep soils under small-farmer land-use systems in the Eastern Amazon region, Brazil. *Plant Soil*, 219: 231–241.
- Stape J L., Binkley D., Ryan M G., 2004. *Eucalyptus* production and the supply, use and efficiency of use of water, light and nitrogen across a geographic gradient in Brazil. *Forest Ecology and Management*, 193: 17-31.
- Stark N M., Jordan C F., 1978. Nutrient retention by the root mat of an amazonian rain forest. *Ecology*, 59 (3): 434-437.
- Stelle S J., Gower S T., Vogel J G., Norman J M., 1997. Root mass, net primary production and turnover in open, jack pine and black spruce forests in Saskatchewan and Manitoba, Canada. *Tree physiology*, 17: 577-587.
- Stokes A., Fitter A H., Coutts M P., 1995. Responses of young trees to wind and shading-effects on root architecture. *Journal of Experimental Botany*, 46: 1139–1146.
- Sword M.A., 1998. Seasonal development of loblolly pine lateral roots in response to stands density and fertilization. *Plant Soil*, 200: 21-25.
- Szaniawski R K., 1981. Growth and maintenance respiration of shoot and roots in Scots Pine seedlings. *Z. Pflanzenphysiol* 101, 391-398.
- Szota C., Veneklaas E J., Koch J M., Lambers H., 2007. Root Architecture of Jarrah (*Eucalyptus marginata*) Trees in Relation to Post-Mining Deep Ripping in Western Australia. *Restoration Ecology*, 15: 65-73.
- Tardieu F., 1987. Etat structural, enracinement et alimentation hydrique du maïs. III. Disponibilité et réserves en eau du sol. *Agronomie*, 7 : 279-288.
- Tardieu F., Bruckler L. and lafolie f., 1992. Root dumping may affect the root water potential and the resistance to soil-root water transport. *Plant Soil*, 140: 291-301.
- Tamasi E., Stokes A., Lasserre B., Danjon F., Berthier S., Fourcaud T., Chiatante D., 2005. Influence of wind loading on root system development and architecture in oak seedlings (*Quercus robur* L.). *Trees*, 19: 374–384.
- Teixeira P C., Novais R F., Barros N F., Neves J C L., Teixeira J L., 2002. *Eucalyptus urophylla* root growth, stem sprouting and nutrient supply from the roots and soil. *Forest Ecology and Management*, 160: 263-271.
- Thaler P., 1996. Relations entre développement racinaire et développement aérien. Modélisation de l'influence de la disponibilité en assimilats carbonés sur l'architecture racinaire d'*Hevea brasiliensis*. Thèse, Université de Montpellier II, 142p.
- Thaler P., Pagès L., 1996. Root apical diameter and root elongation rate of rubber seedlings (*Hevea brasiliensis*) show parallel response to photoassimilate availability. *Physiologia Plantarum*, 97: 365-371.
- Thongo M'Bou A., 2003. Caractérisation de la dynamique de croissance racinaire dans une chronoséquence d'*Eucalyptus* au congo. Rapport DEA, Université Marien Ngouabi, Brazzaville, 54p.
- Thongo M'bou A., Jourdan C., Deleporte P., Nouvellon Y., Saint-Andre L., Bouillet J P., Mialoundama F., Mabilia A., Epron D., 2008. Root elongation in tropical *Eucalyptus* plantations: effect of soil water contents. *Annals of Forest Science*, 65: 609
- Thornley J H M., 1970. Respiration, Growth and maintenance in plants. *Nature*, 227: 304-305.
- Thornley J H M., 1977. Growth, maintenance and respiration: a re-interpretation. *Annals of Botany*: 41: 1191-1203.

