UNIVERSITÉ DE LORRAINE

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

FACULTE DES SCIENCES

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

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

Thèse

présentée à

l'Université Henri Poincaré, Nancy-I

pour l'obtention du grade de

Docteur en Sciences de la Terre

UNIVERSITÉ NANCY 1 BIBLIOTHÈQUE SCIENCES

par
Mark Bakker

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

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

Membres du jury :

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

mooie vrouwen lopen meer,

.....

mooie wortels groeien meer

des jolies femmes marchent plus

.....

et des jolies racines poussent plus que les autres

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

Avant-propos

ou la boîte noire de la thèse

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

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

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

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

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

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

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

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

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

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

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

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

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

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

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

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

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

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

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

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

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

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

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

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

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

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

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

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

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

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

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

Merci à tous,

Mark Bakker, le 25 Novembre 1998

UNIVERSITÉ NANCY 1 BIBLIOTHÈQUE SCIENCES

Resumé

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

Pour atteindre l'objectif 1, des études intensives sont menées *in situ* sur deux sites principaux avec plusieurs traitements calciques ($CaCO_3$, $CaSO_4$, un Mélange $CaCO_3$ et $CaSO_4$, et témoin) pour une période de deux ans. Huit autres sites sont échantillonnés une fois (traitement calcique Ca et témoin) pour pouvoir généraliser les résultats. Pour l'objectif 2, le sol du site principal est prélevé et utilisé en laboratoire dans des expériences en minirhizotron (traitements $CaCO_3$, $CaSO_4$ et témoin) afin de décomposer le fonctionnement de l'interface rhizosphérique. Pour l'objectif 3, les relations entre la croissance des arbres et tous les paramètres étudiés ont été analysés et interprétés.

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

L'amendement $CaCO_3$ a amélioré le contexte chimique du sol et de la solution du sol en augmentant le pH et la disponibilité d'ions basiques. La biomasse et la longueur des racines fines ont augmenté avec une distribution renforcée aussi en profondeur. La longueur spécifique a tendance à diminuer. Le turnover des racines fines est diminué et le rapport vivant/mort des racines a augmenté. La présence des morphotypes ectomycorhiziens poilus est augmentée et celle des types lisses est diminuée. Ces effets persistent environ 20 à 25 ans après l'amendement. Il en résulte que la croissance aérienne des arbres a augmenté d'environ 10 à 20 %. La nutrition foliaire est stimulée significativement pour Ca, parfois aussi pour Mg. En tout, le taux de prélèvement et l'allocation vers la tige sont plus importants pour la biomasse totale, et les éléments Ca, Mg, P, K et N. Cette stimulation physiologique correspond à des concentrations de nutriments plus élevées dans la solution du sol dans la rhizosphère, probablement un rapport de prélèvement de NO_3^-/NH_4^+ plus élevé (plus favorable), un pH dans la rhizosphère plus élevé et un chargement moindre d'Al sur la surface d'adsorption des racines, indiquant de meilleures conditions de prélèvement comparées au témoin et un vieillissement physiologique moins rapide des racines.

Le sulfate a un effet plus prononcé sur la solution du sol (à l'exception de NO_3^-). La réponse des racines, et aussi la croissance de la tige, est pourtant plus ambiguë. *In situ*, il y a une stimulation (entre 1 à 5 ans après le traitement) semblable à celle du carbonate, mais point en laboratoire (3 à 13 mois après le traitement). L'effet sur les morphotypes ectomycorhiziens (*in situ*) est semblable à celui du carbonate. La nutrition foliaire est augmentée significativement seulement pour le S. Les effets du traitement Mélange sont, compris entre ceux du carbonate et du sulfate.

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

mots-clés : amendement, $CaCO_3$, $CaSO_4$, ectomycorhizes, longueur spécifique, *Quercus petraea*, *Quercus robur*, racines fines, rhizosphère

Summary

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

To achieve the first objective, an intensive study was carried out *in situ* on two main adjacent sites for two years with several Ca treatments ($CaCO_3$, $CaSO_4$, a mixture of $CaCO_3$ and $CaSO_4$, control). Eight other sites were sampled only once (Ca treatment and control) in order to generalize the results. For objective 2, unlimed soil of the main experimental site was collected and used in greenhouse experiments with root boxes (treatments $CaCO_3$, $CaSO_4$ and control) to reveal the processes occurring in the rhizosphere, the interface between roots and the solid and liquid phases of the soil. For the third objective, the relationships between tree growth and all the parameters studied were analyzed and interpreted.

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

Liming ($CaCO_3$) improved the pH and the concentrations of base cations in the soil and soil solution. The fine root biomass and fine root length increased with a distribution that was also reinforced in the deeper layers. The specific root length tended to decrease. The turnover rate of fine roots decreased and the live/dead ratio of the fine roots increased. The presence of the hairy ectomycorrhizal morphotypes increased while smooth types decreased. These effects persist until about 20 to 25 years after the treatment. As a result, tree growth increased by about 10 to 20 %. Foliar nutrition levels increased for Ca, and sometimes for Mg as well. Overall, uptake rate and allocation to the shoot of total biomass and of the elements Ca, Mg, P, K and N, increased. This stimulation of growth and foliar nutrition is due to higher concentrations of these elements in the soil solution in the rhizosphere, probably a higher NO_3^- /NH_4^+ uptake rate, a higher pH value in the rhizosphere and a lower charge of Al on the adsorption surface of the roots, indicating better uptake conditions compared to the control and a physiological senescence that is slower.

Gypsum ($CaSO_4$) had more impact on the soil solution (except for NO_3^-). The response of the roots and also the shoot growth to this was, however, more ambiguous. *In situ* there was a stimulation (between 1 and 5 years after the treatment) of root and shoot growth similar to that brought about by liming. This was not the case in the greenhouse (3 to 13 months since the treatment). The effect on the ectomycorrhizal morpohotypes (*in situ*) was comparable to the effect of liming. Foliar nutrition was stimulated significantly only for S. The effects of the mixed treatments were, as expected, in between the effects of liming and gypsum.

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

key-words : $CaCO_3$, $CaSO_4$, ectomycorrhizas, fine roots, liming, *Quercus petraea*, *Quercus robur*, rhizosphere, specific root length

Samenvatting

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

Om doelstelling 1 te bereiken zijn is er gedurende twee jaar een intensief bemonsteringsprogramma uitgevoerd in de twee belangrijkste *in situ* proefvelden met verschillende kalkbehandelingen ($CaCO_3$, $CaSO_4$, een Mengsel van $CaCO_3$ en $CaSO_4$ en de controle behandeling). Acht andere proefvelden zijn elk één maal bemonsterd (telkens een kalkbehandeling en een controle) om deze gegevens te kunnen generaliseren. Voor de tweede doelstelling is er grond uit het belangrijkste proefveld gehaald en in kasproeven met worteldozen gebruikt ($CaCO_3$, $CaSO_4$ en controle) om de processen in de rhizosfeer te bestuderen. Voor de derde doelstelling zijn de relaties tussen boomgroei en alle bodem- en wortelparameters geanalyseerd en geïnterpreteerd.

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

De kalkgift $CaCO_3$ heeft de chemische context van de bodem en de bodemoplossing verbeterd door de pH en de concentraties van basische cationen te verhogen. De wortelmassa en lengte van de fijne wortels is toegenomen en ook in de diepte is dit het geval. De specifieke wortellengte neigt naar afname. De turnover van de fijne wortels is afgenomen en de ratio levend/dood van de wortels is toegenomen. Het aandeel van de harige morfotypes ectomycorrhizen is toegenomen en van de gladde types afgenomen. Deze effecten zijn waar te nemen tot ongeveer 20 à 25 jaar na de kalkgift. De boomgroei is met gemiddeld 10 à 20 % toegenomen. Het bladgehalte aan Ca is significant toegenomen, soms ook dat van Mg. In z'n totaliteit is het niveau van opname door de wortels en de allocatie naar de spruit toegenomen voor de totale biomassa en de elementen Ca, Mg, P, K en N. Deze toename gaat samen met hogere concentraties van deze nutrienten in de bodemoplossing in de rhizosfeer, waarschijnlijk een hogere NO_3^-/NH_4^+ opname ratio, een hogere pH in de rhizosfeer en een lager aandeel van Al aan het adsorptiecomplex van de wortels. Dit geeft een beter opname milieu aan in verhouding tot de controle en ook dat deze wortels fysiologisch minder snel verouderen.

De $CaSO_4$ behandeling had meer effect op de bodemoplossing (behalve op NO_3^-). De reacties van de wortels en de groei van de spruit hierop, waren echter niet eenduidig. *In situ* was er een toename (1 à 5 jaar sinds de behandeling) van de groei vergelijkbaar met de reactie van de $CaCO_3$, maar niet dat was niet het geval in de kasproeven (3 à 13 maanden na de behandeling). Het effect op de morfologische types ectomycorrhizen was vergelijkbaar met dat van de $CaCO_3$ behandeling. In de bladeren nam alleen S significant toe. De effecten van de Mengsel behandeling hielden, zoals verwacht, het midden tussen die van $CaCO_3$ en $CaSO_4$.

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

sleutelwoorden: bekalking, $CaCO_3$, $CaSO_4$, ectomycorrhizen, fijne wortels, *Quercus petraea*, *Quercus robur*, rhizosfeer, specifieke wortellengte

English Conclusion

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

General aspects

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

1) This work enables us to affirm that: liming increases soil pH and the availability of exchangeable Ca, reduces exchangeable Al, and stimulates mineralisation. This is true for all of the *in situ* and greenhouse experiments.

2) Our results confirm that: liming stimulates fine roots in the surface horizons and also in the deeper subsoil horizons. This increase in the subsoil horizons is interpreted as a secondary (feed-back) stimulus and could be due to an increased water and nutrient uptake related to increased tree growth and photosynthesis, after the chemical and physical changes had created a more favourable environment for the activity of fauna, microflora and the roots.

3) The interpretation of the third hypothesis is more complex: the storage effect of the lime product and the rapid effect of the gypsum on soil chemical properties are confirmed. However, gypsum does not lead to an increase in the amount of fine roots to a greater depth than liming. This may be explained by the fact that one should take into account both primary and secondary effects. The primary effects of gypsum are diffused over a depth of 0 to 30 cm, with few secondary effects. Liming has primary effects at the surface and secondary effects at a greater depth (30-45 cm). This seems different from research work in Germany or Scandinvia (decrease of fine root biomass after a Ca treatment), but the variety of products, doses and soil types makes it impossible to draw any general conclusions.

4). That there is a stimulation of the biological acitivity by liming, especially of decomposition is likely, but the study does not give a clear answer to this hypothesis. The indirect indicators suggesting this, are the increase in the live/dead ratio of fine roots, the decrease of fine root mortality and the stimulation of nitrate concentrations at least at the surface, related to a stimulation of mineralisation. These indicators are consistent throughout the *in situ* and greenhouse experiments.

5) It has been verified that over time, after the lime applications, the positive effect on fine root biomass and length disappears and the fine root biomass may even become lower than in the control. The positive effect lasts for about 20 to 25 years, depending on the site. However, this work does not allow us to conclude whether there is a change in root (uptake) function. A dendrochronological study at the oldest sites should be carried out to verify whether the

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

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

The first objective has, therefore, been achieved.

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

Gypsum has less effect on the soil. However, the concentrations of most ions in the soil solution are higher for the gypsum treatment than for liming or the control (except for NO_3^-). The roots are stimulated 1 to 5 years after the gypsum treatment *in situ*, but not in the greenhouse, 4 to 13 months after the treatment. The stimulation of roots *in situ* is limited to a shallower depth than with liming, but the effect on the ectomycorrhizal morphotypes is similar: a stimulation of hairy morphotypes relative to a decrease of smooth types. Tree growth is only stimulated significantly *in situ*. Foliar nutrition is only improved significantly for sulphur. The Mixed treatment shows a response between those of its two components: lime and gypsum.

The mechanisms

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

1) The fact that liming provokes increased mineralisation, resulting in an enrichment of the soil solution mainly by NO_3^- has been demonstrated. The nitrogen uptake by the roots is principally in the form of NO_3^- and, thus, generally, causes a more pronounced alkalinisation in the rhizosphere compared to the control. Ammonium is the dominant form of nitrogen after the $CaSO_4$ application and the zone of alkalinisation is limited to the root tip.

2) The second hypothesis that the root uptake zone (NO_3^- regime) is longer after liming (as indicated by the increase of pH in the rhizosphere), and the occupation of exchange sites on the

BIBLIOTHÈQUE SCIENCES NANCY 1

root CEC by Ca is higher, reducing the part taken by Al and thus neutralizing the toxicity related to Al, has been almost entirely verified. As this difference between treatments appears only for the brownish (older) roots (significantly more Ca and less Al after $CaCO_3$ or $CaSO_4$), this suggests that the increase of Al on the root adsorption sites does not occur at the same speed for all treatments. This means that the roots can be considered to be physiologically younger in the calcium treatments as compared to the control. This has been verified for roots collected *in situ* and also for those collected in the greenhouse; and is more significant for the $CaCO_3$ than for the $CaSO_4$ treatment.

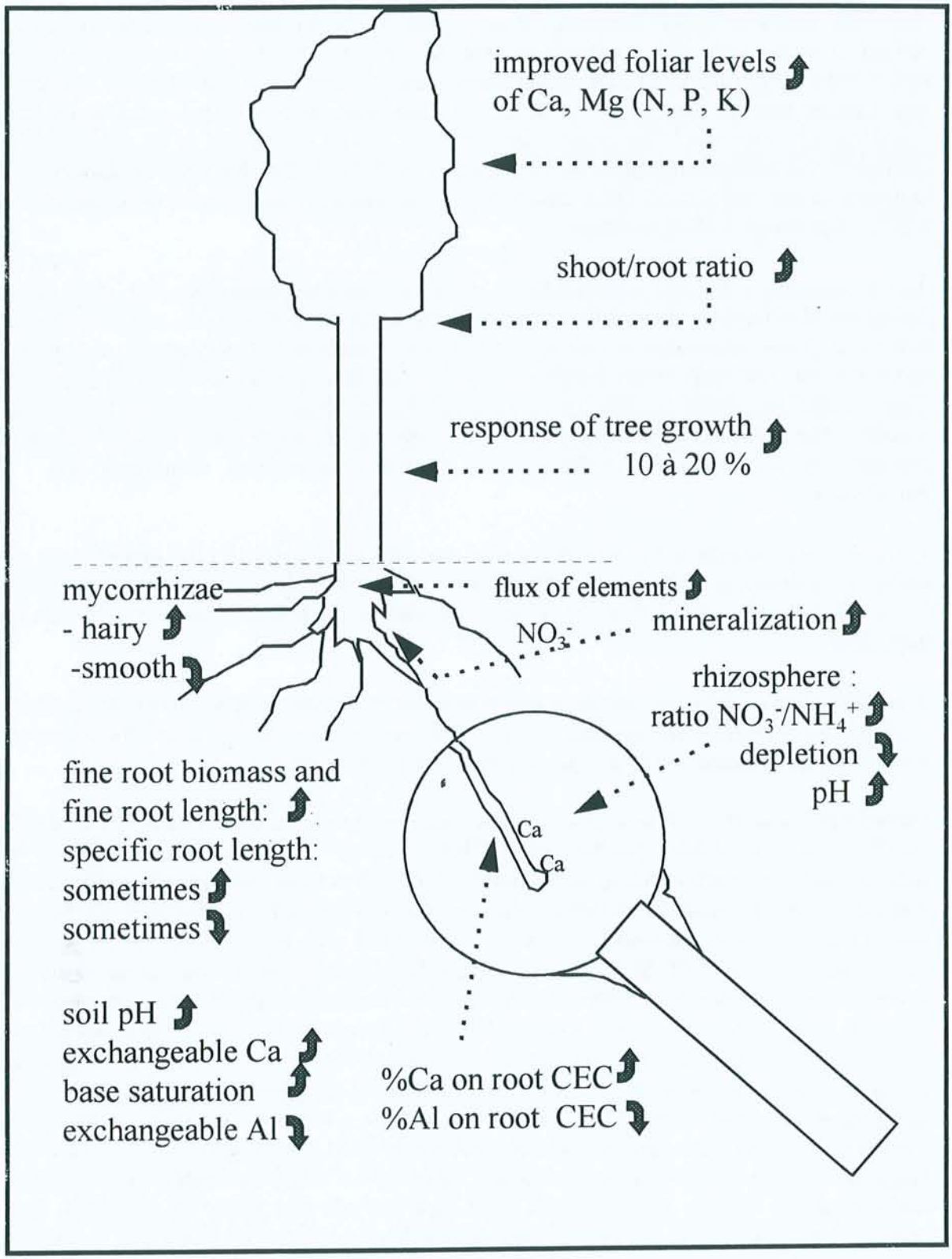
3) The increase in nutrient concentrations in the soil solution (especially NO_3^- and Ca) by liming and the improved competition between base cations and aluminium, results in the fact that the depletion zones due to root uptake, are less pronounced or even absent as compared to the control. The uptake level increased, but the availability of nutrients increased even more. Thus the third hypothesis has been proven to be completely false. For gypsum this has not been verified. The increase in concentration in the rhizosphere could come from an increased transport to the roots, but might also be related to stimulated weathering and / or mineralisation.

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

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

Liming increases the absolute availability (concentrations) of basic cations like Ca and Mg, but also the relative availability (higher ratios of basic cations : aluminium). The increase in fine root biomass and length by liming can certainly be a reaction to an enrichment of nutrients, but, it appears that it is especially the uptake function that is improved. The mortality, the turnover and the physiological senescence of the fine roots are reduced (as indicated by a slower saturation of the root CEC by Al), the pH of the rhizosphere is higher and uptake of nitrogen in form of nitrate is relatively higher. The increase in tree growth and the improvement of foliar nutrition, are thus not only due to a higher fine root biomass, but also to a higher uptake rate. The higher concentrations of nutrients in the soil solution result in weaker rhizospheric gradients, favouring uptake at less cost. The Ca/Al ratio, an indicator of potential toxicity, is generally lower close to the root, but this decrease in Ca/Al ratio is lower in the $CaCO_3$ treatment as compared to the control. The tendency towards a lower specific root length and a higher percentage of fine roots in the diameter class 0.5-2.0 mm (as compared to the <0.5 mm diameter class), suggest that the roots fulfil their storage role better as compared to the control. This corroborates the conclusion that they have a greater lifespan which is related to the optimisation of the investments, either production and maintenance of low cost roots but with a short lifespan, or of slightly thicker roots that live longer.

The figure on the next page shows in a synoptic and simplified way, the effects of the $CaCO_3$ treatments on the functioning of the oak ecosystem.



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

The gypsum treatment has less effect on the soil, but much more on the soil solution concentrations. The growth of roots and the trees increased *in situ*, but not the seedlings in the greenhouse. Consequently, the higher absolute availability (higher level of solution concentrations) does not seem to be a guarantee for a better growth. The reason may be either that the relative availability is lower (competition with Al also present in high concentrations in the solutions), or that the nitrogen nutrition takes place in form of NH_4^+, which is not favourable for uptake and, consequently, affects the growth of the oaks. *In situ*, growth is stimulated in the short term (1 to 5 years), but not in the greenhouse (4 to 13 months after the treatment). Another explication might be that *in situ* the products were broadcast on top of the litter layer, while in the greenhouse half of the dose was incorporated into the A horizon. The difference in response between the *in situ* and greenhouse experiments, would then be related to the effect of humus and litter layers (lowering the mobility of the $CaSO_4$ and thus the leaching losses).

The indicators

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

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

Perspectives and suggestions for future work

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

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

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

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

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

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

6) Moderate doses of calcium (1 to 2 t CaO equivalent ha^{-1}) stimulated fine root development and nutrient uptake without adverse effects on vertical root distribution. This has resulted in an increase in stem diameter growth in the order of 10 to 20%. Therefore, the results of this work can have practical implications for forest managers. Once the diagnosis is established (on the basis of foliar and soil analyses), treatments of $CaCO_3$ (and probably of $CaSO_4$ as well) may be considered, possibly in combination with other elements (N, P, K, Mg) if these are deficient, to stimulate tree growth and to re-establish the nutritional balance. As a function of the urgency (stand health) when a result has to be obtained quickly, a more reactive form ($CaSO_4$ or a mix of $CaCO_3$ and $CaSO_4$) could be an alternative.

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

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

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

Table des matières

Avant-propos
Résumé
Summary
Samenvatting
English Conclusion
Table des matières

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

3.3.3.2 Traitement et mesures des échantillons 27
3.3.3.3 Facteurs de corrections 28
3.3.3.4 Calcul du turnover 29
3.3.4 Les mycorhizes 30
3.3.5 Le pH de la rhizosphère 33
3.3.6 Le sol de la rhizosphère 34
3.3.7 La solution de la rhizosphère 35
3.3.8 La capacité d'échange cationique des racines 38
3.3.9 La composition du tissu végétal 38
3.3.10 La croissance des arbres 39
3.3.11 Les statistiques 39

4 Résultats des expérimentations *in situ* 41
4.1 Les expériences de la Croix-Scaille: des observations séquentielles 41
4.1.1 Le sol 41
4.1.2 La solution du sol 43
4.1.3 Les racines fines (< 2 mm en diamètre) 45
4.1.3.1 La biomasse et la longueur des racines fines 45
4.1.3.2 La fraction des racines très fines 48
4.1.3.3 Les racines mortes 50
4.1.3.4 La capacité d'échange cationique des racines 52
4.1.3.5 Le turnover des racines fines 54
4.1.3.6 Le composition minérale des racines fines 56
4.1.4 Les grosses racines 58
4.1.5 Les mycorhizes 60
4.1.6 La croissance et la nutrition des arbres 62
4.2 Généralisations sur les dix sites 65
4.2.1 Le sol 65
4.2.2 Les racines fines 69
4.2.2.1 La biomasse et la longueur des racines fines 69
4.2.2.2 La fraction des racines très fines 74
4.2.2.3 Les racines mortes 75
4.2.2.4 La teneur en éléments minéraux dans les racines fines 76
4.2.3 Les grosses racines 79
4.2.4 Les mycorhizes 80
4.2.5 La croissance et la nutrition des arbres 83

5 Résultats des expériences en laboratoire : étude des mécanismes 85
5.1 Le sol brut 85
5.2 La solution du sol brut 86
5.3 Les racines fines 87
5.4 La capacité d'échange cationique des racines 89
5.5 La teneur en éléments minéraux dans les racines fines 91
5.6 Le sol dans la rhizosphère 92
5.7 La solution du sol dans la rhizosphère 93
5.8 Le pH dans la rhizosphère 96
5.9 La croissance et la nutrition des plants 98

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

Liste des annexes A : les papiers

Sites (1) et (2) de la Croix-Scaille Page

I. Bakker M R, Nys C & J-F Picard The effects of liming and gypsum applications on a sessile oak (*Quercus petraea* (M.) Liebl.) stand at La Croix-Scaille (French Ardennes) I. Site characteristics, soil chemistry and aerial biomass. *Plant and Soil* **00**: 1-10, 1998 145
repris dans cet œuvre avec la permission de Kluwer Academic Publishers

II. Bakker M R The effect of lime and gypsum applications on a sessile oak (*Quercus petraea* (M.) Liebl.) stand at La Croix-Scaille (French Ardennes) 157
II. Fine root dynamics. Plant and Soil **00**: 1-13, 1998.
repris dans cet œuvre avec la permission de Kluwer Academic Publishers

Généralisations par les expériences in-situ

III. Bakker M R Fine-root parameters as indicators of sustainability of forest ecosystems. Présentation de poster au Conférence Bioénergie, Edinburgh, Ecosse, septembre 1997. A apparaître dans *For. Ecol. and Manage*. 173
repris dans cet oeuvre avec la permission d'Elsevier Science

IV. Bakker M R & C Nys Fine roots and mineral nutrition of Oak in response to lime-induced differences in site fertility. Présentation de poster au 16ième Congrès Mondial du Science de Sol, Montpellier, août 1998. Première version du papier apparue sur Cédé-rom. Version finale à soumettre aux *Annales des Sciences Forestières*. 185

V. Bakker M R Fine roots of pedunculate oak (*Quercus robur* L.) in the Netherlands seven years after liming. *Netherlands Journal of Agricultural Science* **46**: 213-226, 1998. 193
Repris dans cet œuvre avec la permission de l'éditeur en chèf de *Neth. J. Agr. Sci.*

VI. Bakker M R, Garbaye J & C Nys Effect of liming on the ectomycorrhizal status of oak. soumis à *For. Ecol. and Manage.* 205

Explications par des expériences de laboratoire

VII. Bakker M R, Kerisit R, Verbist K & C Nys Effects of liming on rhizosphere chemistry and growth of fine roots and of shoots of sessile oak (*Quercus petraea*). Présentation orale au Conférence IUFRO 'The supporting roots - structure and function', juillet 1998 à Bordeaux. Papier soumis à *Plant and Soil*. 219

VIII. Bakker M R, Dieffenbach A & J Ranger Soil solution chemistry in the rhizosphere of roots of Sessile Oak (*Quercus petraea*) as influenced by lime. Soumis à *Plant and Soil.* 235

IX. Bakker M R & C Nys Effect of liming on the fine root cation exchange capacity of Oak (*Quercus petraea* (M.) Liebl.). à soumettre 245

Liste des annexes B : fiches de données

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

Liste des figures

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

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

Figure 3.1 La localisation des dix sites.