- Tierney G L., Fahey T J., 2002. Fine root turnover in a northern hardwood forest: a direct comparison of the radiocarbon and minirhizotron methods. *Canadian Journal of Forest Research*, 32: 1692-1697.
- Tierney G L., Fahey T J., Groffman P M., Hardy J P., Fitzhugh R D., Driscoll C T., Yavitt J.B., 2003. Environmental control of fine root dynamics in a northern hardwood forest. *Global Change Biology*, 9: 670-679.
- Terroine E F., Wurmser R., 1922. Le rendement énergétique dans la Croissance de l'*Aspergillus niger*. C. R. *Acad. Sci. (Paris)* : 174: 1-43.
- Tjoelker M G., Oleksyn J., Reich P B., 1999. Acclimation of respiration to temperature and CO₂ in seedlings of boreal tree species in relation to size and relative growth rate. *Global Change Biology*, 49: 679-691.
- Torrey J G., 1976. Root hormones and plant growth. *Rev. Plant. Physiol*, 7: 435-459.
- Trumbore S., 2006. Carbon respired by terrestrial ecosystems – recent progress and challenges. *Global Change Biology*, 12: 141–153.
- Valverde-Barrantes O J., Raich J W., Russell A E., 2007. Fine-root mass, growth and nitrogen content for six tropical tree species. *Plant Soil*, 290: 357-370.
- Van der Werf A., Kooijman A., Welshen R., Lambers H., 1988. Respiratory energy costs for maintenance of biomass, for growth and for ion uptake in roots of *carex diandra* and *carex acutiformis*. *Physiologia Plantarum*, 72: 483-491.
- Van Praag H J., Sougnez-Remy S., Weissen F., Carletti G., 1988. Root turnover in a beech and a spruce stand of the belgian ardennes. *Plant and Soil*, 105: 87-103.
- Veen B W., 1980. Energy costs of ion transport. In Genetic Engineering of osmoregulation: impact on plant productivity for food. Chemicals and Energy. Eds. D W Rains et al, 187-195.
- Vercambre G., Pagès L., Doussan C., Habib R., 2003. Architectural analysis and synthesis of the plum tree root system in an orchard using a quantitative modelling approach. *Plant Soil*, 251: 1-11.
- Vester H F M., 2001. Tree Temperaments. In: Labrecque M, Director . L'arbre 2000, the Tree. Canada: IQ Collectif, Institut de Recherche en Biologie Végétale, 25–30.
- Vertregt, N., Penning de Vries, F W T., 1987. A rapid method for determining the efficiency of biosynthesis of plant biomass. *J. Theor. Biol*, 128: 109-119.
- Villar R., Ruiz Robledo J., de Jong Y., Poorter H., 2006. Differences in construction costs and chemical composition between deciduous and evergreen woody species are small as compared to differences among families. *Plant Cell and Environment*, 29: 1620-1643.
- Vincent G., Shahriari A R., Lucot E., Badot P M., Epron D., 2006. Spatial and seasonal variations in soil respiration in a temperate deciduous forest with fluctuating water table. *Soil Biology and Biochemistry*, 38: 2527-2535.
- Vogt K A., Grier C C., Vogt D J., 1986. Production, turnover, and nutrient dynamics of above- and belowground detritus of world forest. *Adv. Ecol. Res*, 15: 303-377.
- Vogt K A., 1991. Carbon budgets of temperate forest ecosystems. *Tree physiology*, 9: 69-86.
- Vogt K A., Persson H., 1991. Root methods. In Techniques and Approaches in Forest Tree Ecophysiology. Eds. J P Lassoie and T M Hinckley: 477–502. CRC Press, Boca Raton, Florida.
- Vogt K A., Vogt D J., Palmiotto P A., Boon P., O'Hara J., Asbjornse H., 1996. Review of root dynamics in forest ecosystems grouped by climate, climatic forest type and species. *Plant and Soil*, 187: 159-219.

Vogt K A., Vogt D J., Bloomfield J., 1998. Analysis of some direct and indirect methods for estimating root biomass and production of forests at an ecosystem level. *Plant and Soil*, 200: 71-89.

Wang Z., Burch WH., Mou P., Jones RJ., Mitchell RJ., 1995. Accuracy of visible and ultraviolet light for estimating live root proportions with minirhizotrons. *Ecology*, 76: 2330-2334.

Wang H., Inuka Y., Yamauchi A., 2006. Root Development and Nutrient Uptake. *Critical Reviews in Plant Sciences*, 25:279-301.