Figure 3.2 Des différentes morphotypes d'ectomycorhizes.

Figure 3.3 Mesure de pH.

Figure 3.4 Position des mesures de pH.

Figure 3.5 Position des micro bougies.

Figure 3.6 Un micro lysimètre.

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

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

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

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

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

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

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

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

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

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

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

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

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

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

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

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

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

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

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

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

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

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

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

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

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

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

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

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

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

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

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

Figure 5.7 Seuils approximatifs des concentrations en solution au-dessus desquels il n'y a pas d'appauvrissement (exemple Ca, NO_3^-) ; présentées sont les valeurs des différentes expériences pour le témoin (T) et l'amendement $CaCO_3$ (Ca) pour la solution du sol brut et rhizosphérique (nd = pas déterminé) ; les symboles indiquent la signification des effets par expériment.

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

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

Figure 7.1 Organigramme des conclusions

Liste des tableaux

Tableau 3.1 Caractéristiques générales des 10 stations.

Tableau 3.2 Caractéristiques des expériences *in situ.*

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

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

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

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

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

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

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

Tableau 4.7 Quantité moyenne d'éléments minéraux immobilisée dans les racines fines vivantes (en kg ha^{-1}) en 1995 pour les sites (1) et (2) de la Croix-Scaille.

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

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

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

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

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

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

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

Tableau 4.15 Composition minérale moyenne (de toutes les couches) des racines fines (g kg^{-1}) pour les dix sites.
Tableau 4.16 Biomasse et longueur des grosses racines (> 2 mm en diamètre) par site et en fonction du traitement.
Tableau 4.17 Effets de l'amendement sur la croissance des arbres.
Tableau 4.18 Composition foliaire (g kg^{-1}) dans le témoin et le traitement Ca.

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

1

INTRODUCTION

1 Introduction

1.1 Contexte

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

Cette acidification induit souvent une déficience d'éléments basiques tels que le calcium (Ca) et le magnésium (Mg) et un système racinaire moins développé. Les arbres sont alors plus sensibles à la sécheresse (Olsthoorn 1998). Un autre paramètre important est la pollution azotée, dont la forme ammoniacale est également acidifiante. Les ions basiques Ca^{2+} et Mg^{2+} peuvent atténuer la toxicité de l'aluminium et de l'ammonium et les rapports cation/Al^{3+} ou cation/NH_4^+ dans la solution du sol ou dans les tissus racinaires sont souvent utilisés pour évaluer la toxicité et / ou le stress dans le système (Rost-Siebert 1985, Roelofs *et al.* 1985, Cronan et Grigal 1995).

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

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

L'amendement peut avoir ainsi à la fois des effets positifs ou négatifs sur le développement des racines, en fonction du site, de l'espèce (Eriksson et Rosen 1994) et de la solubilité du produit (Hüttl et Zöttl 1993). Théoriquement, un mélange de $CaCO_3$ et de $CaSO_4$ devrait fournir de meilleurs résultats qu'un apport séparé (Nys 1991, Belkacem 1993).

1.2 Objectifs et hypothèses

Le chêne est une espèce très répandue en France et se trouve souvent sur des sols pauvres ou appauvris. Par ailleurs, les effets de la fertilisation et des apports calciques sur cette espèce sont inconnus, justifiant la mise en place d'une étude sur l'effet des amendements sur le chêne. Trois objectifs ont été formulés au début de cette étude :
i) mesures des effets *in situ* d'un amendement sur les racines,
ii) compréhension de mécanismes par des expériences de laboratoire et,
iii) importance des paramètres racinaires pour des études d'écosystèmes.

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

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

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

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

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

3. Le carbonate ($CaCO_3$) agit comme un 'apport de réserve' avec une réaction lente et d'abord limitée aux horizons de surface, mais qui est durable à moyen ou long terme. Le sulfate ($CaSO_4$) a une action rapide et agit jusque dans les horizons minéraux, mais il peut engendrer des concentrations temporairement élevées d'Al dans la solution (Nys 1991, Belkacem 1993).

Cette solubilité du sulfate, provoque une migration importante de Al^{3+}, Ca^{2+} et SO_4^{2-} vers les couches plus profondes, en sorte que les effets sur le pH et la minéralisation dans les couches superficielles sont plus limités. En revanche, en raison de l'augmentation du Ca^{2+} et la diminution de l'Al^{3+}, une stimulation de la croissance racinaire est attendue dans les couches plus profondes.

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

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

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

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

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

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

7. Après la stimulation de la minéralisation par l'amendement, le NO_3^- sera la forme prédominante de la nutrition azotée et ainsi le pH dans la rhizosphère sera plus élevé que celui du sol brut et sur une longueur d'apex plus étendue (Gijsman 1990).

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

9. Suite à ces changements d'équilibres chimiques (sol et solution) après amendement, le niveau des prélèvements sera plus élevé après amendement, menant à un gradient rhizosphérique plus élevé au niveau de la phase échangeable du sol et des solutions du sol (en particulier pour Al, Ca, Mg, NO_3^-).

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

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

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

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

1.3 Synopsis

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

Les travaux *in situ* (voir aussi Figure 1.1) ont pour objet de décrire l'état des lieux, de déterminer l'effet de l'amendement et de voir si les observations sont communes à l'ensemble des sites (*objectif 1*). Sur les deux sites généraux de la Croix-Scaille (voir § 3.1 et 4.1), 3 traitements calciques ($CaCO_3$, $CaSO_4$, 80% $CaCO_3$ + 20 % $CaSO_4$) ont été comparés au témoin dans un dispositif ancien (site 1) et nouveau (site 2). Les observations ont été poursuivies pendant 2 ans, pour saisir les variations saisonnières et le renouvellement (turnover) racinaire (papiers I et II en annexe A). L'ancien dispositif a ainsi été échantillonné 4 et 5 ans après l'apport des amendements et le nouveau dispositif 1 ans après.

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

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

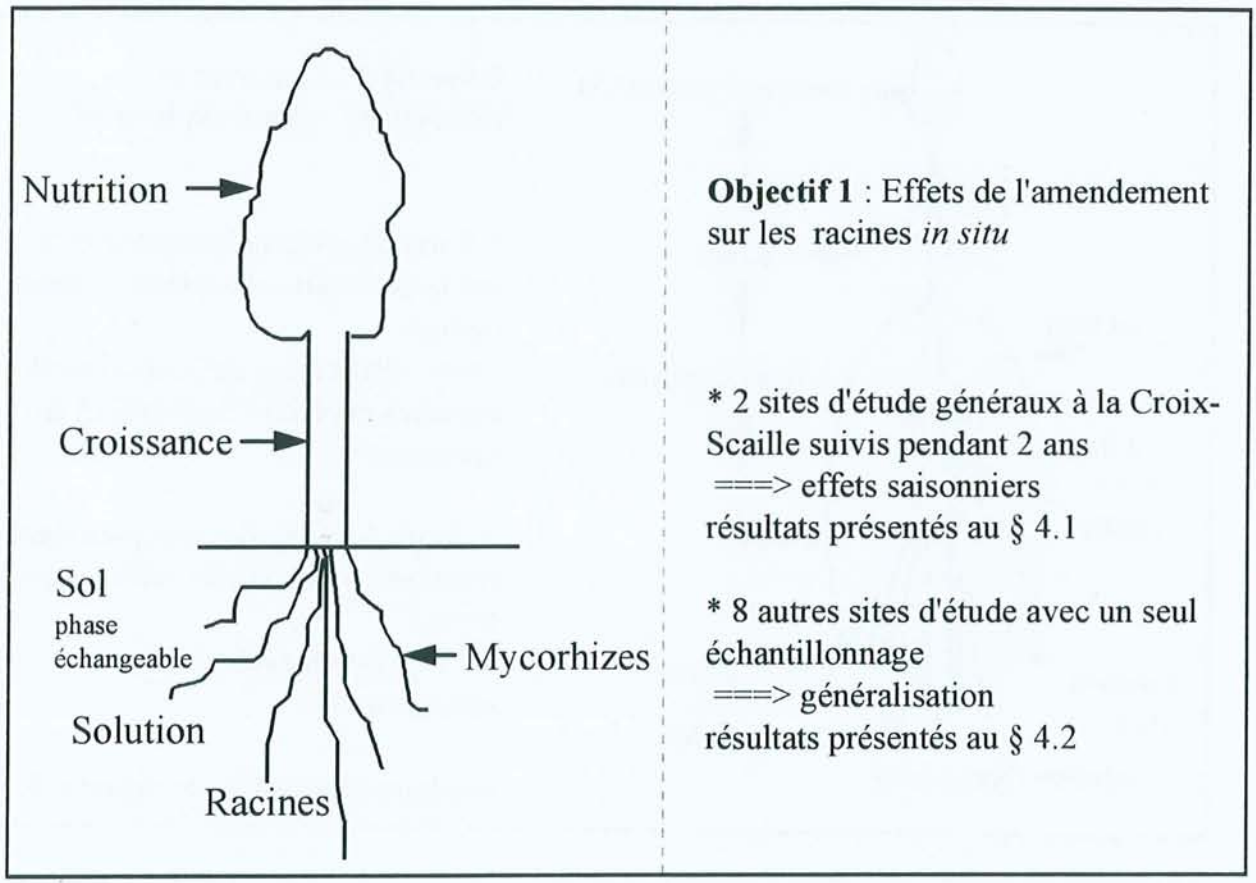


Figure 1.1 Vue synoptique des paramètres pris en compte sur le terrain, objectif principal des études et types de sites utilisés.

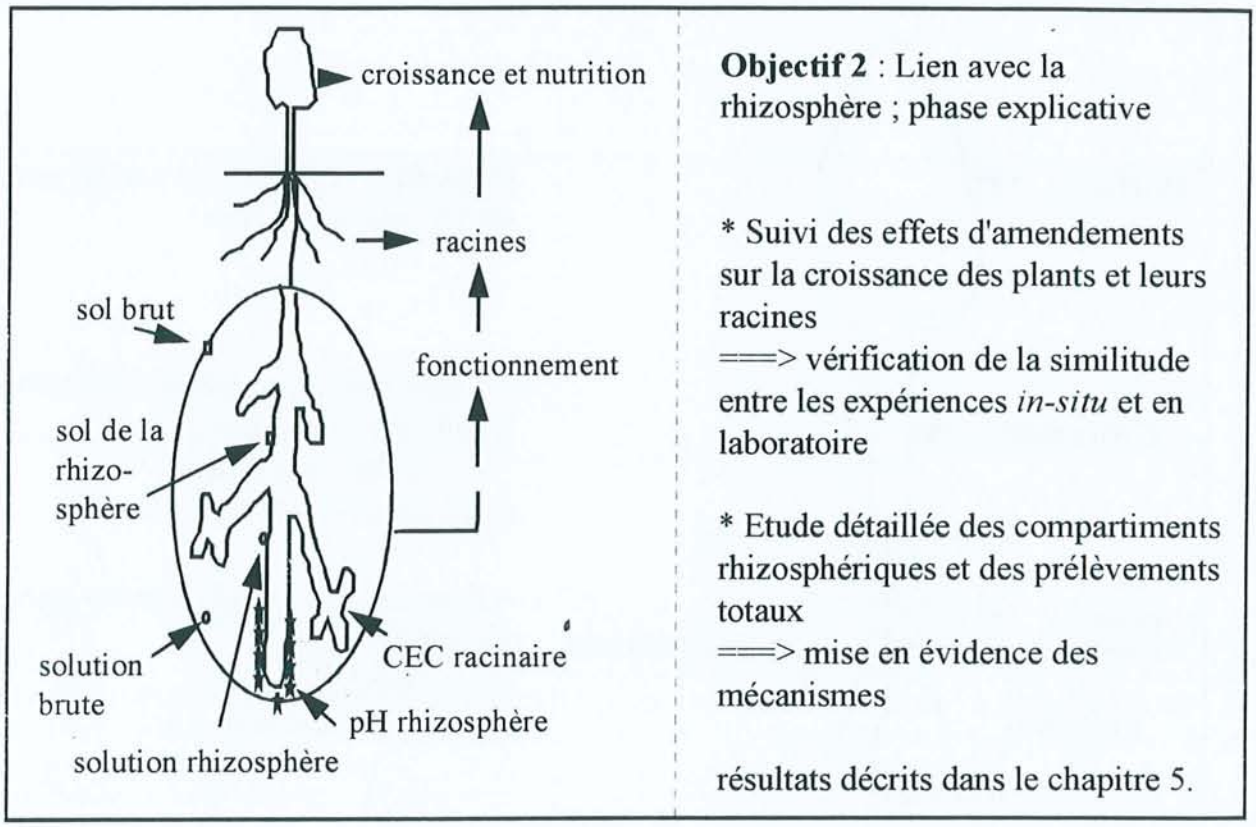


Figure 1.2 Vue synoptique des paramètres pris en compte en laboratoire, l'objectif principal de ces expériences visant les mécanismes.

2

CONTEXTE GENERAL

2 Contexte général

2.1 Les sols acides

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

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

La toxicité aluminique dépend de sa forme ionique (Rost-Siebert 1985). Des concentrations potentiellement toxiques en Al, protons ou ammonium peuvent en fait être beaucoup moins toxiques en présence de suffisamment de Ca ou Mg, de sorte qu'en général les rapports dans la solution sol de Ca/Al, Mg/Al, ou même NH_4/K, NH_4/Mg ou NH_4/Ca (Van den Burg 1984, Rost-Siebert 1985, Nihlgård 1985, Roelofs *et al.* 1985, Kruger et Sucoff 1989, Boudot *et al.* 1994, Cronan et Grigal 1995) sont considérés comme des indicateurs plus fiables d'un stress acide que les concentrations d'aluminium, de protons ou d'ammonium seules.

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

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

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

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

Un amendement provoque des changements au niveau de la faune et de la flore du sol ; une augmentation de certains groupes et une diminution d'autres (Persson *et al.* 1996). Généralement, le nombre de vers de terre augmente après amendement (Schierl et Kreutzer 1989, Robinson *et al.* 1996, Persson *et al.* 1996), la décomposition aussi, diminuant le rapport C/N (Czerney 1968, Smolander *et al.* 1996). Ce changement du taux de décomposition dépend du rapport C/N initial (Persson *et al.* 1989). Non seulement, l'amendement augmente la mobilisation de la matière organique (Schierl *et al.* 1986), mais il renforce également le transport vers les couches plus profondes de l'Al et des protons, et peut aussi provoquer le transfert de Ca, Mg, K ou NO_3^-. Pourtant, les études de Ranger *et al.* (1994) n'ont pas indiqué de pertes supplémentaires de nitrate après amendement, et Hüttl et Zöttl (1993) ont montré que l'effet de l'amendement sur la minéralisation et les pertes dépendent de la station forestière, de l'espèce, de la dose et du temps écoulé depuis cette application. Si le peuplement peut augmenter son taux de croissance, une stimulation des processus biologiques par l'amendement favorise la disponibilité en nutriments (N, Ca, Mg, K). Ils seront ainsi davantage prélevés que perdus par drainage (Ranger *et al.* 1994, Klemmedson *et al.* 1989). Quand le traitement provoque une augmentation de pH plus considérable (vers pH 6 à 6.5), une partie de l'azote peut être immobilisée dans la biomasse bactérienne (Neale *et al.* 1997).

2.2 Les racines

2.2.1 Le rôle des racines

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

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

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

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

UNIVERSITÉ NANCY 1 BIBLIOTHÈQUE SCIENCES

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

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

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

(i) un prélèvement déséquilibré de Ca et Mg et des déséquilibres liés à l'antagonisme de l'Al,

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

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

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

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

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

2.2.2 L'effet d'un amendement sur les racines

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

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

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

i) une réduction de l'absorption du Mn et de l'Al,
ii) un changement d'absorption de NH_4^+ et P,
iii) une stimulation de la croissance de l'arbre.

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

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

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

2.3 Les mycorhizes

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

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

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

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

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

2.3.2 L'effet d'un amendement sur des mycorhizes

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

2.4 La rhizosphère

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

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

10 mm de la racine. La rhizosphère intérieure, zone d'échange la plus intense, s'étend pour la plupart des chercheurs sur 15 à 20 µm autour de la racine (Bowen 1993).

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

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

2.4.2 L'effet d'un amendement sur la rhizosphère

L'amendement a des effets généraux sur le sol brut (augmentation du pH, concentration en Ca échangeable, taux de saturation) qui se retrouvent aussi dans la rhizosphère. Si l'amendement provoque une augmentation de la minéralisation (Klemmedson *et al.* 1989, Lehnhardt 1998), il peut y avoir une augmentation du nitrate dans les solutions du sol (Olsthoorn *et al.* 1991, Staaf *et al.* 1996), celui-ci dominant alors l'ammonium de part sa mobilité plus élevée. Le rapport NO_3^-/NH_4^+ de l'absorption azotée a une influence sur le pH dans la rhizosphère (Schaller et Fischer 1985, Gijsman 1990, Olsthoorn *et al.* 1991) ; le nitrate a un effet alcalinisant sur la rhizosphère et l'ammonium un effet acidifiant. Pour des racines de Douglas en sols acides, Gijsman (1990) a pu mettre en évidence qu'au-delà d'un pourcentage d'absorption de 65% sous forme de nitrate, les racines n'avaient pas de problèmes de vitalité et la rhizosphère était alcalinisée ; qu'entre 20 et 65 %, il y avait quelques signes d'inhibition de croissance et l'alcalinisation de la rhizosphère se limitait aux zones d'apex et d'élongation proches ; et qu'en dessous de 20 %, le fonctionnement était perturbé.

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

2.5 La croissance des arbres

2.5.1 L'acidification et les arbres

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

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

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

****
***
*

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

3

MATERIEL ET METHODES

3 Matériel et méthodes

3.1 Les sites expérimentaux

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

i) la présence de l'espèce Chêne,

ii) la présence d'un traitement amendement comparable.

Il a été jugé que les traitements $CaCO_3$, CaO ou NCa étaient tous convenables pour notre objectif (doses comparables), car l'azote appliqué à faible dose il y a plus de 20 ans, n'a plus d'effet actuellement. En effet, l'azote est rapidement lessivé ou réorganisé par les micro-organismes du sol (Bonneau 1995). Ainsi les sites de La Croix-Scaille, de Fontainebleau, de Bertranges et de Bercé (Gaie Mariée, Les Trembles et Rond du May) sont inclus. Pour augmenter la variabilité des stations, d'autres sites légèrement différents sont inclus : les sites de St. Anthonis concernent le chêne pédonculé (*Quercus robur*) et celui de Tronçais, où l'amendement était sous forme NPKCa. En d'autres termes, la quasi-totalité des sites connus (en France et aux Pays-Bas) sur chêne est incluse malgré une certaine hétérogénéité, jugée acceptable dans le cadre des objectifs de ce travail.