Wang C., Yang J., 2007. Rhizospheric and heterotrophic components of soil respiration in six Chinese temperate forests. *Global Change Biology*, 13: 123-131.

Ward K J., Klepper B., Richman R W., Allmaras R R., 1978. Quantitative estimation of living wheat-root lengths in soil cores. Contribution of SEA-FR-USDA.

Wells C E., Glenn D M., Eissenstat D M., 2002. Changes in the risk of fine-root mortality with age: a case study in peach, *Prunus persica* (Rosaceae). *American Journal of Botany*, 89: 79-87.

West J B., Espeleta J F., Donovan L A., 2004. Fine root production and turnover across a complex edaphic gradient of a *pinus palustris*-*astrida* savana ecosystem. *Forest Ecology and Management*, 189: 397-406.

Yoka J., 1997. Description de la savane expérimentale de l'ORSTOM, Pointe-Noire, Congo. Rapport d'étude, Laboratoire d'écologie végétale, 17p.

LISTE DES FIGURES

Figure II-1 Plantations d'Eucalyptus de la région de Pointe-Noire. Les signes + et X représentent les positions de nos sites d'études dans le massif d'Eucalyptus.....	14
Figure II-2 Pluviométrie moyenne mensuelle au cours des neuf dernières années (1998-2006) sur le site de Kondi.....	15
Figure II-3 Variation annuelle de la pluviométrie moyenne au cours des neuf dernières années (1998-2006) sur le site de Kondi.....	15
Figure II-4 Variation mensuelle de l'humidité volumique du sol au cours de la période de janvier 2003 à février 2007. Chaque point correspond à la moyenne de toutes les valeurs hebdomadaires du mois. Aucune donnée n'est disponible pour la période d'août 2004 à mars 2005 à suite à une panne de l'analyseur.....	18
Figure III-1: Formation d'une racine latérale : cloisonnement du péricycle et formation d'un primordium racinaire (d'après Roland et Roland, 1980 cités par le Roux, 1994).....	24
Figure III-2: Exemple d'une réitération sur le système racinaire d'Eucalyptus	26
Figure III-3 : (A) mesure du système racinaire en utilisant trois sections radiales de 30, 60 et 100 cm et de sections verticales de 40, 60 et 90 cm à partir de la surface du sol. (B) représentation schématique du système racinaire mis à l'envers sur une planche et marqué par des lignes de références (d'après Colin <i>et al.</i> 1995).....	30
Figure III-4: Relation entre de la respiration spécifique (R_{rs}) et la vitesse de croissance relative (RGR). Les symboles 'a' et 'c' correspondent respectivement au coût de croissance (incluant le coût d'absorption) et au coût d'entretien.	38
Figure III-5 : Détermination graphique du coût respiratoire nécessaire à la croissance de la biomasse, au prélèvement d'ions et à l'entretien de la biomasse. La respiration racinaire (R_{rs}) a été mise en relation avec la vitesse de croissance relative (RGR) et la vitesse d'absorption des ions (NUR). L'ordonnée à l'origine du plan hachuré avec l'axe des y donne la respiration d'entretien (c). La pente de la projection de ce plan avec le plan y-z donne le coût de croissance (a). En le projetant sur le plan x-y, la pente donne le coût d'absorption d'ions (b). (Source : Lambers <i>et al.</i> , 1988).....	40
Figure IV-1 : Croissance en hauteur des peuplements de la chronoséquence. Cette courbe de croissance a été établie à partir des données du peuplement de 14 ans, grâce aux mensurations effectuées au cours de sa croissance. Les hauteurs des peuplements de 4 mois, 1 an et 4 ans s'intègrent bien dans cette courbe.....	50
Figure IV-2 : Disposition des parcelles de la chronoséquence sur le site de Kondi (Réalisation : S. Dzomambou).....	51
Figure IV-3 : Vue d'ensemble des deux types de rhizotrons (ici dans un jeune peuplement autre que celui utilisé dans cette étude, A), un rhizotron vertical après installation (B) et racines en croissance dans un rhizotron horizontal (C).....	53
Figure IV-4 : Jeunes plants cultivés dans le sacs de 100 litres sous combrière (A) et dans les pots de 10 litres (B) à la pépinière de Kissoko. Système de stérilisation de la terre avec le bois de chauffe à la pépinière de Kissoko (C).	55