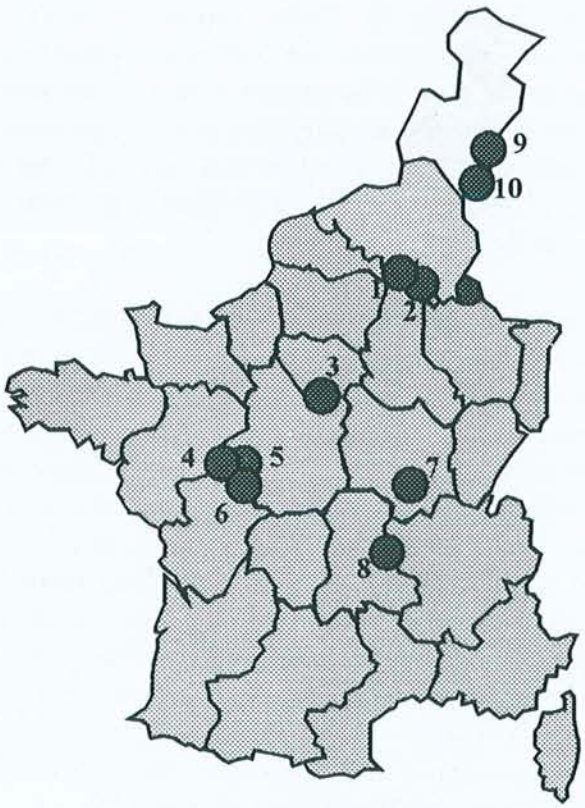


Figure 3.1 La localisation des dix sites

Tableau 3.1 Caractéristiques générales des 10 stations

Station	N°	Texture	Profil étudié (cm)	S/T (%) 0-5 cm	pH-H_2O 0-5 cm	S/T (%) 30-45 cm	pH-H_2O 30-45 cm
Croix-Scaille-ancien	1	argilo limoneux	0-55	14	3.99	13	4.48
Croix-Scaille-nouv.	2	argilo limoneux	0-55	14	3.77	9	4.39
Fontainebleau	3	sable	0-75	100	6.36	100	7.08
Trembles	4	limon	0-75	43	3.73	15	4.40
Gaie Mariée	5	limon	0-75	56	3.92	20	4.47
Rond du May	6	limon sableux	0-75	25	3.97	11	4.44
Bertranges	7	limon	0-45	81	4.97	-	-
Tronçais	8	sable limoneux	0-60	34	4.84	41	4.72
St. Anthonis 35c	9	sable	0-75	38	4.07	12	4.14
St. Anthonis 46a	10	sable	0-75	28	3.74	4	4.05

S/T = taux de saturation de bases

3.1.1 La Croix-Scaille (sites 1 et 2)

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

Le sol s'est développé dans une couche de limon, probablement d'origine locale, reposant sur des schistes du Révinien supérieur. Localement, on trouve des caractères podzoliques et de stagnogley. Le sol développé sur ce substrat est un sol brun acide (FAO : Dystric Cambisol ; USDA Dystrochrept), avec un type d'humus moder acide (Bouchon *et al.* 1985, Nys 1987, Bonneau 1995, Belkacem et Nys 1995 et 1997). Les caractéristiques morphologiques du profil (Peroux 1992) sont : couches Of et Oh de l'humus de 2.5 à 3.5 cm, un horizon A11 (0 à 5 cm), un horizon de transition A1(B) (5 à 15 cm), un horizon B (15 à 45 cm), un horizon de transition (B)C (45 à 60 cm), un horizon C de (60 à 75 cm) reposant sur la roche mère. La texture est limoneuse jusqu'à 45 cm de profondeur et le taux de cailloux est inférieur à 15 %, mais augmente à 25 % pour la profondeur de 45 à 60 cm (Nys 1987). Avant l'amendement, la valeur du pH-H_2O était de 3.6 dans la couche A11 et entre 4.4 et 4.7 dans la couche B. Le sol était très désaturé (taux de saturation < 10 %, Nys 1987), exceptées les valeurs un peu plus élevées en surface. La richesse relative en P assimilable contraste avec des teneurs faibles en K et une pauvreté extrême en Ca et Mg (Bouchon *et al.* 1985).

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

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

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

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

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

l'ancien essai, site 1, 1990	le nouvel essai, site 2, 1994
Témoin (T)	Témoin (T)
$CaCO_3$ ($CaCO_3$ ancien)	$CaCO_3$ ($CaCO_3$ nouveau)
$CaSO_4$ ($CaSO_4$ ancien)	$CaSO_4$ ($CaSO_4$ nouveau)
	80 % $CaCO_3$ et 20 % de $CaSO_4$ (Mélange).

les doses sont équivalentes à 1.4 t ha^{-1} de CaO sous forme carbonate de calcium ($CaCO_3$) ou de ($CaSO_4$). L'ancien essai comprenait plus de traitements et de doses (Peroux 1992) mais les formes et doses retenues pour cette étude du fonctionnement racinaire, correspondent à celles qui sont les plus intéressantes au niveau des coûts et de l'efficacité (Belkacem 1993).
Une analyse du sol et des racines fines en 1994 a révélé que la biomasse, la densité des racines fines ainsi que les caractéristiques chimiques du sol de ce nouvel essai ne sont pas significativement différentes comparées aux valeurs de l'essai ancien. Seules les concentrations en Al sont un peu plus élevées dans ce nouvel essai (voir aussi l'annexe 4.1 : juin 1994). Il a donc été jugé raisonnable d'établir ce deuxième site sans nouveau témoin (partage du témoin du site 1). Tous les traitements ont été appliqués manuellement en surface.

3.1.2 Fontainebleau (site 3)

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

en surface, et entre 6 et 7 en profondeur. Une certaine pauvreté en surface contraste avec des couches plus riches (calcaires) en profondeur, mais la présence du calcaire n'est pas régulière. Les engrais ont été apportés au moment de la plantation du chêne sessile (*Quercus petraea*) en 1970. Dans ce dispositif factoriel N-P-K-Ca, les produits P (200 kg de P_2O_5 ha^{-1}), K (150 kg K_2O ha^{-1}) et Ca (1,25 t CaO ha^{-1}) ont été épandus avant le labour du sol, juste avant la plantation. L'azote est ajouté localement près des abres, sous forme de NITROFORM. Les quantités apportées par semis sont 5 g pour la première année et 10 g pour la deuxième année (Garbaye et Bonneau 1975). En octobre 1994, pour cette étude, 2 placettes Témoin sont comparées avec 2 placettes Ca, équivalent à 1.25 t ha^{-1} CaO, et avec 2 placettes NPKCa.

3.1.3 Bercé (sites 4, 5 et 6)

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

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

3.1.4 Bertranges (site 7)

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

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

3.1.5 Tronçais (site 8)

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

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

La parcelle est divisée en 4 placettes d'un hectare chacune. Deux d'entre elles servent de témoin, les deux autres ayant été fertilisées. La fertilisation est effectuée en surface : 1500 kg de calcaire magnésien (en 1981) ; 180 kg de P_2O_5 sous forme de 400 kg de superphosphate triple à 45 % de P_2O_5 (novembre 1981) ; 80 kg de K_2O sous forme de 133 kg de chlorure de K à 60 % de K_2O (en avril 1982) ; et 155 kg de N sous forme de 450 kg de ammonitrate à 34.5 % (en avril 1982). Il s'agit donc d'un traitement NPKCaMg complet (Delmas 1984).

3.1.6 St. Anthonis (sites 9 et 10)

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

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

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

3.2 Les expériences

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

Tableau 3.2 Caractéristiques des expériences *in situ*

Station	N°	Espèce	Age du peuplement	Dose en eq. CaO (t ha^{-1})	Temps écoulé (en années) depuis l'amendement	dates des échantillonnages racines
Croix-Scaille-ancien	1	Q. petraea	48	1.4	4	6.94/9.94/3.95/9.95
Croix-Scaille-nouveau	2	Q. petraea	48	1.4	1	3.95/6.95/9.95/3.96
Fontainebleau	3	Q. petraea	25	1.25	25	10.94
Trembles	4	Q. petraea	76	1.5	26	3.95
Gaie Mariée	5	Q. petraea	55	1.5	27	3.95
Rond du May	6	Q. petraea	50	1.5	27	9.95
Bertranges	7	Q. petraea	24	1.25	24	6.95
Tronçais	8	Q. petraea	44	0.8	14	9.95
St. Anthonis 35c	9	Q. robur	42	1.6	7	10.95
St. Anthonis 46a	10	Q. robur	15	1.6	7	10.95

3.2.1 Expériences *in situ*

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

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

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

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

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

3.2.2 Expériences de laboratoire

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

Une couche A (mélange du sol de terrain tamisé grossièrement à 1 cm) de 15 cm est mise sur une couche B de 20 cm, les deux horizons reconstitués ont une densité apparente égale à celle du terrain. Les traitements témoins sont comparés aux traitements $CaCO_3$ et $CaSO_4$ équivalents à 1.4 t ha^{-1} CaO. Pour obtenir des effets de ces traitements dans un délai raisonnable (c'est-à-dire comparé à la croissance racinaire), la moitié de la dose de $CaCO_3$ ou $CaSO_4$, est mélangée avec la couche A avant le remplissage des minirhizotrons. L'autre moitié est répandue à la surface d'une couche de litière de feuilles de chêne. Cette situation - la moitié du produit incorporé dans le sol - correspond à l'évolution des caractéristiques du sol après une période d'environ 20 mois si l'application s'est faite uniquement en surface, comme l'a montré Belkacem (1993) sur le même substrat.

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

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

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

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

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

3.3 Méthodes

3.3.1 Le sol

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

Les échantillons sont transportés vers le laboratoire dans un sachet en plastique puis séchés à l'air pendant 48 h. Ensuite ils sont tamisés à 2 mm. Une extraction est faite sur 4 g de sol sec avec 80 ml de 0.5 *M* NH_4Cl (Trüby 1989). Sur ces extraits sont déterminés les quantités de Al, Ca, Mg, K, Mn et Na échangeables au moyen d'un analyseur ICP (spectrométrie optique d'émission atomique à plasma induit). L'acidité échangeable est titrée par titrage automatique (H^+ et Al^{3+}), et le pH-KCl et pH-H_2O sont mesurés avec des électrodes standards. Les concentrations sont exprimées par rapport à la matière sèche à 105 °C. La CEC (capacité d'échange cationique) est définie comme égale à la somme de Mn, Mg, Ca, Na et K échangeables plus Al^{3+} et H^+ titrables (Espiau et Pedro 1980). Le taux de saturation (S/T) est le rapport de la somme Mn, Mg, Ca, Na et K échangeables sur la CEC.

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

3.3.2 La solution du sol

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

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

Dans les expériences en minirhizotrons, la solution du sol est récoltée soit par les rhizons soit par des micro-lysimètres (§ 3.3.7). Dans les deux cas, des orifices sont aménagés dans le plexiglass avant d'y insérer les bougies. Les solutions du sol obtenues par rhizons (filtrées déjà à la base à 0.45 µm) et par extraction (filtrées après) sont dosées par ICP pour S, Mn, Mg, Al, Ca, Na, K et par colorimétrie (Technicon Autoanalyzer) pour $N\text{-}NO_3$ et $N\text{-}NH_4$. Le $pH\text{-}H_2O$ est déterminé avec des électrodes standards.

3.3.3 Les racines

3.3.3.1 L'échantillonnage

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

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

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

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

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

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

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

3.3.3.2 Traitement et mesures des échantillons

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

Tous les échantillons sont rincés au-dessus de deux tamis (maille 2 mm et 4 mm) sous un flux d'eau du robinet. Au fur et à mesure que les particules du sol passent au travers du tamis, les racines sont récupérées et transférées dans un bac contenant de l'eau. A la fin du rinçage, le reste des racines est lavé, trié à l'aide d'une pince et transféré dans un bac de comptage.
Les racines sont séparées en classes de diamètre : < 2 mm (racines fines), 2 à 5 mm, 5 à 10 mm, 20 à 50 mm et > 50 mm. A partir du diamètre supérieur à 2 mm, on parle de grosses racines. Pour tous les échantillons, racines mortes incluses, la longueur des racines fines est déterminée en comptant les intersections de racines avec les lignes d'une grille dans un bac construit pour cet effet (Tennant 1975). Une pré-étude, pour développer un système d'analyse automatique, est abandonnée car elle s'est révélée peu fiable à l'époque et n'a pas permis de gagner du temps. La longueur des grosses racines est déterminée soit par la méthode des intersections (2 à 5 mm) si la longueur est suffisante (plus de 50 intersections ; Tennant 1975), ou bien mesurée à l'aide d'une règle au mm près.

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

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

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

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

3.3.3.3 Facteurs de corrections

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

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

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

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

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

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

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

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

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

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

3.3.3.4 Calcul du turnover

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

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

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

Pour cette étude, la production (P) des racines fines est définie comme la biomasse racinaire formée pendant la période étudiée ; la mortalité (M) est la biomasse morte produite pendant cette même période ; la décomposition (D) est le flux de masse racinaire vers le stock de matière organique ; et le taux de turnover (Tr) est égal au rapport : moyenne de P + M divisée par la moyenne de la biomasse vivante.
Deux méthodes sont utilisées pour estimer ces expressions : i) basée sur les changements significatifs entre deux périodes (Persson 1979, Santantonio et Hermann 1985) et ii) basée sur 'tous' les changements (McClaugherty et Aber 1982, Fogel 1983).
Il s'est avéré que la deuxième méthode est plus satisfaisante, car la plupart des changements (nombre de répétitions limité pour la fraction morte) ne sont pas significatifs (seuil de 5%, t-test), bien que ces changements aient un sens logique (nappe élevée en hiver, sécheresse en été). Par ailleurs, les tests statistiques sont nécessaires en cas d'échantillonnage fréquent (McClaugherty et Aber 1982, Vogt *et al.* 1986) pour éviter des estimations élevées dues à des fluctuations aléatoires.

Finalement, pour obtenir des valeurs annuelles pour les deux années de croissance (1994 et 1995), les estimations partielles sur la moitié de la saison de croissance (p.e. $CaCO_3$-ancien et $CaSO_4$-ancien en 1995) sont exprimées sur une base annuelle (kg ha^{-1} an^{-1}). Cela a bien évidemment l'inconvénient que les valeurs pour la production en 1994 sont sous-estimées et que la mortalité des racines fines est surestimée. Ceci est considéré d'importance mineure, vu l'objectif de comparaison des effets de traitements sur le turnover, la production et le taux de turnover.

3.3.4 Les mycorhizes

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

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

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

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

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

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

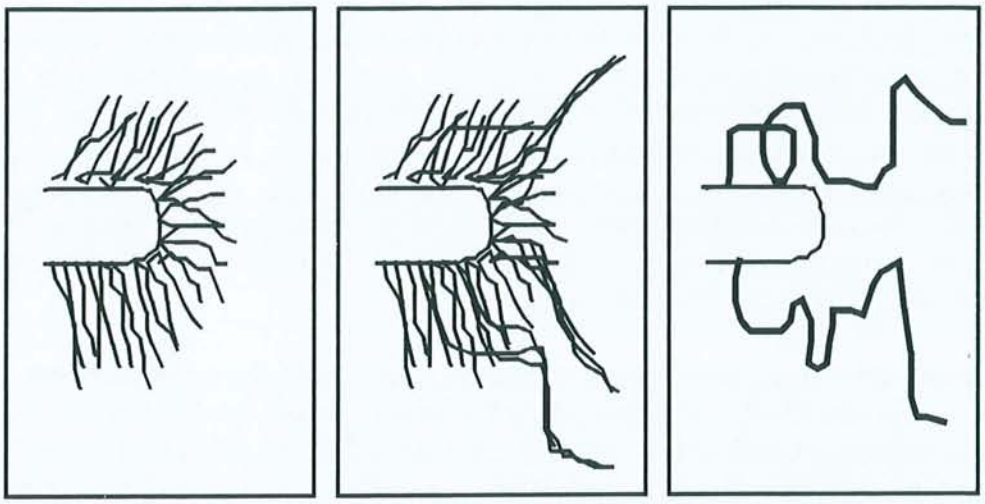
groupe A : Mycélium frangeant abondant, plus ou moins agrégé en cordons.

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

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

groupe B : Mycorhizes à rhizomorphes.

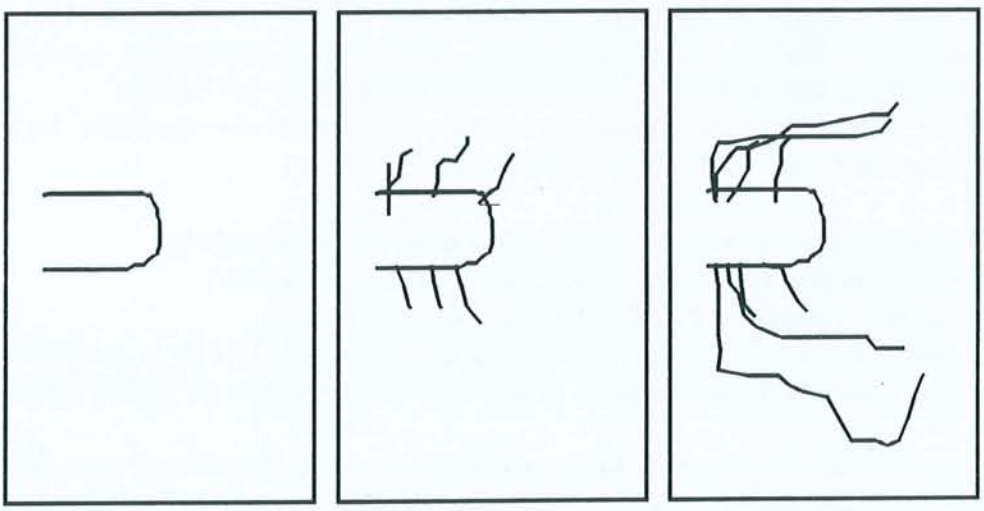
type B : Mycorhizes à rhizomorphes.



type A1:
mycelium abondant et diffus

type A2:
mycelium agrégé en mèches ou cordons

type B:
rhizomorphes



type C1:
manteau lisse sans excroissances

type C2:
quelques excrois-sances autre que C2X

type C2X:
hyphes individuels généralement noirs

Figure 3.2 Des différentes morphotypes d'ectomycorhizes

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

type C1 : Manteau lisse sans excroissances.
type C2X (Cenococcum) : Manteau lisse avec excroissances sous formes d'hyphes individualisés assez longs et généralement noirs.
type C2 (autres) : Manteau lisse avec excroissances autres que C2X.

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

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

3.3.5 Le pH de la rhizosphère

Les valeurs du pH de la rhizosphère sont mesurées selon la méthode développée par Gijsman (1990) mais légèrement adaptée. Il s'agit d'une mesure par deux micro-électrodes : une électrode de référence et une autre de mesure (diamètre extérieur entre 0.5 et 1.0 mm). Pour établir un bon contact entre ces micro-électrodes et le sol, la surface doit être plane et conductrice des H^+. Pour cela des pièces d'agar, d'une épaisseur de 1 à 2 mm et de pH voisin de celui de la mesure, ont servi d'interface entre électrodes et sol.
Pour chaque traitement plusieurs minirhizotrons ont fait l'objet des mesures du pH rhizosphérique. Une fois la face d'observation découverte, la feuille de plastique est enlevée soigneusement et sélectivement autour de la zone de la racine à mesurer, ceci pour éviter le dessèchement du reste de la façade d'observation. Les pièces d'agar sont déposées sur les points sélectionnés (voir Figures 3.3 et 3.4).

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

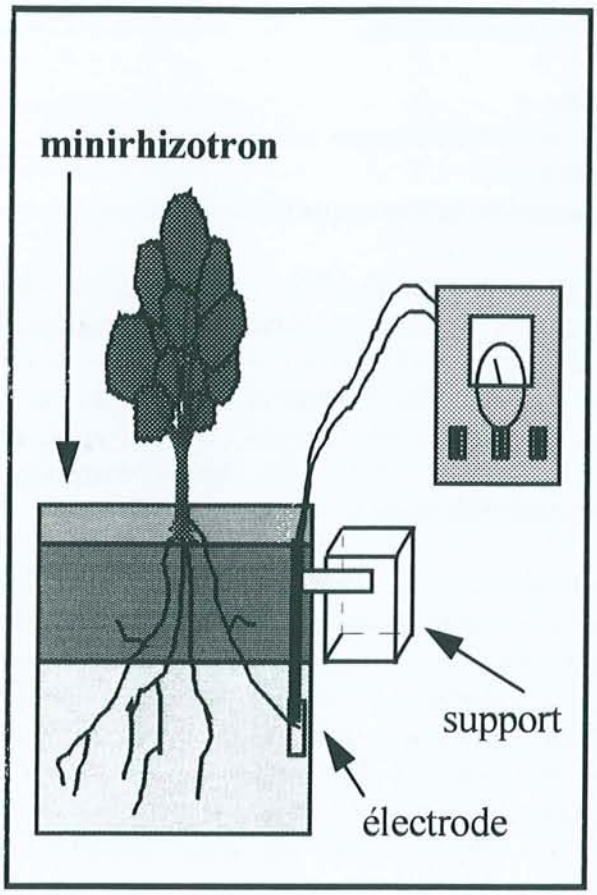


Figure 3.3 Mesure de pH

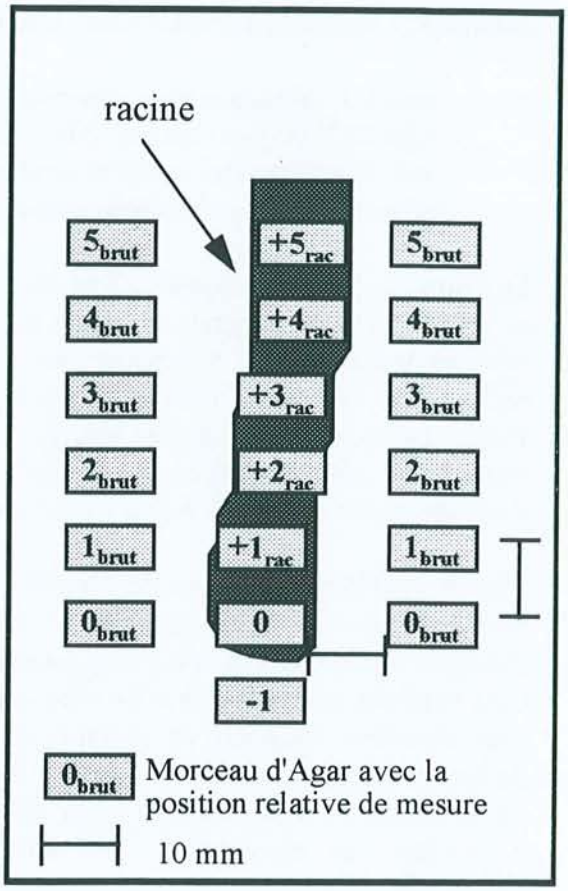


Figure 3.4 Position des mesures de pH

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

3.3.6 Le sol de la rhizosphère

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

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

3.3.7 La solution de la rhizosphère

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

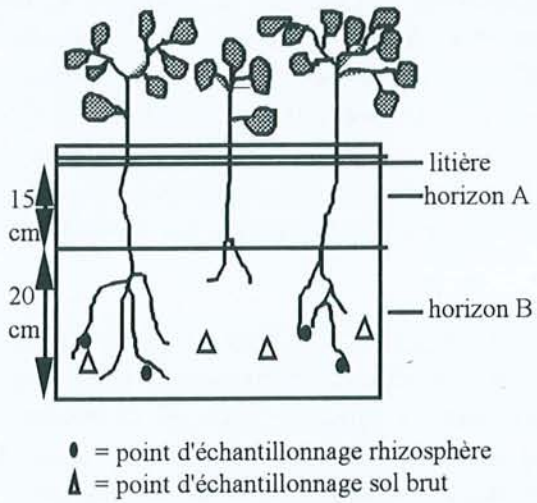


Figure 3.5 Position des micro bougies

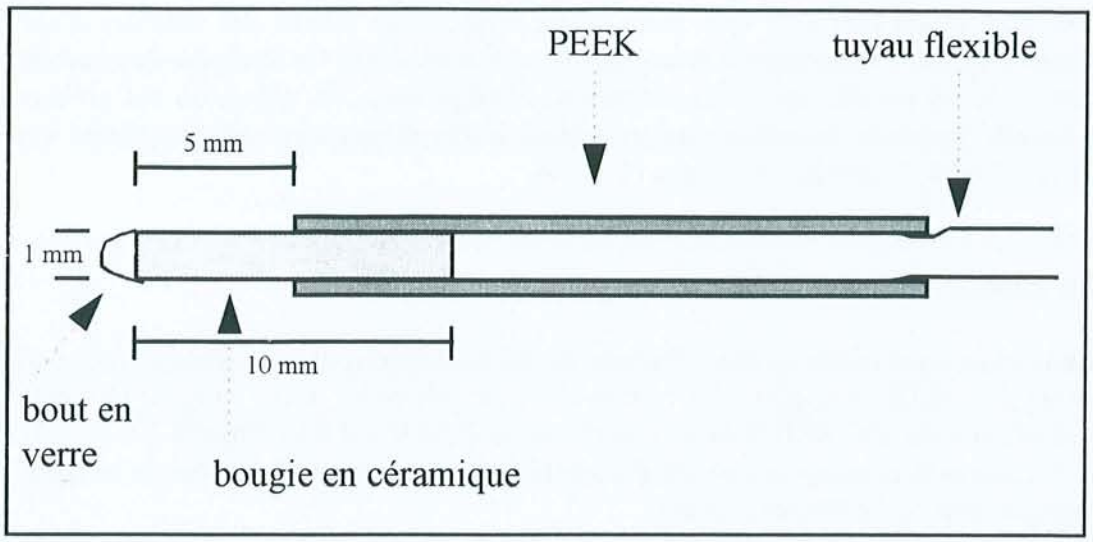


Figure 3.6 Un micro lysimètre

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

Le protocole de pompage consiste à respecter un temps de latence pour qu'un bon contact s'établisse entre le sol et le lysimètre (plusieurs jours). Ensuite il y a des sessions de dépression dont le rythme est : aspiration 5 à 6 heures, pause de 18 heures, aspiration de 5 à 6 heures etc. Cela doit être fait pour une période d'une semaine par série. Entre chaque deux séries, les micro-lysimètres et les tuyaux sont nettoyés et mis en place pour la série suivante. Les solutions déjà filtrées à une maille à 0.45 µm (caractéristique de la bougie) sont dosées directement par ICP (Mg, Ca, Al, K), par chromatographie d'ions (F^-, Cl^-, NO_2^-, NO_3^-, SO_4^{2-}, HPO_4^{2-}) et par colorimétrie (TRAACS, pour NO_3^-, NH_4^+). Les analyses du volume mort et des échantillons de faible volume (< 200 µl) sont écartées de l'analyse statistique.

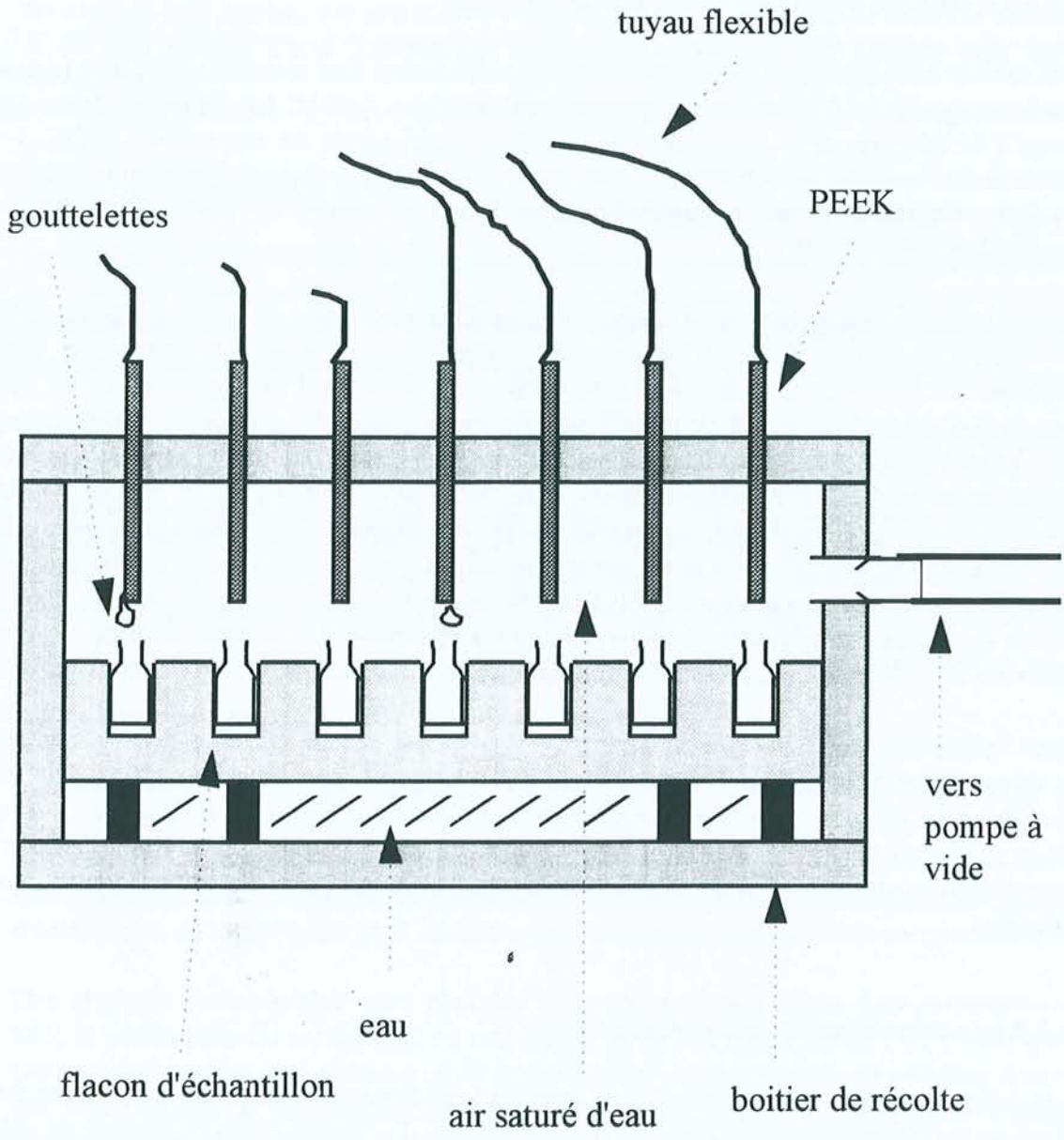


Figure 3.7 Boitier d'échantillons pour l'eau de la rhizosphère

3.3.8 La capacité d'échange cationique des racines

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

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

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

3.3.9 La composition du tissu végétal

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

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

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

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

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

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

3.3.10 La croissance des arbres

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

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

3.3.11 Les statistiques

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

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

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

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

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

4

RESULTATS DES EXPERIMENTATIONS *IN SITU*

4 Résultats des expérimentations *in situ*

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

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

4.1.1 Le sol

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

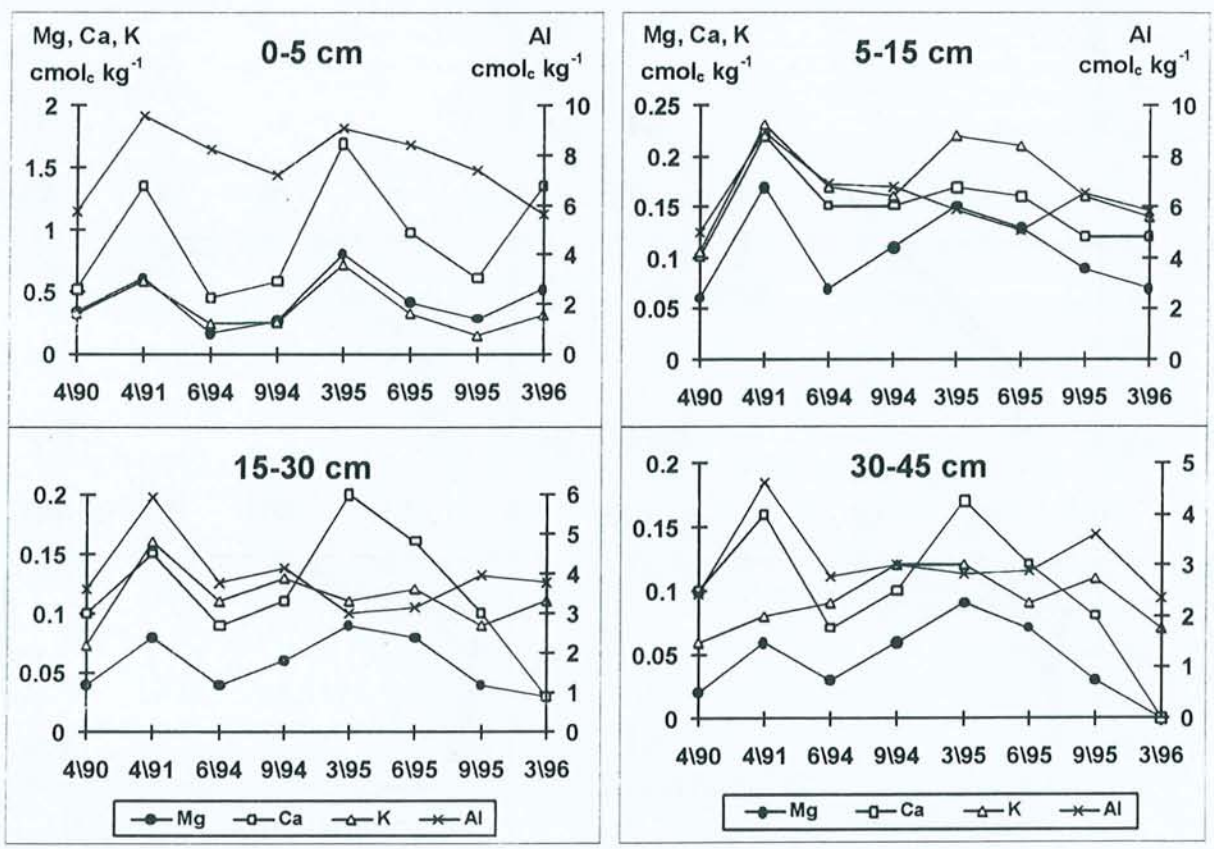


Figure 4.1 Evolution des cations échangeables du sol dans le temps pour le témoin à 4 profondeurs ; site (1) de la Croix-Scaille.

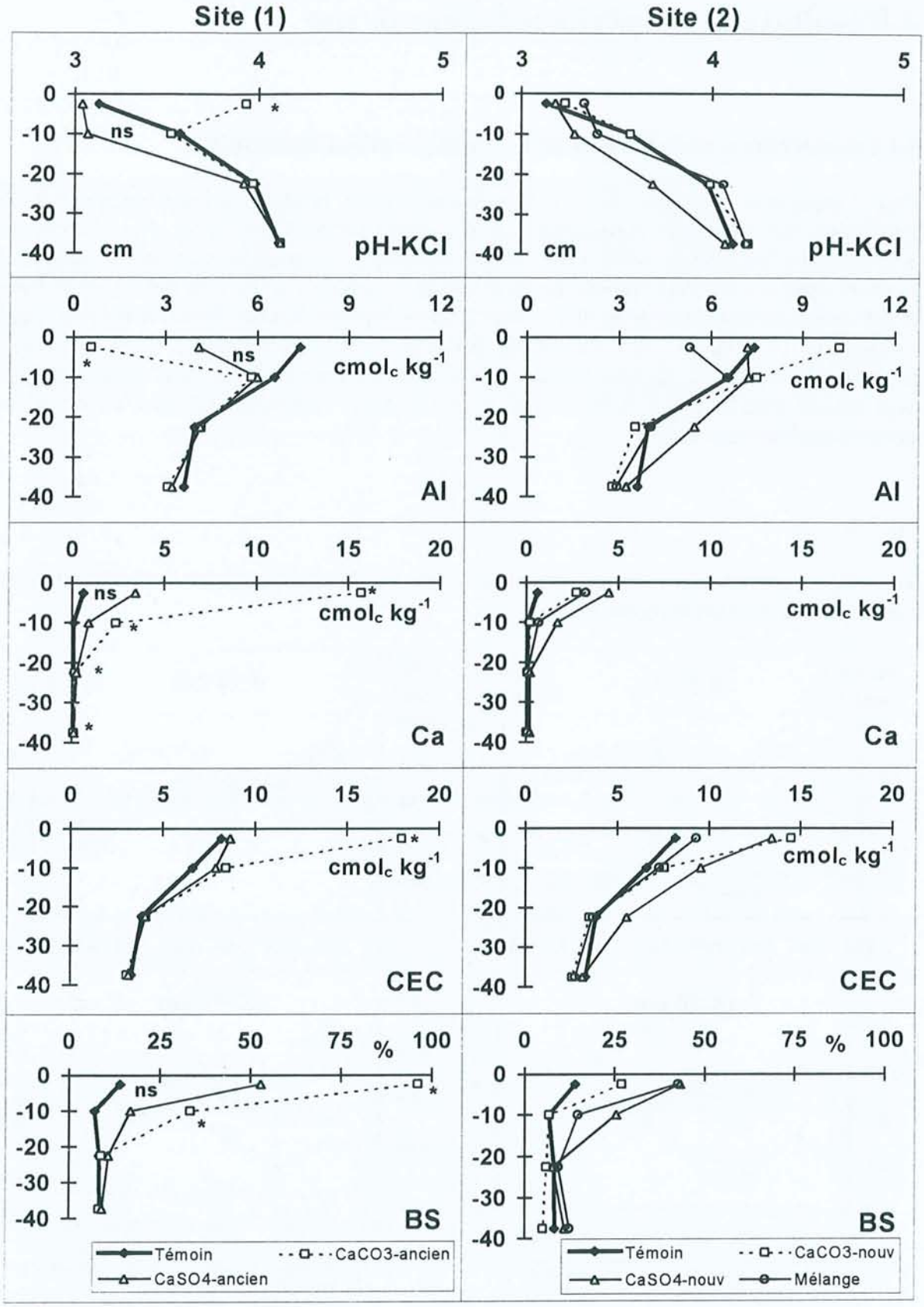


Figure 4.2 L'effet de l'amendement sur les caractéristiques du sol : site 1 (ancien) et site 2 (nouveau) de la Croix-Scaille (statistiques uniquement pour le site 1 ; * = un effet traitement dans cet horizon significatif à 5 % et n.s. = non significatif).

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

Les effets des divers traitements calciques sur le sol sont résumés dans la figure 4.2. Les effets après 4 ans (site 1) sont présentés d'une façon comparative avec ceux après 1 ans (site 2). Après 4 ans, l'effet du carbonate ($CaCO_3$) est significativement plus fort que celui du traitement sulfate ($CaSO_4$) pour le pH-KCl, les teneurs en Al et Ca échangeable, la CEC et le taux de saturation. Le sulfate a même provoqué une diminution de la valeur du pH-KCl.

Les effets après 1 an sont beaucoup moins marqués. La stimulation de la teneur en Ca échangeable, de la CEC et du taux de saturation apparaissent, mais avec une ampleur moindre, pour les 3 traitements (sans validation statistique dû au nombre de répétitions limité). Les effets sur l'Al échangeable et le pH-KCl sont plus faibles. Cependant la diminution du pH-KCl après le nouveau traitement sulfate est similaire à celle observée après 4 ans. Les effets sur le Mn, Mg, Na, K et H^+ échangeables sont moins importants ou absents. Le pH-H_2O est affecté un peu plus que le pH-KCl. (Annexe 4.1 données du sol).

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

4.1.2 La solution du sol

Le Tableau 4.1 présente les caractéristiques les plus importantes du dispositif de la Croix-Scaille (voir aussi l'Annexe 4.2). L'analyse statistique sur les ensembles de mars et juin 1995 et l'ensemble des périodes (Annexe 4.2) montre que l'effet du $CaCO_3$ après 5 ans est plus important que celui des autres traitements en ce qui concerne le pH-H_2O. La plus grande solubilité du sulfate se traduit par un déplacement plus important du Ca en profondeur ($CaSO_4$ site 1 et site 2, et Mélange site 2) comparé aux traitements $CaCO_3$ et au témoin. Par contre, les concentrations de nitrate y sont généralement (pas significativement) moins élevées dans ces traitements ($CaSO_4$ et Mélange) que dans le $CaCO_3$ et le témoin. Ceci s'accorde bien avec les observations de laboratoire pour ce qui concerne les traitements avec du sulfate de calcium, mais se distingue des taux plus élevés de nitrate après $CaCO_3$ dans l'horizon de surface pour les expériences de laboratoire (§ 5.2, Tab. 5.1). Cela peut être dû à un effet à court terme de l'amendement sur la minéralisation. En général les concentrations en nitrate sont moyennes, et celles de l'ammonium très basses (0.01-0.03 $mmol_c\ l^{-1}$; Annexe 4.2). Le rapport Ca/Al dans la solution a augmenté pour tous les traitements comparativement au témoin (significatif pour au moins une période et couche ; Annexe 4.2). Ces augmentations sont plus élevées après 5 ans

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

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

	couche	pH	Ca		Al		NO_3^-		Ca/Al	
	cm	(H_2O)	$mmol_c\ l^{-1}$		$mmol_c\ l^{-1}$		$mmol_c\ l^{-1}$		mole/mole	
Témoin (1) & (2)	A11	4.66b	0.12	*0.03*	0.07	*0.03*	0.20	*0.14*	2.6	*0.63*
$CaCO_3$ ancien (1)	A11	5.58a	0.34	*0.10*	0.07	*0.02*	0.10	*0.03*	7.4	*1.3*
$CaSO_4$ ancien (1)	A11	4.64b	0.20	*0.03*	0.03	*0.00*	0.03	*0.02*	10	*2.4*
$CaCO_3$ nouv. (2)	A11	5.48a	0.24	*0.10*	0.05	*0.01*	0.19	*0.14*	7.2	*3.9*
$CaSO_4$ nouv. (2)	A11	5.04ab	0.17	*0.04*	0.06	*0.02*	0.06	*0.02*	4.2	*2.4*
Mélange 80/20 (2)	A11	5.09ab	0.29	*0.10*	0.03	*0.01*	0.04	-	15	*6.7*
Témoin (1) & (2)	A1(B)	5.28	0.21	*0.05*	0.06a	*0.00*	0.17	*0.04*	5.3	*1.4*
$CaCO_3$ ancien (1)	A1(B)	5.75	0.20	*0.02*	0.04b	*0.00*	0.09	*0.02*	7.5	*0.35*
$CaSO_4$ ancien (1)	A1(B)	5.59	0.23	*0.04*	0.06ab	*0.01*	0.08	*0.01*	5.7	*0.72*
$CaCO_3$ nouv. (2)	A1(B)	5.13	0.12	*0.02*	0.11ab	*0.04*	0.19	*0.07*	1.7	*1.1*
$CaSO_4$ nouv. (2)	A1(B)	4.98	0.30	*0.11*	0.04ab	*0.00*	0.03	-	11	*5.8*
Mélange 80/20 (2)	A1(B)	5.06	0.18	*0.04*	0.04ab	*0.01*	0.09	*0.06*	6.8	*1.1*
Témoin (1) & (2)	B	5.35ab	0.19	*0.07*	0.05	*0.02*	0.18	*0.08*	5.7	*4.6*
$CaCO_3$ ancien (1)	B	5.79a	0.18	*0.02*	0.03	*0.01*	0.08	*0.02*	9.0	*2.6*
$CaSO_4$ ancien (1)	B	5.51ab	0.30	*0.06*	0.03	*0.00*	0.10	*0.03*	15	*3.1*
$CaCO_3$ nouv. (2)	B	5.28ab	0.16	*0.01*	0.10	*0.03*	0.22	*0.06*	2.4	*1.1*
$CaSO_4$ nouv. (2)	B	4.78b	0.42	*0.02*	0.12	*0.01*	0.16	*0.01*	5.3	*0.68*
Mélange 80/20 (2)	B	4.95b	0.24	*0.04*	0.08	*0.04*	0.10	*0.05*	4.5	*3.4*
Témoin (1) & (2)	B	5.24	0.15	*0.03*	0.03	*0.01*	0.08	*0.01*	7.5	*7.2*
$CaCO_3$ ancien (1)	B	5.70	0.20	*0.02*	0.01	*0.01*	0.05	*0.02*	30	*2.4*
$CaSO_4$ ancien (1)	B	5.14	0.29	*0.07*	0.06	*0.05*	0.06	*0.00*	7.2	*10*
$CaCO_3$ nouv. (2)	B	5.43	0.18	*0.01*	0.06	*0.02*	0.15	*0.05*	4.5	*1.8*
$CaSO_4$ nouv. (2)	B	5.00	0.28	*0.05*	0.07	*0.04*	0.14	*0.00*	6.0	*2.8*
Mélange 80/20 (2)	B	4.72	0.27	*0.03*	0.04	*0.01*	0.07	*0.03*	10	*4.2*

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

L'effet traitement sur la solution du sol se résume par une augmentation de la valeur du pH-H_2O (le maximum est observé pour le traitement carbonate), par l'absence d'effet significatif sur le nitrate par le $CaCO_3$, et un effet sur la mobilité des ions plus important pour le traitement sulfate en raison de sa plus grande solubilité. De façon générale, les traitements calciques augmentent le rapport Ca/Al dans la solution. Les effets après un an sont moindres que ceux après 5 ans, mais démontrent un effet initial plus ou moins rapide en fonction de la forme du produit appliqué.