Figure IV-5 : Excavation du système racinaire d'un jeune plant au couteau à air comprimé (A), puis à la pelle (B). Un exemple d'un système racinaire excavé par les deux méthodes dans le peuplement de 4 ans (C).	57
Figure IV-6 : Représentation schématique des ordres topologiques de l'Eucalyptus	60
Figure IV-7: Système racinaire d'un jeune plant en pépinière.	62
Figure IV-8: Evolution du nombre moyen des R1-PL-ST émises en pépinière, $10 < n < 15$ (n est le nombre de plants). Les barres représentent les écarts types.	62
Figure IV-9 : Evolution du diamètre basal moyen des R1-PL-ST pendant la phase juvénile en pépinière ($17 < n < 36$ pour tous les âges). L'échantillon à 95 jours est très faible. Les barres représentent les écarts types.	63
Figure IV-10: Longueur totale moyenne des R1-PL-ST à chaque date de mesures en pépinière.	64
Figure IV-11: Diagramme de distribution du nombre de racines fines (R2-FC) dans les classes de diamètre (mm) à 37 (A) et 48 jours (B) après le repiquage.	65
Figure IV-12: Diagramme de distribution en fréquence de diamètre basal des R1-PL-ST à 4 mois (A), 6 mois (B), 1 an (C), 4 ans (D) et 14 ans (E).	67
Figure IV-13: Evolution de la longueur totale moyenne des racines des R1-PL-ST dans les peuplements de la chronoséquence ($10 < n < 52$). Les barres représentent les écarts types.	68
Figure IV-14: Réitération sur un système racinaire d'Eucalyptus à 4 mois au champ.	68
Figure IV-15: Photo d'un système racinaire dans le peuplement de 14 ans. Illustration d'un type primaire tardif (R1-T).	69
Figure IV-16: Variation du diamètre le long de l'axe des racines primaires à 6 mois (des R1-PL-ST, A), 1 an.	70
Figure IV-17 : Longueur moyenne de racines fines R2-FC dans trois peuplements de la chronoséquence (4 mois, 6 mois et 4 ans). $10 < n < 26$ pour les R2-FC pour les trois âges. A 14 ans, le nombre de racines intactes était trop faible. Les barres représentent les écarts types.	71
Figure IV-18: Evolution du diamètre basal des R2-PL-ST dans les peuplements de la chronoséquence ($13 < n < 204$ dans les parcelles de la chronoséquence). L'échantillon de racines à 6 mois est très faible.	72
Figure IV-19: Evolution de la longueur totale des R2-PL-ST dans les peuplements de la chronoséquence ($10 < n < 22$ dans les parcelles étudiées). Les barres représentent les écarts types.	72
Figure IV-20: Emission des R1-Pi-ST dans le peuplement de 1 an.	74
Figure IV-21: Photo d'un système racinaire à 4 ans. Illustration de certains types primaires et secondaires	74
Figure IV-22: Photo montrant le système pivotant d'un Eucalyptus de 14 ans.	75
Figure IV-23: Nombre moyen de pivots secondaires à différentes distances de la racines porteuses dans les peuplements de 1 an (A), 4 ans (B) et 14 ans (C). $n=10$ pour les trois peuplements.	76
Figure IV-24: Représentation schématique des systèmes racinaires de l'Eucalyptus en pépinière à 2 mois (A), et au champ à 4 mois (B), 6 mois (C), 1 an (D), 4 ans.	79
Figure IV-25: Chronologie de la mise en place de l'architecture racinaire de l'Eucalyptus. Seules les racines d'ordre 5 ne sont pas présentés dans ce schéma. En encadré, les séquences qui apparaissent de 4 à 14 ans.	81
Figure IV-26: Relation entre le diamètre basal et la longueur totale des types racinaires secondaires et tertiaires observés à 4 mois (A), 6 mois (B), 1 an (C), 4 ans (D) et 14 ans (E).	82

Figure IV-27: Distribution du nombre de racines fines dans les classes de longueur totale de toutes les racines fines secondaires et tertiaires (R2-FC, R2-FL, R2-FC et R3-FL) à 4 mois (A), 6 mois (B), 1 an (C), 4 ans (D).....	83
Figure IV-28: Evolution de la vitesse de croissance des R1-PL-ST en pépinière entre 47 et 95 jours après le repiquage des boutures (11<n<32 pour tous les âges). Ces vitesses d'élongation ne sont pas estimées entre les dates de mesure successives, mais à partir du 33 ^e jour considéré comme date du début de la croissance.	85
Figure IV-29: Variation de la vitesse de croissance de racines fines au cours de la période d'étude dans la parcelle âgée de 14 ans. Les barres représentent les écarts types.....	86
Figure IV-30: Variation de la densité de ramification des R1-PL-ST en pépinière (12<n<15 à tous les âges). Les barres représentent les écarts types. L'échantillon est faible pour les âges supérieurs à 60 jours.	87
Figure IV-31: Evolution du nombre total de ramifications portées par les R1-PL-ST de la base vers l'apex dans les peuplements de 6 mois (A) et 14 ans (B). Chaque courbe représente une R1-PL-ST. La densité de ramification n'est donnée que sur des portions sur certaines racines.	88
Figure IV-32: Photo montrant une intercalation du système racinaire de l'Eucalyptus à partir d'un pivot secondaire (R2-Pi-ST) qui porte une racine plagiotrope (R3-PL-ST) qui a émis à son tour un pivot (R4-Pi-ST).	90
Figure IV-33: Variation de la LZANR au cours temps en pépinière (10<n<12 pour tous les âges). Les barres représentent les écarts types.	91
Figure IV-34: Distribution des effectifs de racines R1-PL-ST dans les classes de LZANR à 33j (A), 38j (B), 47j (C), 54 (D), 60j (E) et 68j (F) après le repiquage des boutures.	92
Figure IV-35: Evolution de la LZANR des R1-PL-ST et R2-PL-ST en fonction de l'âge des peuplements (19<n<34 pour les R1-PL-ST aux trois âges et n=18 pour R2-PL-ST à 1 an). Les barres représentent les écarts types.	94
Figure IV-36: Relation entre la LZANR et la longueur totale des racines des racines primaires et secondaires à 6 mois (A) an 1 an (B).	94
Figure IV-37: Représentation schématique du mode de mesure de l'angle racinaire des différents types racinaire.....	95
Figure IV-38: Variation de l'angle d'insertion moyen des R1-PL-ST au cours du temps en pépinière. Les barres représentent les écarts types.	96
Figure IV-39: Variation de la distance de réorientation des R1-PL-ST à différents âges de mesure en pépinière.....	97
Figure IV-40: Variation de l'angle d'insertion moyen des R2-PL-ST et R3-PL-ST dans les peuplements de la chronoséquence.	99
Figure IV-41: Variation du nombre moyen de racines fines en fonction de la direction générale de croissance dans le peuplement de 6 mois. Le comptage a été réalisé tous les 50 cm depuis la base de la racine porteuse (R1-PL-ST). Légende : OH (racines de direction de croissance ascendante), OC (plagiotrope) et OB (orthotrope). n=15 R1-PL-ST. Les barres représentent les écarts types.....	99