4.1.3 Les racines fines (< 2 mm en diamètre)

4.1.3.1 La biomasse et la longueur des racines fines

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

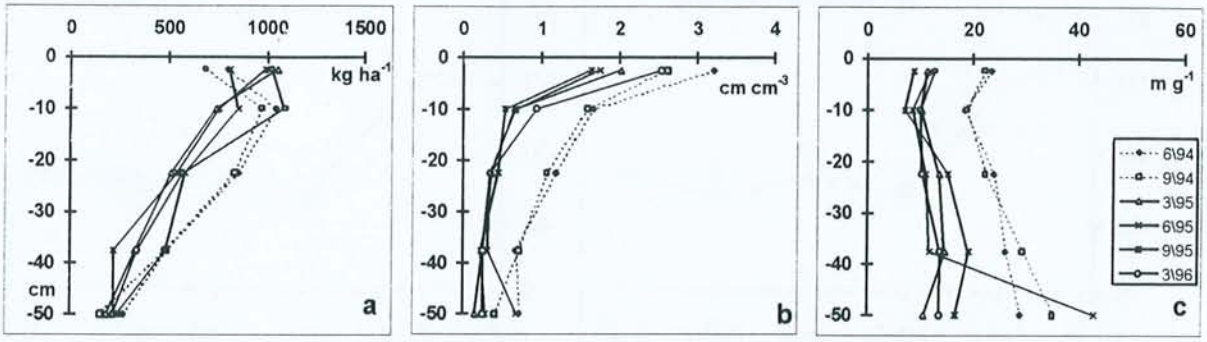


Figure 4.3 Distribution dans le témoin de la biomasse des racines fines en kg ha^{-1} (a), de la densité racinaire des racines fines en cm cm^{-3} (b), et de la longueur spécifique en m g^{-1} (c) dans le profil pour les six périodes d'échantillonnage (de juin 1994 à mars 1996) pour le site (1) de la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

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

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

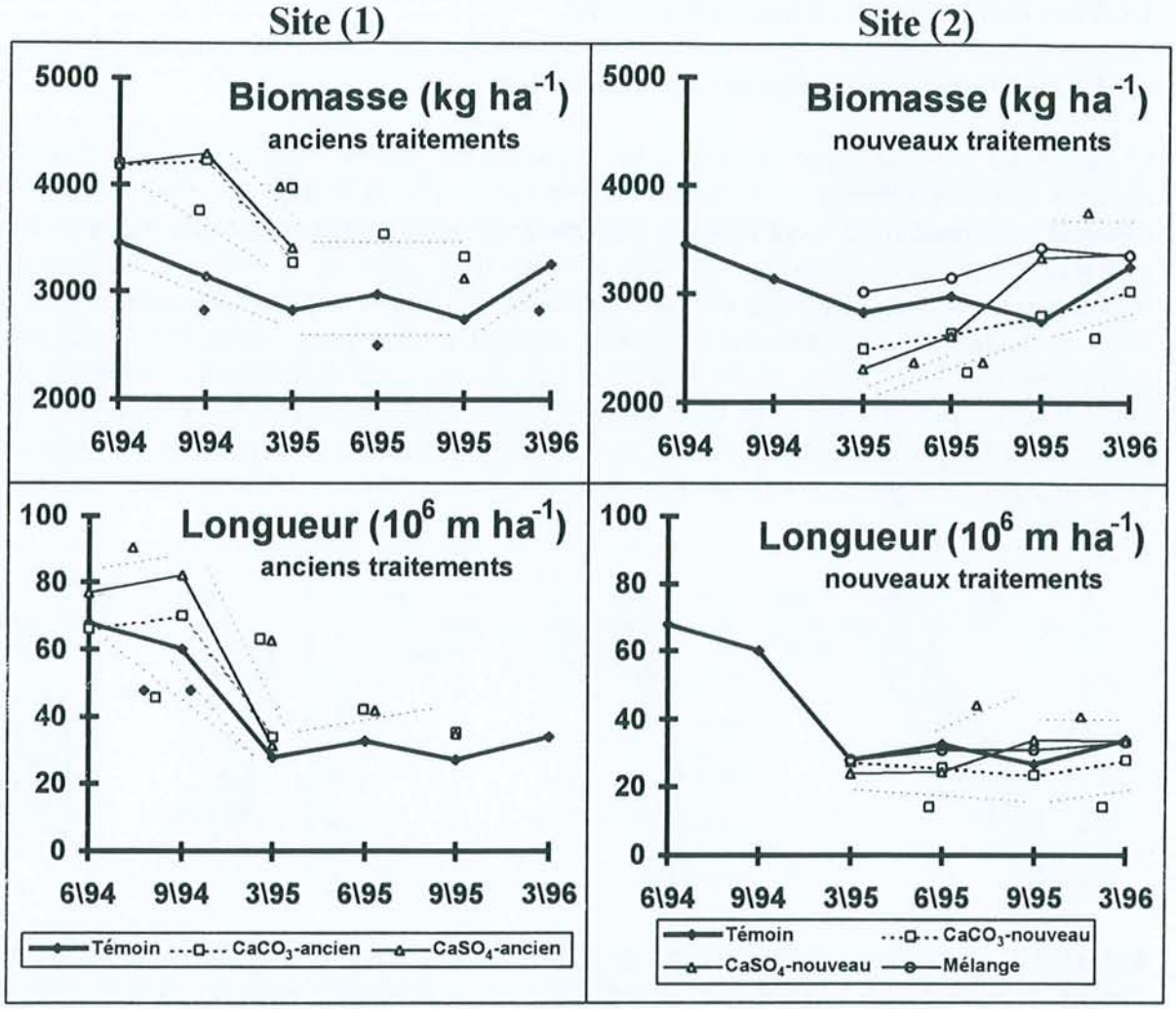


Figure 4.4 Evolution (de juin 1994 à mars 1996) de la biomasse (kg ha^{-1}) et de la longueur totale (10^6 m ha^{-1}) des racines fines pour les sites (1) et (2) de la Croix-Scaille (t-test utilisé pour valider les différences entre périodes au seuil de $p<0.05$, soit sur l'ensemble de 0-45 cm, soit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

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

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

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

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

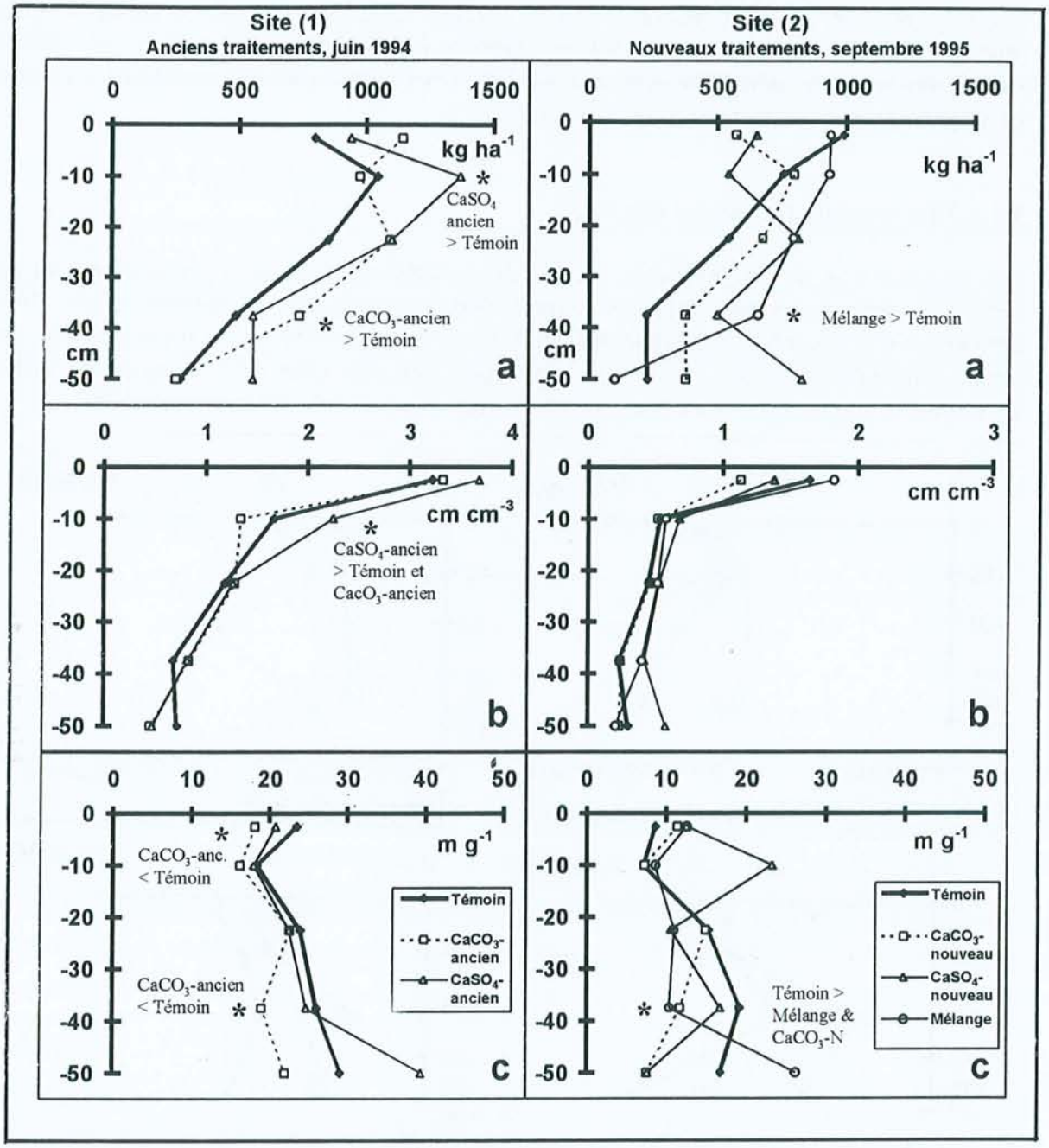


Figure 4.5 Distribution de la biomasse des racines fines en kg ha^{-1} (a), de la densité racinaire des racines fines en cm cm^{-3} (b) et de la longueur spécifique en m g^{-1} (c) dans les profils du sol des sites (1) et (2) de la Croix-Scaille (les différences significatives entre traitements sont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

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

4.1.3.2 La fraction des racines très fines

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

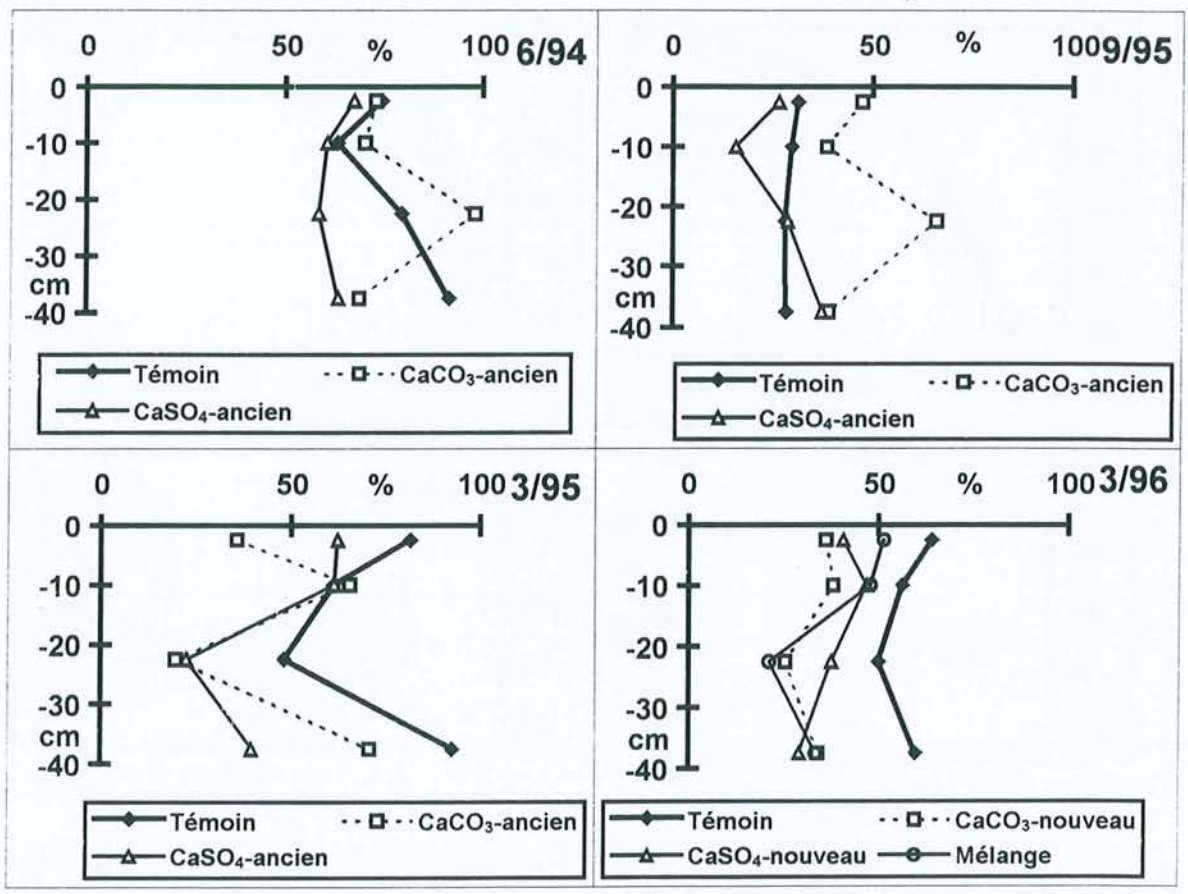


Figure 4.6 Distribution dans le profil du sol du pourcentage de la biomasse des racines très fines (< 0.5 mm diamètre) dans la classe fine (< 2.0 mm) basée deux répétitions par traitement et horizon.

classe très fine que dans le témoin et plus encore que dans le traitement sulfate. En revanche, l'échantillonnage en période 'hivernale' (mars 1995 et mars 1996) montre des résultats plutôt contraires : une fraction moins importante des racines très fines pour tous les traitements calciques, à la fois pour le site ancien (1) et les nouveaux traitements (site 2). L'hypothèse la plus vraisemblable est une liaison avec les processus de stockage, mortalité et développement racinaire. Un environnement plus favorable dans le traitement $CaCO_3$ se traduit par un investissement dans des racines fines dès le printemps puis, suite à une mortalité moins élevée (voir § 4.1.3.3 et 4.1.3.5), une fraction plus importante de racines très fines en été et en automne se développe. Au cours de la saison de croissance, une partie plus importante de ces racines grossit et passe dans la classe supérieure de 0.5 - 2.0 mm de diamètre pour le traitement carbonate comparé au traitement témoin. Les racines de cette classe ont une mortalité plus faible que celle des racines plus fines et ont un rôle majeur dans le stockage hivernal. Dès le printemps suivant, les réserves plus élevées dans les racines fines de 0.5 - 2.0 mm, permettent pour la période qui suit un développement plus important des radicelles. Cette tendance vers une fraction de racines très fines réduite, s'accorde d'ailleurs avec une longueur spécifique moins élevée (§ 4.1.3.1).

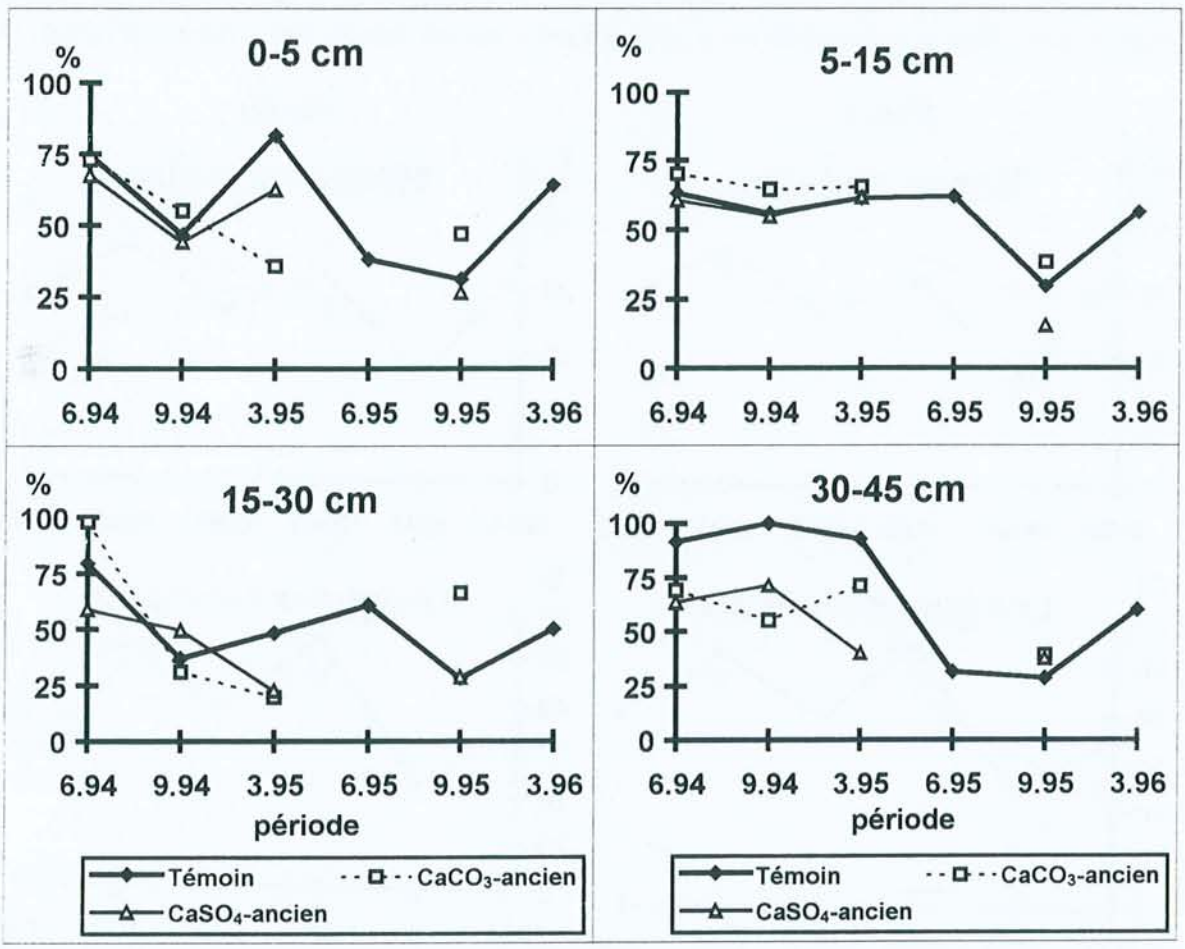


Figure 4.7 Evolution avec le temps du pourcentage de la biomasse des racines très fines (< 0.5 mm diamètre) dans la classe des racines fines (< 2.0 mm) pour quatre niveaux.

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

La distinction au sein de la classe des racines fines (< 2.0 mm diamètre) entre les classes de racines très fines (< 0.5 mm) et fines (0.5 - 2.0 mm) peut fournir des informations supplémentaires sur le développement racinaire. Lorsque le traitement ($CaCO_3$) a amélioré l'environnement (§ 4.1.1 : sol ; § 4.1.3.1 : augmentation de biomasse de racines fines), la fraction des racines très fines est plus élevée en été, mais par contre plus faible en hiver. Cela peut être dû à des effets de croissance, mortalité et stockage, qui agissent différemment selon les traitements.

4.1.3.3 Les racines mortes

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

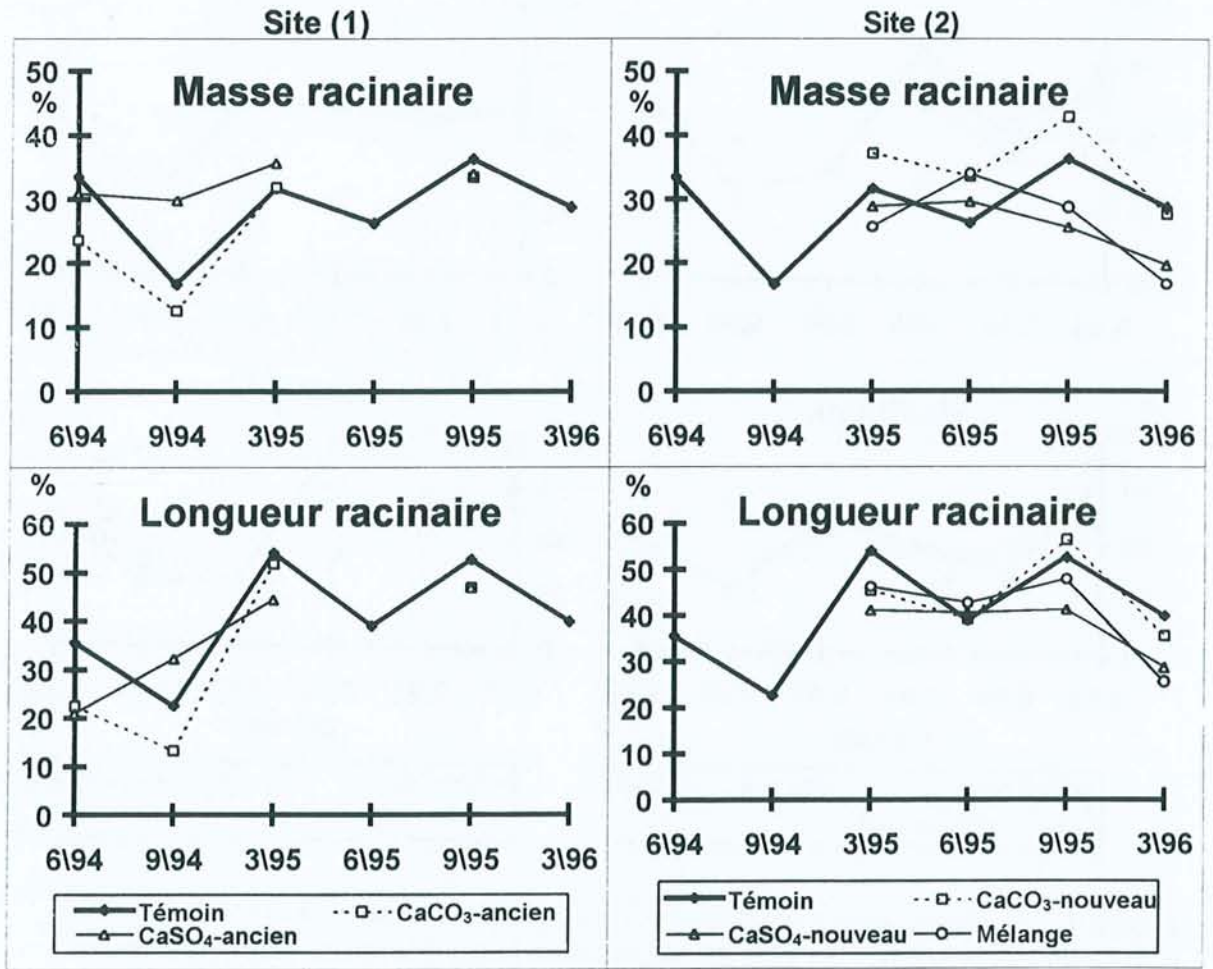


Figure 4.8 Evolution dans le temps du pourcentage des racines mortes (exprimé en masse et en longueur) pour les sites (1) et (2) de la Croix-Scaille.

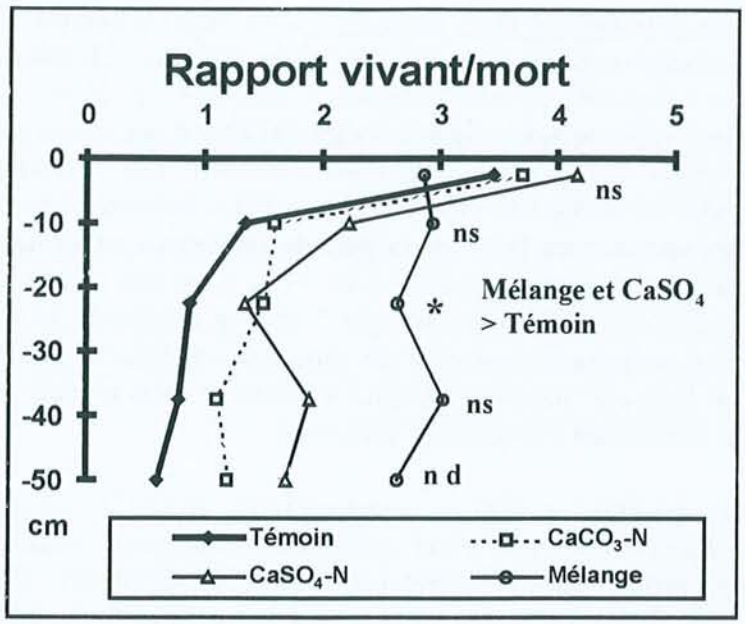


Figure 4.9 Rapport vivant/mort des racines fines dans le profil (basé sur la longueur pour le site (2) de la Croix-Scaille (stat. par horizon ; ns = non significatif et nd = non déterminé).