Figure IV-42: Angle d'insertion moyen des types pivotants dans deux peuplements de la chronoséquence (n= 44 et 24 pour les R2-Pi-ST à 4 et 14 ans respectivement, n=30 et 25 pour R3-Pi-ST et R3-Pi à 14 ans respectivement. Les barres représentent les écarts types.....	100
Figure IV-43 : Représentation schématique de l'intercalation sur le système racinaire d'Eucalyptus.....	103
Figure V-1: Caissette 'Sappi' remplie de vermiculite et contenant des boutures d'Eucalyptus à Pointe-Noire. Cette caissette est composée de 49 alvéoles de 50 ml chacun.....	110
Figure V-2: Plants d'Eucalyptus en croissance dans des pots sous serre à Champenoux.	110
Figure V-3: Schéma de principe du montage de mesure de dégagement de CO ₂ dans une enceinte de mesure de respiration (d'après Huc, 2000).....	113
Figure V-4: Pot contenant un plant dans une chambre de mesure de respiration. Illustration des composants du système de mesure (d'après Delagrangé <i>et al.</i> , 2006).....	113
Figure V-5: Représentation graphique de la détermination de RGR.....	116
Figure V-6: Concentration d'azote () et de carbone (----) dans les racines des trois traitements aux trois dates de mesure. Les barres représentent les écarts types. Les étoiles renvoient aux résultats de l'ANOVA. 3 étoiles indiquent un effet très significatif des facteurs étudiés (p<0,0001), 1 étoile indique un faible effet et NS un effet non significatif au seuil de 5%.....	120
Figure V-7: Hauteur moyenne des arbres des différents traitements azotés en fonction du temps. Les étoiles renvoient aux résultats de l'ANOVA. 3 étoiles indiquent un effet très significatif des facteurs étudiés (p<0,0001), 1 étoile indique un faible effet et NS un effet non significatif au seuil de 5%.	121
Figure V-8: Surface foliaire moyennes des plants des trois traitements aux trois dates de mesures. Les barres représentent les écarts types. Les étoiles renvoient aux résultats de l'ANOVA. 3 étoiles indiquent un effet très significatif des facteurs étudiés (p<0,0001), 1 étoile indique un faible effet et NS un effet non significatif au seuil de 5%.....	122
Figure V-9: Biomasse foliaire des trois traitements aux trois date de mesure. Les barres représentent les écarts types. Les étoiles renvoient aux résultats de l'ANOVA. 3 étoiles indiquent un effet très significatif des facteurs étudiés (p<0,0001), 1 étoile indique un faible effet et NS un effet non significatif au seuil de 5%.	123
Figure V-10: Biomasse des tiges et branches des trois traitements aux trois dates de mesure. Les barres représentent les écarts types. Les étoiles renvoient aux résultats de l'ANOVA. 3 étoiles indiquent un effet très significatif des facteurs étudiés (p<0,0001), 1 étoile indique un faible effet et NS un effet non significatif au seuil de 5%.....	123
Figure V-11: Biomasse racinaire moyenne des trois traitements aux trois dates de mesure. Les barres représentent les écarts types. Les étoiles renvoient aux résultats de l'ANOVA. 3 étoiles indiquent un effet très significatif des facteurs étudiés (p<0,0001), 1 étoile indique un faible effet et NS un effet non significatif au seuil de 5%.....	124
Figure V-12: Exemple d'une relation entre la respiration racinaire totale et la température du substrat (N8 à 14 JAF).....	125
Figure V-13: Exemple de l'évolution de la respiration racinaire spécifique en relation avec la température du substrat (N24 à 14 JAF). Légende : ◇ respiration spécifique, □ respiration spécifique normalisée, la température substrat au cours de la période de mesure.....	126

Figure V-14: Respiration racinaire spécifique des trois traitements aux trois dates de mesure. La valeur moyenne de R_{rs} du traitement N48 à 28 JAF n'est pas ici présentée car la mesure a été perturbée par une forte chaleur, ayant provoquée un flétrissement des feuilles à la fin de l'expérimentation. Les barres représentent les écarts types. Les étoiles renvoient aux résultats de l'ANOVA. 3 étoiles indiquent un effet très significatif des facteurs étudiés ($p < 0,001$), 1 étoile indique un faible effet en NS un effet non significatif au seuil de 5%.	127
Figure V-15: Relation entre la respiration totale et la biomasse racinaire (A), la vitesse de croissance racinaire (B) et la vitesse d'absorption de l'azote (C) et la quantité d'azote dans les racines (D). Chaque point représente une mesure. Ces relations sont établies avec deux dates de mesures (14 et 28 JAF) pour le traitement N48, les mesures de respiration à 35 JAF étant aberrantes.	128
Figure V-16: Relation entre la respiration racinaire totale estimée et mesurée de tous les traitements. Chaque point représente une mesure. Cette relation est établie avec deux dates de mesures (14 et 28 JAF, $n=16$) pour le traitement N48, les estimations de respiration à 35 JAF étant aberrantes.	129
Figure V-17: Part des trois composants de la respiration (croissance, entretien, et prélèvement) dans la respiration racinaire totale pour les traitements N8 (A), N24 (B) et N48 (C).	132
Figure V-18: Quantité d'azote dans les plants dans les peuplements étudiés. Les barres représentent les écarts types.	133
Figure V-19: Proportion de chaque composante dans la respiration totale de racines fines des plants au champ.	134
Figure VI-1: Représentation schématique d'un plateau de mesure de la production racinaire.	141
Figure VI-2: Tarière hollandaise utilisée au cours de l'étude	141
Figure VI-3: Biomasse (A) et nécromasse (B) de racines fines dans les différents horizons du sol au cours de la période d'étude. Les barres représentent l'écart type. Les lettres identiques montrent l'absence d'une différence significative de biomasses et de nécromasse pour les différentes dates de mesure de l'horizon 0-10 cm, alors que les lettres différentes indiquent une différence significative au seuil de 5%.	145
Figure VI-4: Evolution de la production moyenne annuelle des racines fines pour les deux horizons du sol entre 1 et 3 mois de recolonisation.	147
Figure VII-1: Maquette numérique présentant les systèmes racinaire et aérien de l'Eucalyptus dans un peuplement de 2 ans. Le tronc de l'arbre n'est pas ici représenté.	161

LISTE DES TABLEAUX

Tableau II-1 Principales caractéristiques des sols sous plantations d'Eucalyptus à 6 ans (source : Laclau <i>et al.</i> , 2004)	16
Tableau III-1: Matrice de décision illustrant les différentes équations utilisées pour estimer la production (P), la mortalité (M) et la décomposition (D) racinaire (d'après Fairley et Alexander, 1985).	45
Tableau IV-1: Principales caractéristiques des peuplements de la chronoséquence et les différentes mesures effectuées.	51
Tableau IV-2: Paramètres racinaires mesurés lors de l'analyse architecturale	59
Tableau IV-3: Terminologie utilisée pour caractériser les différents types racinaires chez l'Eucalyptus.	61
Tableau IV-4: Différents types racinaires observés et leur âge d'apparition en pépinière et au champ.	80
Tableau IV-5 : Unité architecturale de l'Eucalyptus. LT= longueur totale moyenne à 14 ans et Ø = diamètre basal moyen à 14 ans. Le pivot présenté dans ce tableau n'a pas été observé, car les mesures ont été réalisées sur des boutures.	83
Tableau IV-6: Moyennes de la densité de ramification (\pm écart type) et de la distance inter-ramification (\pm écart type) des R1-PL-ST observées dans deux parcelles de la chronoséquence de la base (0-50 cm) vers l'apex. Les résultats du peuplement. N=17 à 6 mois et n=7 à 14 ans.....	89
Tableau V-1: Valeurs moyenne de la température et du Q ₁₀ des trois traitements aux trois dates de mesure.	125
Tableau V-2: Coefficient de détermination (R ²) entre les différentes variables racinaires	129
Tableau V-3: Vitesse de croissance de racines fines (incluant le turnover), vitesse d'absorption de l'azote dans les plants et la respiration racinaire dans les peuplements étudiés.....	133
Tableau VI-1: Biomasse et nécromasse moyenne de racines fines à différents horizons du sol (le nombre total de carottes analysées est de 192).....	144
Tableau VI-2: Synthèse des différentes variables estimées sur les racines fines d'Eucalyptus en fonction des méthodes de prélèvement et des méthodes d'estimation utilisées.....	148
Tableau VI-3: Variables racinaires estimés avec le modèle des flux compartimentés.....	149