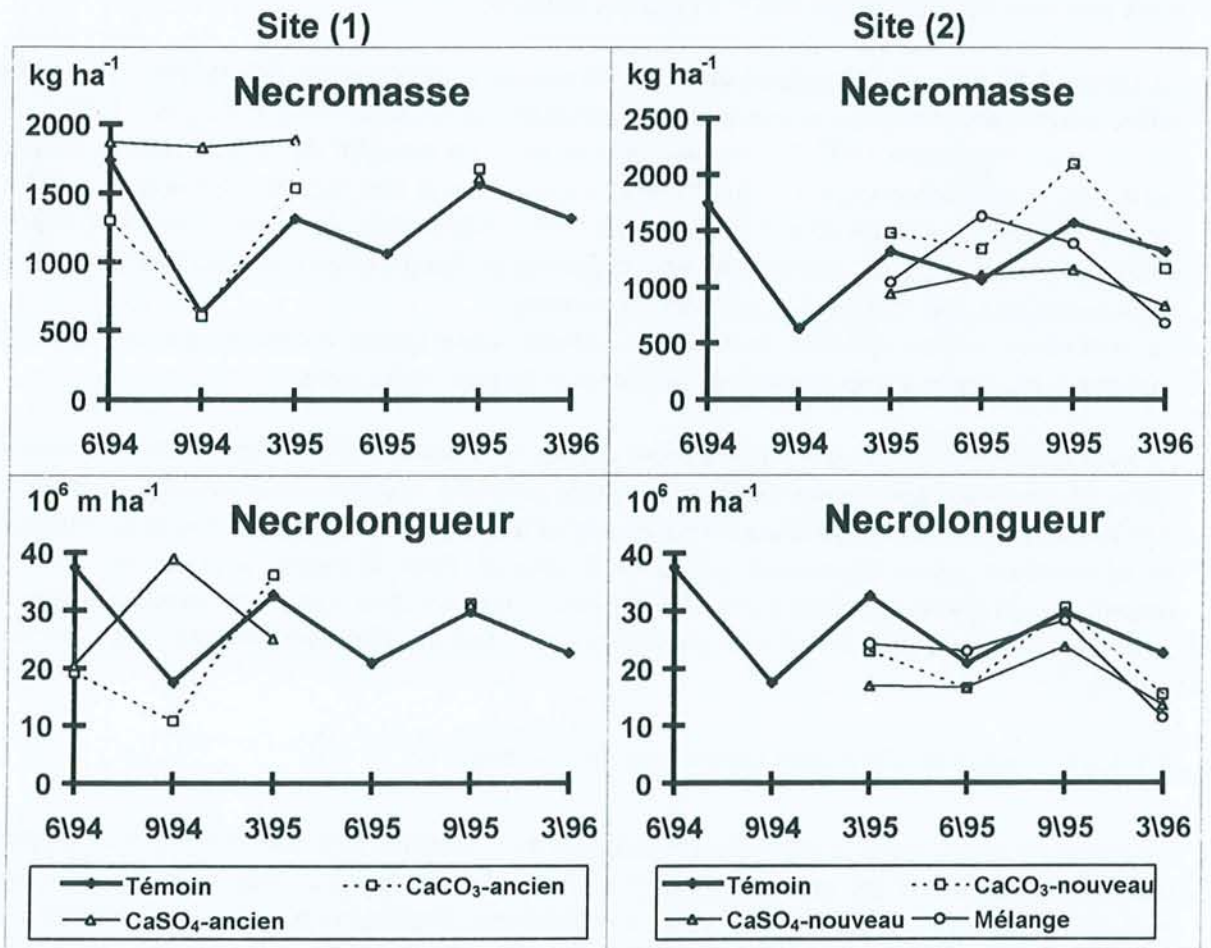


Figure 4.10 Evolution avec le temps de la masse et de la longueur totale des racines fines mortes pour les sits (1) et (2) de la Croix-Scaille.

Le nombre de répétitions par horizon et traitement étant faible (n = 2 de façon générale), les données ont été regroupées pour l'ensemble du profil et les courbes de la figure 4.8 doivent donc être lues avec précaution. Le traitement carbonate (après 4 ans, site 1) montre un pourcentage de racines mortes inférieur (pour la biomasse et la longueur) au témoin, tandis que le traitement sulfate a un taux parfois même plus élevé que le témoin. Les nouveaux traitements (site 2) ont un effet moindre sur la fraction morte des racines. La diminution de ces pourcentages en dessous de ceux du témoin vers la fin de la période de l'étude confirme le changement de dynamique décrit dans les anciens traitements (site 1). Il n'est pas clair si les taux plus élevés de la fraction morte pour le $CaCO_3$ nouveau (site 2) et pour la période de juin 1995, peuvent être interprétés comme indicateur d'un effet de choc par un apport élevé de $CaCO_3$ déséquilibrant le système, ou bien par une mortalité plus importante dans le bloc des nouveaux traitements par rapport au témoin liée à la sécheresse estivale.

En mars 1996, les trois traitements calciques avaient tous des rapports vivants/morts plus élevés dans tout le profil du sol (Figure 4.9 ; n = 8 par traitement et horizon). Ceci est significatif à $p<0.05$ dans le cas du profil total (0-55 cm) pour les trois traitements, mais significatif uniquement dans l'horizon 15-30 cm à $p<0.05$ pour les traitements Mélange et $CaSO_4$-Nouveau par rapport au Témoin (Fig. 4.9). Les effets dans l'horizon 5-15 cm sont significatifs à $p<0.0512$, les effets dans l'horizon 30-45 cm ne sont pas significatifs, en raison de la variation importante dans le traitement Témoin (principalement) ; l'horizon 45-55 cm n'est pas testé individuellement (n = 2 pour cet horizon).

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

Le manque de répétitions n'a pas vraiment permis de s'assurer de la signification de tous les effets observés sur les racines mortes. Il semble pourtant - grâce à une tendance univoque - que le traitement $CaCO_3$ se caractérise à moyen terme par une quantité (ou proportion) de racines mortes moins importante que dans le témoin. Pour le sulfate ceci est pas net. Ces quantités et proportions varient avec les saisons et les réactions aux traitements sont rapides car elles présentent déjà les mêmes tendances que celles des expérimentations plus anciennes (4 ans).

4.1.3.4 La capacité d'échange cationique des racines

Le tableau 4.2 regroupe les résultats des analyses de 4 éléments occupant les sites du complexe d'échange racinaire (CEC racinaire totale = somme des quantités Ca, Mg, Al et K). pour deux périodes d'échantillonnage. Il y a peu de différences significatives en ce qui concerne les valeurs absolues sur ce complexe d'échange racinaire. Le traitement récent (site 2) $CaCO_3$ a des teneurs plus élevées en Al comparées aux traitements sulfate et mélange en juin 1995 ; mais cela est fortement lié à une CEC racinaire (totale) moindre pour ces deux traitements. Pour la période de septembre 1995, ces variations en CEC totale sont moins importantes.

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

Niveau	n	pH	CEC racinaire valeurs absolues					CEC racinaire valeurs relatives				rapport Ca/Al
			Mg	Al	Ca	K	totale	Mg	Al	Ca	K	mole/
		H_2O	$mmol_c . 100 g^{-1}$					%				mole
Juin 1995 ; site (2)												
traitement												
Témoin	8	4.45	0.56	2.22**ab**	2.23	5.57	10.58	6.4	54.5	8.89**b**	30.2**a**	0.44
$CaCO_3$-nouv. (2)	8	4.57	0.67	3.66**a**	2.03	1.66	8.02	9.7	44.7	30.1**a**	15.5**ab**	1.88
$CaSO_4$-nouv. (2)	8	4.55	0.14	1.69**b**	0.51	0.28	2.62	4.7	68.5	18.1**ab**	8.6**b**	0.78
Mélange (2)	8	4.53	0.28	2.21**b**	0.76	0.22	3.47	10.0	60.3	23.1**ab**	6.6**b**	1.01
couche (cm)												
0-5	8	4.40**c**	0.36	0.78**b**	1.34	0.72	3.19**b**	11.0	30.2b	42.4**a**	16.5	2.97**a**
5-15	8	4.48**bc**	0.61	2.47**ab**	2.38	4.80	10.25**a**	10.4	56.2a	14.7**b**	18.7	0.36**b**
15-30	8	4.60**ab**	0.23	2.40**ab**	0.69	1.52	4.84**b**	4.3	67.2a	11.5**b**	17.1	0.45**b**
30-45	8	4.64**a**	0.45	4.14**a**	1.13	0.70	6.41**b**	5.2	74.4a	11.7**b**	8.7	0.30**b**
Septembre 1995 ; sites (1) et (2)												
traitement												
Témoin	8	4.46**a**	0.18	1.58	0.31**b**	0.56	2.63	8.0	56.0	13.7**b**	22.2	0.44**b**
$CaCO_3$-ancien (1	8	4.60**a**	0.27	0.84	1.06**ab**	0.46	2.62	9.7	33.7	37.7**a**	18.9	8.79**a**
$CaSO_4$-ancien (1	8	4.45**b**	0.29	1.19	0.75**ab**	0.53	2.77	11.2	42.3	27.7**ab**	18.8	2.01**ab**
$CaCO_3$-nouv. (2)	8	4.53**a**	0.20	1.31	0.39**b**	0.25	2.15	10.4	57.5	21.1**ab**	11.0	0.71**ab**
$CaSO_4$-nouv. (2)	8	4.56**a**	0.14	1.11	0.56**b**	0.23	2.04	7.3	52.0	30.4**ab**	10.3	1.59**ab**
Mélange (2)	8	4.60**a**	0.32	1.29	1.44**a**	1.53	4.58	8.2	42.3	32.5**ab**	17.0	1.83**ab**
couche (cm)												
0-5	12	4.43**b**	0.28	0.60**b**	1.12	0.49	2.49	11.2	25.9**c**	44.2**a**	18.8	7.76**a**
5-15	12	4.47**b**	0.22	1.03**a**	0.71	0.49	2.45	9.6	43.3**b**	29.3**b**	17.8	1.40**b**
15-30	12	4.60**a**	0.26	1.59**a**	0.74	1.07	3.66	9.2	54.4**ab**	19.7**bc**	16.7	0.65**b**
30-45	12	4.64**a**	0.17	1.66**a**	0.44	0.32	2.59	6.5	65.6**a**	15.6**c**	12.2	0.49**b**

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

La comparaison des valeurs relatives montre (Tableau 4.2) l'augmentation significative de la proportion de Ca sur la CEC racinaire par le traitement $CaCO_3$ (en juin) du site récent (2) et aussi du traitement $CaCO_3$ (en septembre) du site ancien (1) par rapport au témoin. Par contre le K semble diminuer (significatif pour le $CaSO_4$-Nouveau et Mélange du site (2) en juin) et peut-être l'Al pour notamment les anciens traitements en septembre (non significatif). L'aluminium occupe une plus grande partie de la CEC racinaire en profondeur (significatif pour les deux périodes), et c'est l'inverse pour le Ca (significatif en septembre). Les effets sur le rapport Ca/Al de la CEC racinaire ne sont significatifs uniquement pour le $CaCO_3$-ancien par rapport au Témoin en septembre 1995. Néanmoins, pour la période de septembre, l'ordre des valeurs Ca/Al reflète bien l'effet plus important des traitements plus anciens, et l'effet plus rapide du traitement Mélange, et dans une moindre mesure celui du sulfate (site récent 2), comparé au témoin.

Il y a une interaction significative entre le traitement et la profondeur. Les données seront donc interprétées par la suite, par niveaux et particulièrement pour les horizons de surface (Tableau 4.3). La valeur de la CEC racinaire (valeur somme) n'a pas été modifiée significativement par les traitements. Par contre, l'occupation relative de l'Al a diminué significativement ($CaCO_3$ et $CaSO_4$, site 1) ou non-significativement ($CaCO_3$ et Mélange, site 2). Par échange, dans le $CaCO_3$ ancien (site 1), la présence relative du Ca a augmenté significativement, ainsi que le

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

traitement	n	somme	Al	Ca	Ca/Al
		$mmol_c$. 100 g^{-1}	%	%	rapport molaire
Témoin	8	3.10 (0.51)	50.0 (7.5) **a**	12.1 (2.6) **b**	0.51 (0.18) **b**
$CaCO_3$-Ancien (1)	4	2.62 (1.0)	15.5 (6.5) **b**	62.2 (12.3) **a**	17.3 (11.3) **a**
$CaSO_4$-Ancien (1)	4	2.68 (1.1)	20.9 (5.4) **b**	36.5 (4.1) **ab**	3.56 (1.29) **b**
$CaCO_3$-Nouveau (2)	8	3.26 (0.55)	40.7 (6.8) **ab**	32.9 (7.8) **ab**	2.04 (0.89) **b**
$CaSO_4$-Nouveau (2)	8	2.01 (0.29)	48.6 (8.9) **a**	34.6 (8.2) **ab**	1.98 (0.83) **b**
Mélange 80/20 (2)	8	2.78 (0.66)	37.8 (7.6) **ab**	36.5 (5.5) **ab**	2.18 (0.53) **b**

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

rapport Ca/Al de la CEC racinaire. Les autres traitements présentent la même tendance, mais les valeurs ne sont pas significatives ($p<0.05$) par rapport au témoin. Une fois de plus le sulfate n'a pas corrigé une toxicité éventuelle de l'Al (en n'augmentant pas clairement le rapport Ca/Al sur la CEC racinaire). Seul le traitement $CaCO_3$ a augmenté ce rapport à moyen-terme (5 ans).

Le complexe d'échange cationique des racines fines montre des différences, en valeurs absolues, d'occupation des sites d'échanges par l'Al et le Ca suite aux traitements calciques, et une variation de l'intensité des effets liée aux niveaux dans le profil du sol (plus de Ca en surface, plus d'Al en profondeur). Exprimée en valeurs relatives par rapport à la CEC racinaire, il s'avère que le traitement $CaCO_3$ ancien (site 1) a significativement augmenté la présence de Ca sur cette CEC racinaire, en réduisant celle de l'Al ; il en résulte un rapport Ca/Al plus élevé. Le sulfate se révèle peu efficace en conservant l'Al sur la CEC racinaire au cours de la première année (nouveau traitement), bien que cet Al ait significativement baissé après 5 ans (traitement ancien) par rapport au témoin. Ces effets sur le Ca ou le Ca/Al de la CEC racinaire ne sont que des tendances pour la première année car ils ne sont pas significatifs.

4.1.3.5 Le turnover des racines fines

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

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

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

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

traitement (site)	année	Dynamique des racines fines			biomasse moyenne	
		P	M	D	racines fines	Tr
		kg ha^{-1} an^{-1}	kg ha^{-1} an^{-1}	kg ha^{-1} an^{-1}	kg ha^{-1}	fois an^{-1}
site 1						
Témoin	1994	1532	4252	5208	3208	0.90
$CaCO_3$-ancien (1)		388	3250	2696	3752	0.48
$CaSO_4$-ancien (1)		1962	2328	2850	3621	0.59
Témoin	1995	1576	1188	1190	2727	0.51
$CaCO_3$-ancien (1)		1018	1182	986	2842	0.39
$CaSO_4$-ancien (1)		286	1224	1584	3120	0.24
site 2						
$CaCO_3$-nouv. (2)	1995	1600	1197	1498	2572	0.54
$CaSO_4$-nouv. (2)		2149	1238	1335	2587	0.65
Mélange 80/20 (2)		1874	1671	1972	3058	0.58

UNIVERSITÉ NANCY 1 BIBLIOTHÈQUE SCIENCES

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

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

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

4.1.3.6 La composition minérale des racines fines

Le tableau 4.5 présente, *in extenso*, les concentrations moyennes des éléments minéraux dans les racines fines pour tous les horizons et toutes les périodes (1994 et 1995). Il est à remarquer que les données de l'Al étant incomplètes pour l'année 1994, les moyennes pour l'Al et les rapports Ca/Al et Mg/Al sont basées sur un jeu de données plus restreint. D'une façon assez générale les teneurs de l'Al ont tendance à être un peu plus élevées et celles en Mg plus faibles dans les 3 traitements récents (site 2) par rapport aux trois traitements anciens (incl. Témoin). Ces différences - significatives uniquement pour le Mg dans l'horizon 0 à 5 cm - sont liées probablement à une hétérogénéité de la station (voir aussi l'annexe 4.1 données du sol). Les effets sur la teneur en Mn dans les racines (significatifs dans 3 horizons) peuvent se résumer par une teneur plus élevée dans les traitements $CaSO_4$-ancien et Témoin comparés au Mélange et $CaCO_3$-ancien. L'augmentation de la teneur en Ca et celle du rapport Ca/Al sont significatives pour les anciens $CaCO_3$ et $CaSO_4$ dans l'horizon 0 à 5 cm. Les effets des traitements sur la teneur en S, en P et en K sont moins univoques.

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

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

traitement (site)	n	Mg g kg^{-1}	Ca g kg^{-1}	Mn g kg^{-1}	Ca/Al mole/mole
Témoin	24	0.9 (0.1) **ab**	2.1 (0.2) **b**	0.3 (0.0) **a**	0.42 (0.08) **ab**
$CaCO_3$-ancien (1)	24	0.8 (0.1) **b**	2.5 (0.2) **b**	0.2 (0.0) **b**	0.45 (0.12) **ab**
$CaSO_4$-ancien (1)	16	1.0 (0.0) **ab**	3.8 (0.7) **a**	0.1 (0.0) **bc**	0.69 (0.18) **a**
$CaCO_3$-nouv. (2)	24	0.8 (0.0) **ab**	2.7 (0.3) **b**	0.2 (0.0) **b**	0.35 (0.05) **b**
$CaSO_4$-nouv. (2)	15	1.0 (0.1) **a**	2.7 (0.2) **b**	0.3 (0.0) **a**	0.53 (0.23) **ab**
Mélange 80/20 (2)	24	0.9 (0.1) **ab**	2.4 (0.2) **b**	0.1 (0.0) **c**	0.44 (0.08) **ab**

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

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

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

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

traitement	couche cm	S	P	K	Ca	Mg	Mn	Al	Ca/Al mole/mole	Mg/Al mole/mole
		composition minérale en g kg^{-1}								
Témoin	0-5	1.7 (0.3)	0.9 (0.1)	3.8 (0.8) **b**	4.7 (1.1) **ab**	1.1 (0.1) **ab**	0.2 (0.0) **ab**	1.5 (0.6)	0.92 (0.15) **b**	0.50 (0.09)
$CaCO_3$-ancien (1)		1.2 (0.2)	0.6 (0.1)	3.1 (0.8) **b**	5.9 (1.1) **a**	1.1 (0.2) **ab**	0.1 (0.0) **ab**	1.3 (0.5)	1.73 (0.24) **a**	0.51 (0.08)
$CaSO_4$-ancien (1)		1.5 (0.2)	0.7 (0.0)	6.2 (1.2) **a**	5.6 (1.0) **a**	1.4 (0.2) **a**	0.3 (0.0) **a**	1.0 (0.5)	1.79 (0.81) **ab**	1.12 (0.69)
$CaCO_3$-nouv. (2)		1.3 (0.2)	0.6 (0.1)	2.3 (0.4) **b**	3.3 (0.6) **ab**	0.7 (0.1) **b**	0.1 (0.0) **ab**	2.7 (0.7)	1.14 (0.38) **ab**	0.38 (0.09)
$CaSO_4$-nouv. (2)		1.4 (0.0)	0.8 (0.1)	3.0 (0.5) **b**	2.7 (0.2) **b**	0.8 (0.1) **b**	0.2 (0.1) **ab**	3.1 (0.4)	0.63 (0.08) **b**	0.30 (0.03)
Mélange 80/20 (2)		1.3 (0.1)	0.8 (0.1)	2.6 (0.2) **b**	3.3 (0.3) **ab**	0.9 (0.1) **b**	0.1 (0.0) **b**	2.5 (0.1)	0.89 (0.06) **b**	0.38 (0.03)
Témoin	5-15	1.8 (0.3)	0.7 (0.1)	3.6 (0.6)	4.2 (1.1)	1.1 (0.2)	0.2 (0.0)	2.4 (0.9)	0.39 (0.08)	0.26 (0.05)
$CaCO_3$-ancien (1)		1.3 (0.2)	0.6 (0.1)	4.5 (1.3)	4.6 (0.8)	1.1 (0.2)	0.1 (0.0)	2.9 (1.3)	0.51 (0.17)	0.27 (0.11)
$CaSO_4$-ancien (1)		1.2 (0.1)	0.6 (0.1)	4.5 (0.9)	3.8 (0.5)	1.2 (0.2)	0.2 (0.0)	3.5 (1.4)	0.29 (0.06)	0.15 (0.02)
$CaCO_3$-nouv. (2)		1.2 (0.3)	0.5 (0.1)	2.7 (0.5)	2.3 (0.5)	0.7 (0.1)	0.2 (0.0)	4.5 (0.5)	0.33 (0.05)	0.17 (0.02)
$CaSO_4$-nouv. (2)		1.9 (0.3)	0.7 (0.1)	3.9 (0.5)	2.7 (0.3)	0.8 (0.1)	0.2 (0.1)	6.1 (1.3)	0.33 (0.06)	0.18 (0.05)
Mélange 80/20 (2)		1.2 (0.1)	0.6 (0.1)	2.6 (0.5)	2.3 (0.6)	0.8 (0.1)	0.1 (0.0)	3.3 (0.6)	0.53 (0.15)	0.29 (0.05)
Témoin	15-30	1.6 (0.3) **abc**	0.5 (0.1) **ab**	4.2 (1.0)	4.4 (0.9)	1.1 (0.1)	0.2 (0.0) **a**	4.1 (1.3)	0.23 (0.06)	0.17 (0.03)
$CaCO_3$-ancien (1)		0.8 (0.2) **c**	0.3 (0.1) **b**	4.9 (1.2)	3.7 (0.9)	0.9 (0.1)	0.1 (0.0) **c**	3.1 (1.2)	0.38 (0.14)	0.17 (0.03)
$CaSO_4$-ancien (1)		0.9 (0.2) **bc**	0.5 (0.1) **ab**	4.1 (0.9)	3.5 (0.5)	1.2 (0.1)	0.2 (0.0) **a**	5.2 (2.1)	0.18 (0.03)	0.12 (0.02)
$CaCO_3$-nouv. (2)		1.8 (0.4) **ab**	0.4 (0.0) **ab**	3.2 (0.7)	2.4 (0.3)	0.8 (0.1)	0.2 (0.1) **abc**	10.3 (3.6)	0.20 (0.03)	0.11 (0.02)
$CaSO_4$-nouv. (2)		1.2 (0.2) **abc**	0.4 (0.1) **ab**	4.1 (0.9)	3.4 (0.9)	0.8 (0.1)	0.2 (0.0) **ab**	8.0 (1.3)	0.32 (0.08)	0.12 (0.02)
Mélange 80/20 (2)		2.1 (0.2) **a**	0.7 (0.1) **a**	3.3 (0.6)	2.2 (0.4)	0.9 (0.1)	0.1 (0.0) **bc**	7.5 (1.2)	0.20 (0.02)	0.15 (0.02)
Témoin	30-45	1.3 (0.2)	0.5 (0.1)	5.0 (1.2)	3.0 (0.7)	1.2 (0.1)	0.2 (0.1) **ab**	5.3 (1.7)	0.12 (0.02)	0.11 (0.02)
$CaCO_3$-ancien (1)		0.9 (0.2)	0.4 (0.1)	4.3 (0.8)	2.3 (0.5)	1.2 (0.2)	0.1 (0.0) **b**	5.5 (2.4)	0.15 (0.08)	0.14 (0.06)
$CaSO_4$-ancien (1)		1.8 (0.4)	0.8 (0.2)	4.8 (0.4)	3.8 (0.9)	1.2 (0.3)	0.2 (0.0) **a**	5.8 (2.5)	0.15 (0.05)	0.09 (0.02)
$CaCO_3$-nouv. (2)		2.4 (1.3)	0.5 (0.1)	5.7 (1.5)	1.8 (0.2)	0.8 (0.2)	0.2 (0.1) **ab**	10.6 (1.7)	0.14 (0.03)	0.09 (0.01)
$CaSO_4$-nouv. (2)		1.0 (0.1)	0.4 (0.0)	3.8 (0.6)	1.8 (0.3)	0.8 (0.1)	0.1 (0.0) **ab**	10.2 (1.2)	0.12 (0.02)	0.09 (0.02)
Mélange 80/20 (2)		1.9 (0.7)	0.5 (0.1)	4.1 (0.8)	1.7 (0.2)	0.9 (0.1)	0.1 (0.0) **b**	8.6 (1.6)	0.14 (0.02)	0.14 (0.02)
Témoin	45-55	1.5 (0.3)	1.2 (0.4)	7.6 (1.6)	6.8 (2.2)	1.7 (0.3)	0.3 (0.1)	1.0 (1.0)		
$CaCO_3$-ancien (1)		1.0 (0.5)	0.4 (0.3)	5.9 (2.2)	4.0 (1.3)	1.5 (0.5)	0.1 (0.0)	1.5 (1.5)		
$CaSO_4$-ancien (1)		1.3 (0.6)	0.6 (0.2)	5.5 (1.1)	5.1 (1.3)	1.3 (0.3)	0.1 (0.0)	2.2 (2.1)		
$CaCO_3$-nouv. (2)		-	0.3 (0.1)	2.5 (0.3)	2.3 (0.2)	0.6 (0.0)	0.1 (0.1)	8.9 (9.0)		
$CaSO_4$-nouv. (2)		-	0.3 (-)	2.4 (-)	1.9 (-)	0.5 (-)	0.1 (-)	7.3 (-)		
Mélange 80/20 (2)		-	1.4 (-)	6.5 (-)	8.4 (-)	1.4 (-)	0.5 (-)	2.2 (-)		

erreur standard entre parenthèses

Tableau 4.7 Quantité moyenne d'éléments minéraux immobilisés dans les racines fines vivantes (en kg ha^{-1}) en 1995 pour les sites (1) et (2) de la Croix-Scaille.

	S	P	K	Ca	Mg	Mn	Al
	composition moyenne en kg ha^{-1}						
Témoin	4.50	1.49	8.62	5.68	2.42	0.69	16.36
$CaCO_3$-ancien (1)	3.78	1.31	9.85	10.40	2.73	0.24	18.02
$CaSO_4$-ancien (1)	4.15	1.75	13.13	8.32	3.19	0.85	25.66
$CaCO_3$-nouv. (2)	4.32	1.25	8.76	6.28	1.93	0.42	18.43
$CaSO_4$-nouv. (2)	3.65	1.49	9.38	6.80	2.01	0.46	17.70
Mélange 80/20 (2)	4.97	2.09	9.96	7.99	2.69	0.28	16.36

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

4.1.4 Les grosses racines

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

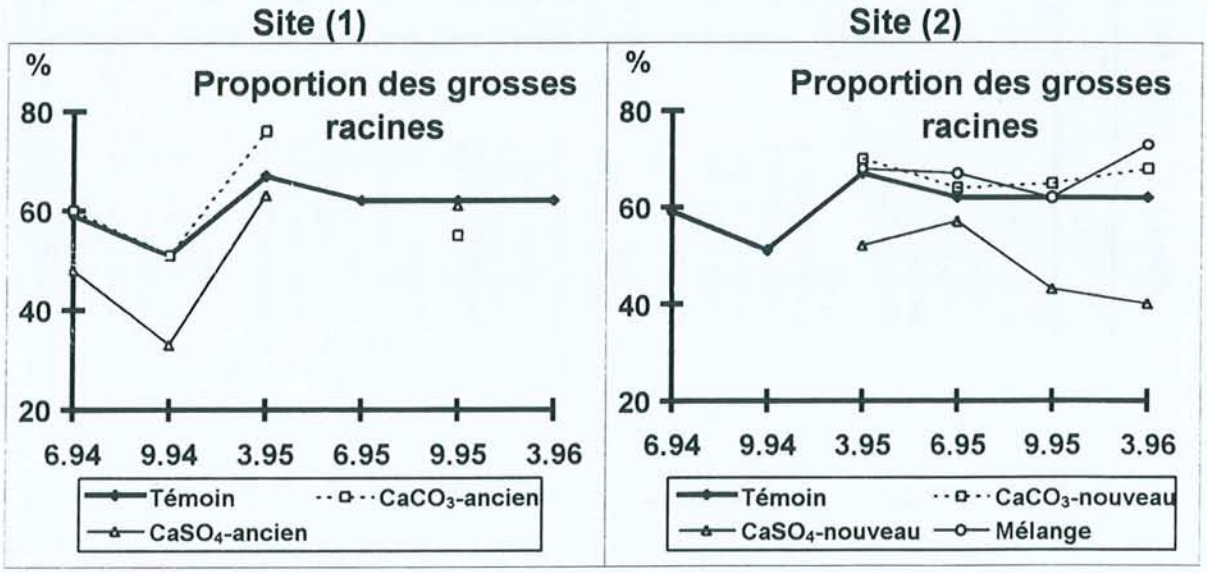


Figure 4.11 Evolution avec le temps de la proportion de masse des grosses racines sur l'ensemble des racines pour les sites (1) et (2) de la Croix-Scaille.

Cette figure montre, que l'évolution de la proportion des grosses racines dans le temps est similaire entre les traitements calciques et le témoin. D'autre part, il semble de nouveau y avoir une différence entre les traitements $CaCO_3$ et $CaSO_4$. Les traitements $CaCO_3$ s'avèrent avoir une proportion de la biomasse de grosses racines du même ordre de grandeur, voire légèrement supérieure au témoin, tandis que les deux traitements $CaSO_4$ ont une proportion plus faible que les autres traitements. Cette proportion éventuellement plus élevée des grosses racines dans le traitement $CaCO_3$ peut indiquer un effet de stock et de longévité supérieure (passant de la classe fine à la classe grosse) pour ces traitements ; il en était de même pour les classes des racines très fines et fines (§ 4.1.3.2).

Les traitements ne semblent pas avoir provoqué une réaction importante sur la biomasse des grosses racines. Néanmoins, il semble que la proportion des grosses racines sur l'ensemble des racines soit plus faible pour les traitements $CaSO_4$ que pour le témoin, et qu'elle soit un peu plus grande pour les amendements $CaCO_3$ que pour le témoin.

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

traitement	racines		morphotype ectomycorhizien (%)							
	M	N/l	A1	A2	B	C1	C2oth	C2(X)	C2tot	Ctot
3.1995										
$CaCO_3$ ancien (1)	NS	NS	NS	NS	NS	-			+	NS
$CaSO_4$ ancien (1)	NS	NS	NS	NS	NS	NS			NS	NS
$CaCO_3$ nouveau (2)	NS	NS	NS	NS	NS	-			+	NS
$CaSO_4$ nouveau (2)	NS	NS	NS	NS	NS	NS			+	NS
Mélange 80/20 (2)	NS	NS	NS	+	+	-			NS	NS
6.1995										
$CaCO_3$ nouveau (2)	+	+	NS	NS	NS	NS	NS	NS	NS	NS
$CaSO_4$ nouveau (2)	+	NS	NS	NS	NS	NS	NS	NS	NS	NS
Mélange 80/20 (2)	NS	NS	NS	+	NS	NS	NS	NS	NS	NS
9.1995										
$CaCO_3$ ancien (1)	NS	NS	NS	NS	NS	-	+	NS	+	NS
$CaSO_4$ ancien (1)	NS	NS	NS	NS	NS	-	+	NS	NS	NS
$CaCO_3$ nouveau (2)	NS	NS	NS	NS	NS	NS	NS	NS	NS	NS
$CaSO_4$ nouveau (2)	NS	NS	NS	NS	NS	NS	NS	-	NS	NS
Mélange 80/20 (2)	NS	NS	NS	NS	NS	-/+	NS	NS	NS	NS
3.1996										
$CaCO_3$ nouveau (2)	-	-	NS	NS	-	NS	NS	NS	-	NS
$CaSO_4$ nouveau (2)	NS	NS	NS	NS	-	NS	NS	NS	NS	NS
Mélange 80/20 (2)	-	NS	NS	NS	NS	NS	NS	NS	NS	NS

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

4.1.5 Les mycorhizes

Le tableau 4.8 regroupe les résultats des recensements des mycorhizes sur les racines fines. Les périodes de juin et de septembre 1994 sont exclues afin d'éviter le biais lié a l'apprentissage de la reconnaissance des types morphologiques. Les effets traitements sur le nombre total des mycorhizes, ou le nombre par cm de longueur racinaire, dépendent de la saison. En juin 1995, il y a eu des effets positifs significatifs pour le $CaCO_3$ et le $CaSO_4$ (site 2), et en mars 1996 des effets négatifs significatifs pour le $CaCO_3$ nouveau et le Mélange (site 2).
Les effets sur les morphotypes ectomycorhiziens sont plus facilement interprétables. Le type A2 a bénéficié du traitement Mélange (significatif pour deux périodes), et, en général, le type C2tot augmente au détriment du type C1 après les traitements calcaires. Le type B montre soit une augmentation, soit une diminution significative, selon la période.

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

traitement	morphotypes ectomycorhiziens (%)					
	A1	A2	B	C1	C2tot	Ctot
toutes les dates d'échantillonnage						
Témoin	ns	ns	d>a,b,c	c,d>b,c>a	a>b,c>c,d	ns
$CaCO_3$-ancien (1)	a>c	ns	ns	ns	ns	ns
$CaSO_4$-ancien (1)	ns	ns	ns	ns	ns	ns
$CaCO_3$-nouv. (2)	ns	ns	ns	d>a,b,c	a,b,c>d	ns
$CaSO_4$-nouv. (2)	a>b,c,d	a>b,c,d	a>b,c,d	d>b,c>a	a>d	b,c,d>a
Mélange 80/20 (2)	a>b,c,d	ns	ns	d>b,c>a,b	a,b>b,c,d	ns
1995						
Témoin	ns	ns	ns	c>b,c>a	a>b,c	ns
$CaCO_3$-ancien (1)	a>c	ns	ns	ns	ns	ns
$CaSO_4$-ancien (1)	ns	ns	ns	ns	ns	ns
$CaCO_3$-nouv. (2)	ns	ns	ns	ns	ns	ns
$CaSO_4$-nouv. (2)	a>b,c	a>b,c	a>b,c	b,c>a	ns	ns
Mélange 80/20 (2)	a>b,c	ns	ns	b,c>a,b	a>c	ns

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

Les variations saisonnières sont représentées par la figure 4.12 et le tableau 4.9. Comme le montre cette figure 4.12, les variations saisonnières sont globalement les mêmes pour tous les traitements. Ceci est vrai à l'exception du type A1 (Témoin) et du type B (Témoin et $CaCO_3$ nouveau, site 2), pour lesquelles cette variation n'est pas significative. En effet, la variation observée est due à une seule valeur élevée. Les évolutions au cours du temps sont caractérisées par la diminution du type C2(tot) au bénéfice du type C1 (Figure 4.12 ; Tableau 4.9). D'autres tendances de moindre ampleur apparaissent. Après mars 1995 les types A1, A2 et B régressent pour certains traitements ($CaCO_3$ ancien du site 1 ; $CaSO_4$ et Mélange nouveau du site 2). Quand on se limite à l'année 1995, en excluant l'effet de l'hiver entre septembre 1995 et mars 1996, on voit que le nombre d'évolutions à l'intérieur de la même saison est relativement limité.

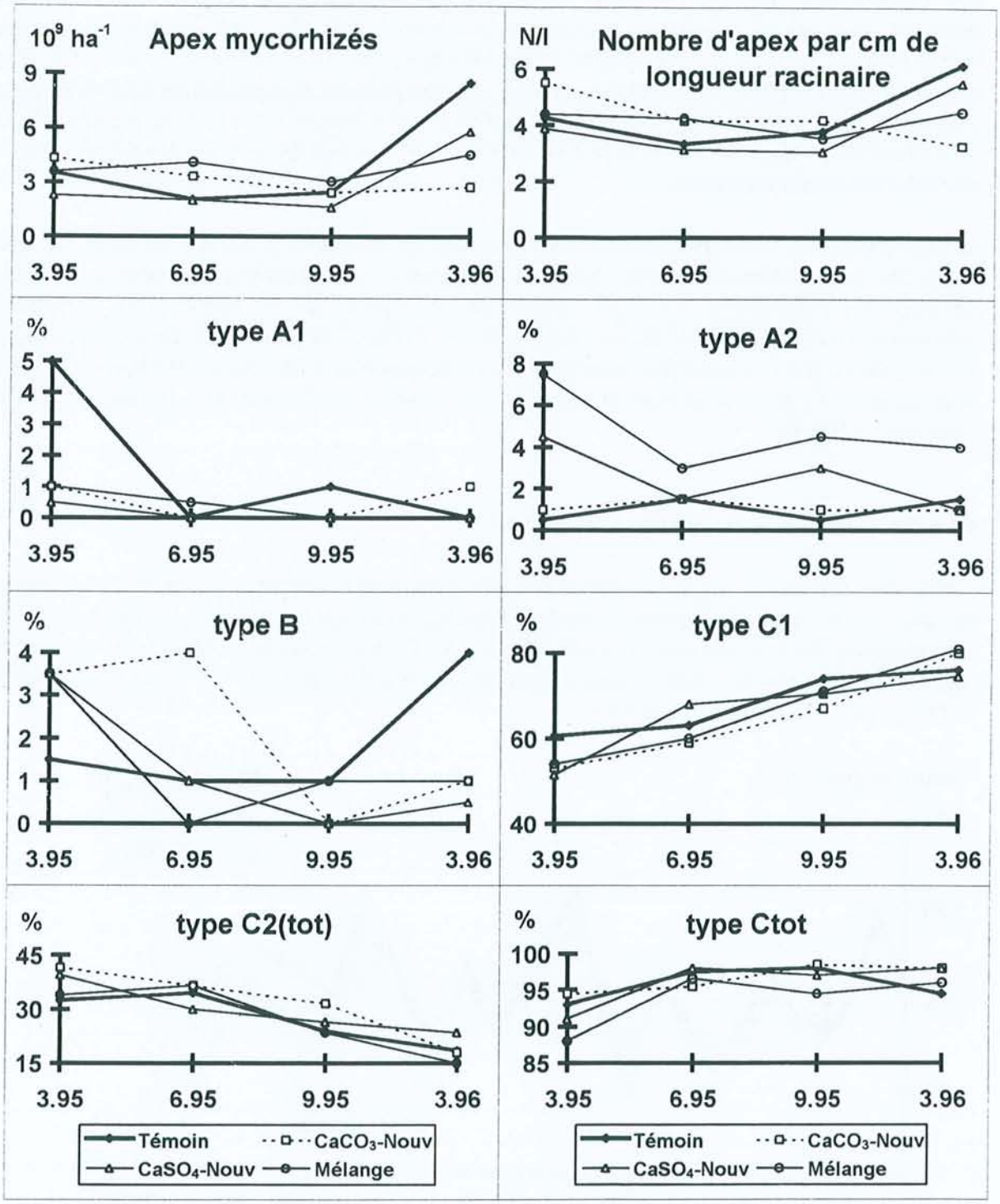


Figure 4.12 Variation saisonnière du nombre d'apex mycorhizés, du nombre d'apex par cm de longueur de racine fine et proportion relative des morphotypes ectomycorhiziens (moyenne sur 0-15 cm pour la site (2) de la Croix-Scaille).

Les changements de la composition mycorhizienne se produisent là où les changements racinaires sont les plus importants (taux de turnover § 4.1.3.5). Pour les deux nouveaux traitements qui sont les plus réactifs ($CaSO_4$, Mélange ; site 2) en raison de la solubilité plus élevée du produit sulfate, les changements dans la composition mycorhizienne sont également plus importants. Cela indique que certains morphotypes s'installent à un autre moment de la succession mycorhizienne. Le modèle de colonisation des racines âgées n'est donc pas le même que celui des racines jeunes.

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

4.1.6 La croissance et la nutrition des arbres

L'effet des traitements sur la croissance des arbres est évalué uniquement sur les peuplements du site 1, à l'aide de mesures dendrochronologiques qui permettent, à posteriori, la détermination de la croissance annuelle (Figure 4.13). La croissance radiale est augmentée significativement dès la première année pour les traitements $CaCO_3$ (+ 39 % en moyenne) et $CaSO_4$ (+ 44 %) comparée au témoin.

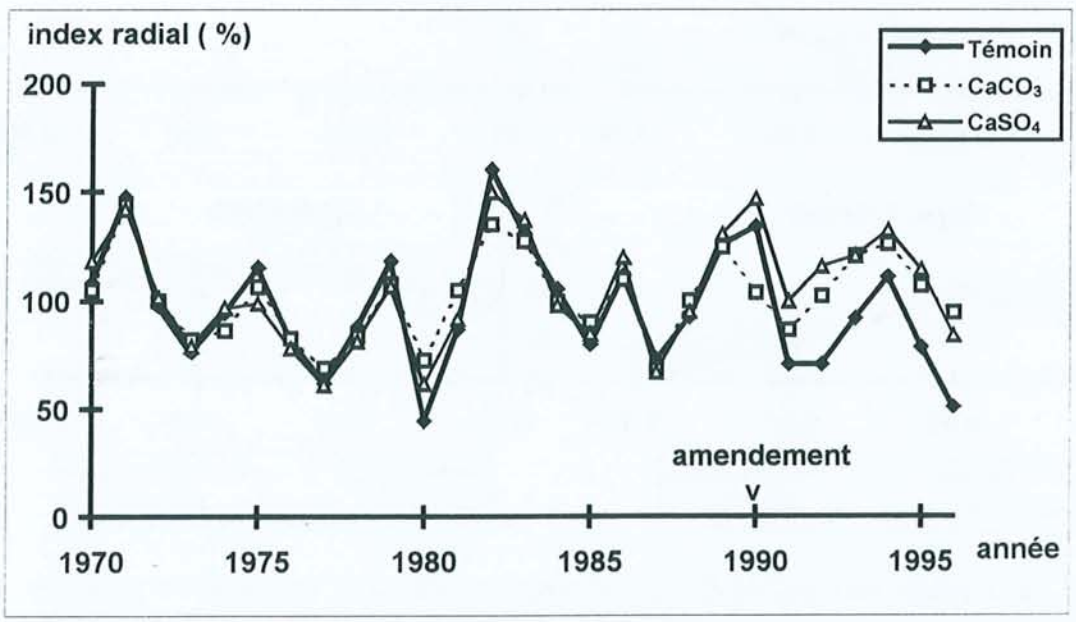


Figure 4.13 Croissance des arbres : évolution de l'index radial (dendrochronologique) pour les trois traitements du site (1) de la Croix-Scaille (analyses réalisées par J-F Picard)

Le tableau 4.10 montre que la nutrition foliaire est améliorée significativement pour le Ca dans les deux traitements anciens (site 1). Les 3 nouveaux amendements n'atteignent pas (encore) le seuil de signification de $p<0.05$. A l'opposé, la nutrition en N est significativement ($CaCO_3$ nouveau) ou non-significativement ($CaCO_3$ ancien, Mélange) plus faible dans les amendements carbonate par rapport au témoin. Les concentrations du Mn ont une tendance vers des valeurs plus élevées pour les traitements $CaSO_4$ (surtout site 1). Ce phénomène a déjà été observé pour les teneurs en Mn des racines fines avec ce même traitement $CaSO_4$ après un an d'expérience.

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

traitement	année	N	S	P	K	Ca	Mg	Mn
					g kg^{-1}			
Témoin	1992	17	1.4	1.6	5.2	3.9	0.68	0.60
$CaCO_3$-ancien (1)	1992	13	1.2	1.0	4.3	5.6	0.95	1.1
$CaSO_4$-ancien (1)	1992	23	1.7	1.9	4.9	6.7	2.1	2.7
Témoin	1993	23	1.4	1.5	7.1	2.8	0.84	0.94
		0.88	*0.01*	*0.03*	*0.34*	*0.87*	*0.10*	*0.65*
$CaCO_3$-ancien (1)	1993	22	1.4	1.3	7.2	4.3	0.86	0.82
		0.62	*0.06*	*0.17*	*0.45*	*0.28*	*0.14*	*0.10*
$CaSO_4$-ancien (1)	1993	22	1.4	1.5	8.3	6.1	0.86	1.2
		1.2	*0.14*	*0.16*	*0.38*	*0.13*	*0.03*	*0.48*
Témoin	1996	**26a**	1.5	1.6	7.3	**2.8b**	0.92	0.76
		0.45	*0.05*	*0.11*	*0.08*	*0.30*	*0.08*	*0.47*
$CaCO_3$-ancien (1)	1996	**24ab**	1.4	1.4	8.3	**6.7a**	1.0	0.53
		0.58	*0.03*	*0.10*	*0.39*	*0.66*	*0.19*	*0.03*
$CaSO_4$-ancien (1)	1996	**26a**	1.6	1.6	8.4	**6.0a**	1.0	1.0
		1.20	*0.08*	*0.09*	*0.53*	*0.80*	*0.10*	*0.23*
$CaCO_3$-nouv. (2)	1996	**23b**	1.4	1.5	6.0	**3.9b**	1.3	0.77
		0.65	*0.03*	*0.07*	*1.3*	*0.53*	*0.11*	*0.39*
$CaSO_4$-nouv. (2)	1996	**26a**	1.5	1.8	7.0	**4.6b**	1.0	0.94
		0.93	*0.05*	*0.09*	*1.7*	*0.16*	*0.26*	*0.53*
Mélange 80/20 (2)	1996	**24ab**	1.5	1.8	8.0	**4.7b**	1.1	0.67
		0.85	*0.12*	*0.02*	*0.37*	*0.67*	*0.06*	*0.08*

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

Les analyses de productivité des arbres et de leur nutrition montrent une stimulation de la croissance radiale d'environ 40 % pour les deux traitements calciques après 4 ans; ces effets sont décelables dès la première année. Les effets des nouveaux traitements sur la croissance n'ont pas été déterminés.
Ceci corrobore l'amélioration significative de la nutrition en Ca des feuilles pour les deux traitements anciens, alors qu'il n'y a qu'une tendance pour le site 2 plus récent où les effets ne sont pas (encore) significatifs ($p<0.05$).

4.2 Généralisations sur les dix sites

4.2.1 Le sol

Le tableau 4.11 présente les effets des traitements calciques ($CaCO_3$ ou comparable) sur les paramètres du sol. Cela se résume en un effet positif et significatif sur le pH, le Ca échangeable, la CEC, le taux de saturation et le rapport Ca/Al. Les conséquences sont, selon les sites, significativement positives pour le Mn et le Mg échangeables et négatives pour l'Al échangeable. Le K échangeable est significativement réduit par l'amendement (pour 6 des sites et pour au moins un horizon). L'effet plutôt positif de l'amendement est donc dominant, malgré une action négative sur le K. Celle-ci, est d'ailleurs souvent localisée en surface, et pourrait indiquer un lessivage de cet élément. La plupart des effets significatifs sont également localisés dans les premiers horizons du sol. Les effets significatifs dans les couches plus profondes concernent essentiellement les valeurs du pH.

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

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

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

		paramètre											
site	niveau	pH-H_2O	pH-KCl	Mg	Ca	Mn	Na	K	Al^{3+}	H^+	CEC	S/T	Ca/Al^{3+}
1 Croix-Scaille	profil				+							+	+
Ancien	couche	0-5: +			0-45: +			5-15: -	0-5: -		0-5: +	0-15: +	0-45: +
2 Croix-Scaille	profil												
Nouveau	couche				0-5: +			30-45: -					
3 Fontainebleau	profil												
	couche												
4 Trembles	profil	+						-					
	couche							0-5: -					
5 Gaie Mariée	profil		+								-		
	couche		30-45: +			30-45: +		0-5: -					
6 Rond du May	profil												
	couche			45-60: +									
7 Bertranges	profil							-					
	couche												
8 Tronçais	profil	-	+				-		-				
	couche	0-5: -					15-30: -	15-30: -				15-30: -	
9 St.Anthonis	profil	+	+	+	+	+	+			-	+	+	+
35c	couche			5-30: +	0-30: +	0-15: +	15-30: +				0-5: +	0-5/15-30 +	0-5/15-30
10 St.Anthonis	profil	+	+	+	+					-		+	+
46a	couche	45-60: +	30-60: +	0-5: +	0-15: +						15-30: +	0-5: +	0-5: +

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

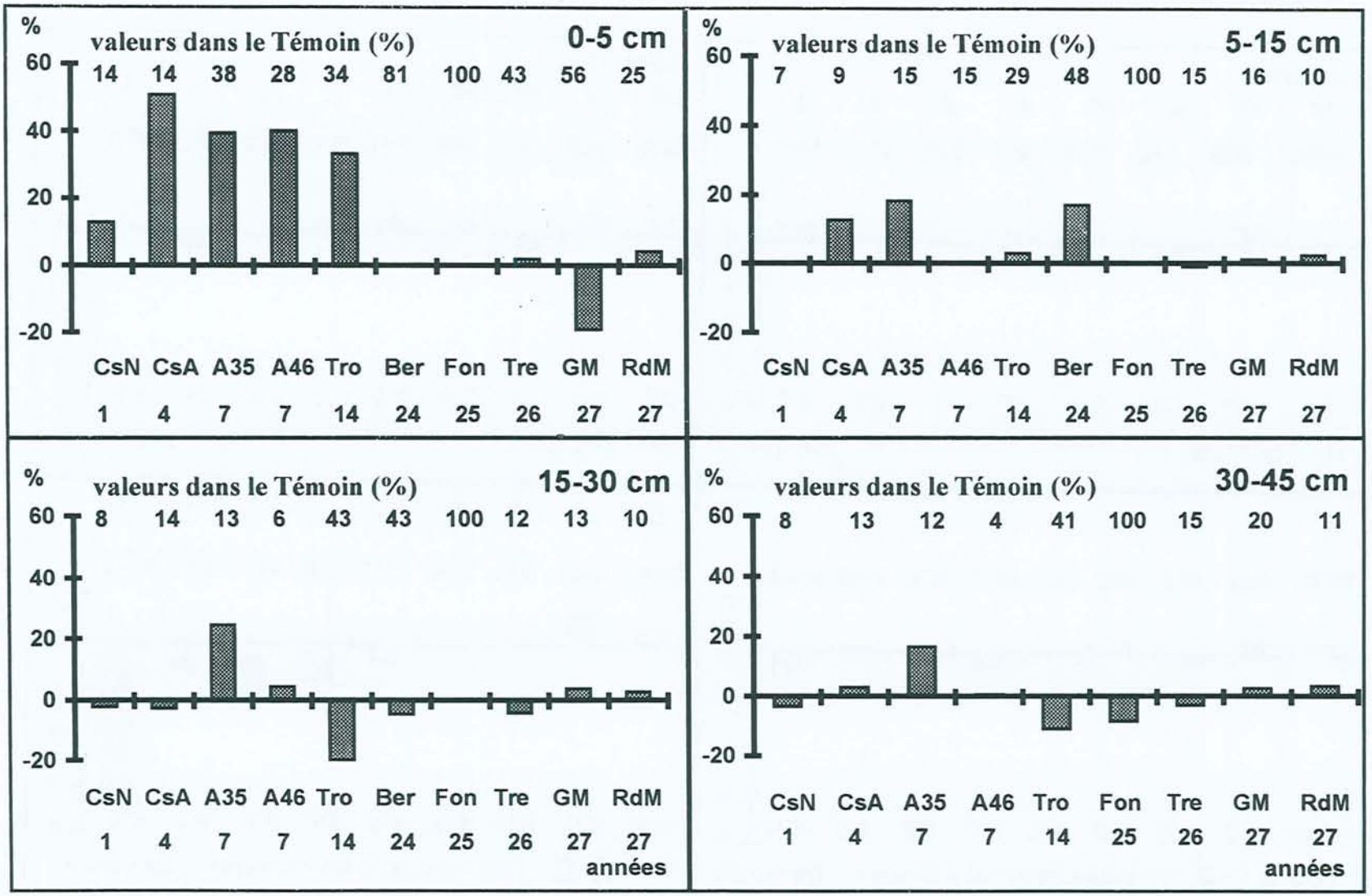


Figure 4.14 Effet de l'amendement (différences absolues) sur le taux de saturation en bases échangeables dans les horizons du sol en fonction du temps écoulé depuis l'application pour les 10 sites expérimentaux.

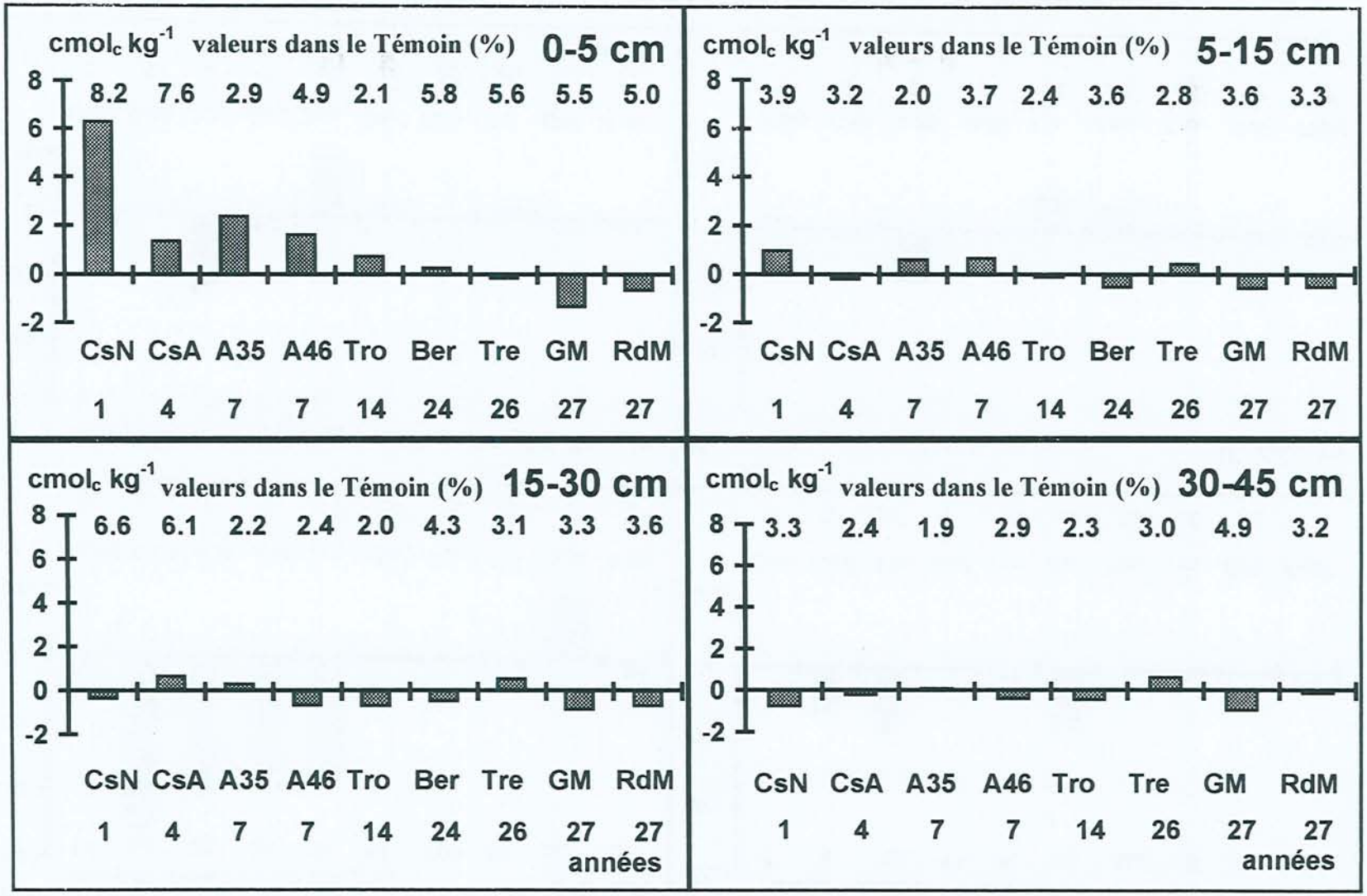


Figure 4.15 Effet de l'amendement (différences absolues) sur la CEC dans les horizons du sol en fonction du temps écoulé depuis l'application pour les 10 sites expérimentaux.

4.2.2 Les racines fines

4.2.2.1 La biomasse et la longueur des racines fines

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

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

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

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

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

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

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

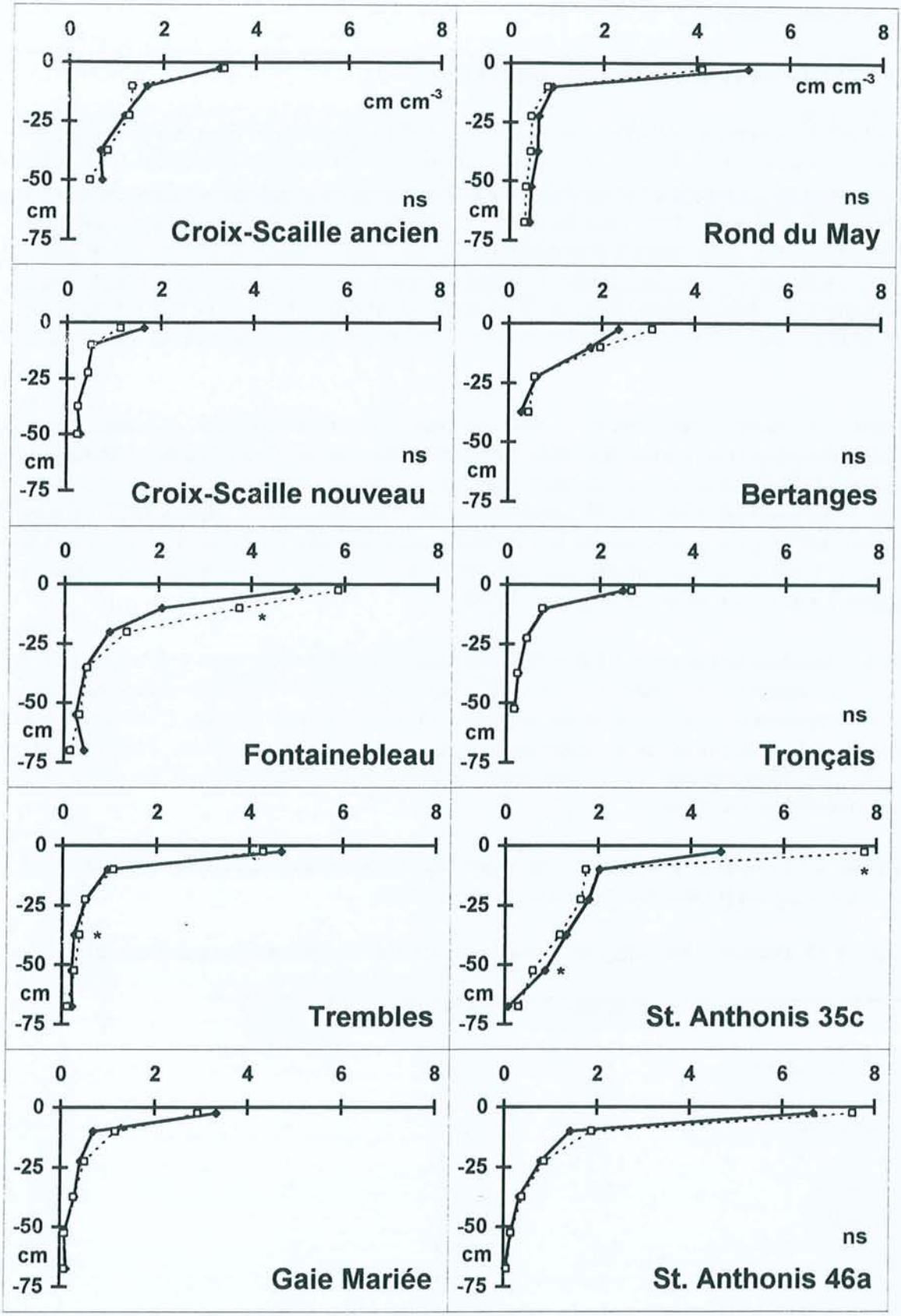


Figure 4.16 Densité en longueur (cm cm^{-3}) des racines fines par site en fonction de la profondeur (ligne et symbole plein = témoin ; ligne pointillée et symbole vide = Ca) ; les étoiles indiquent des différences à $p<0.05$ dans l'horizon considéré entre le Témoin et l'amendement et ns = non significatif.

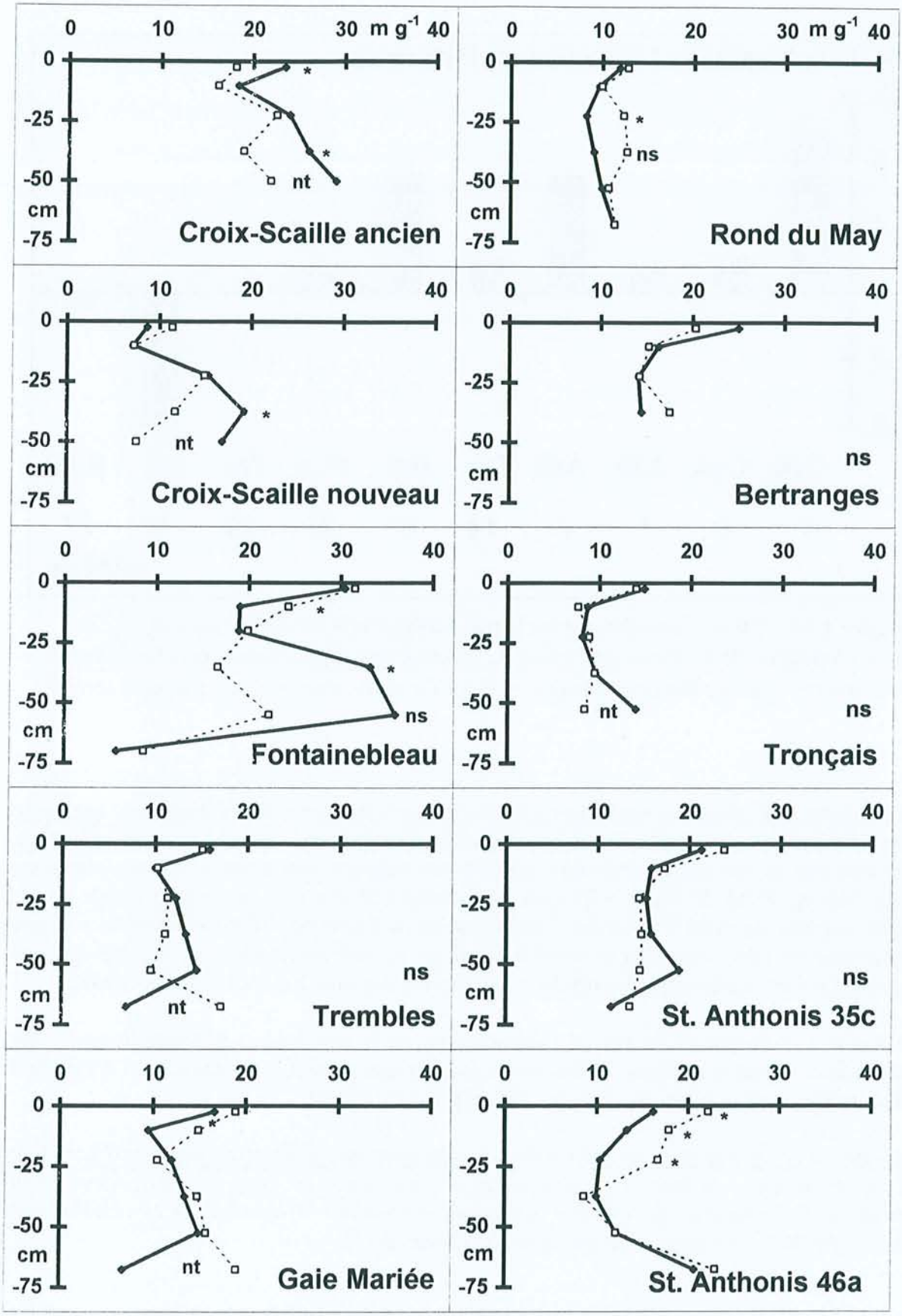


Figure 4.17 Longueur spécifique des racines fines par site en fonction de la profondeur (ligne et symbole plein = témoin; ligne pointillée et symbole vide = Ca) ; Les étoiles indiquent des différences à $p<0.05$ dans l'horizon considéré entre le Témoin et l'amendement, ns = non significatif et nt = non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

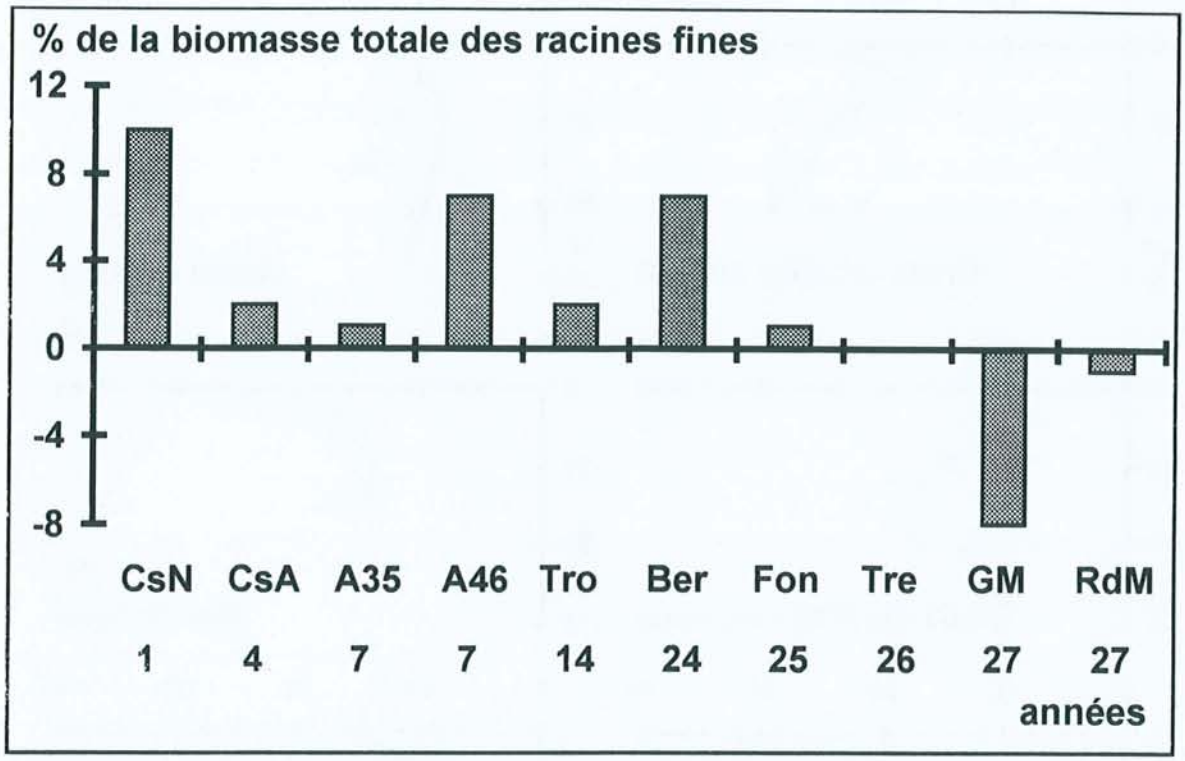


Figure 4.18 Effet de l'amendement sur le pourcentage de la biomasse totale des racines fines en-dessous de 30 cm de profondeur en fonction du temps écoulé depuis l'application (différences absolues des pourcentages => Ca - Témoin) ; sites indiqués par leurs abrégés.

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

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

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

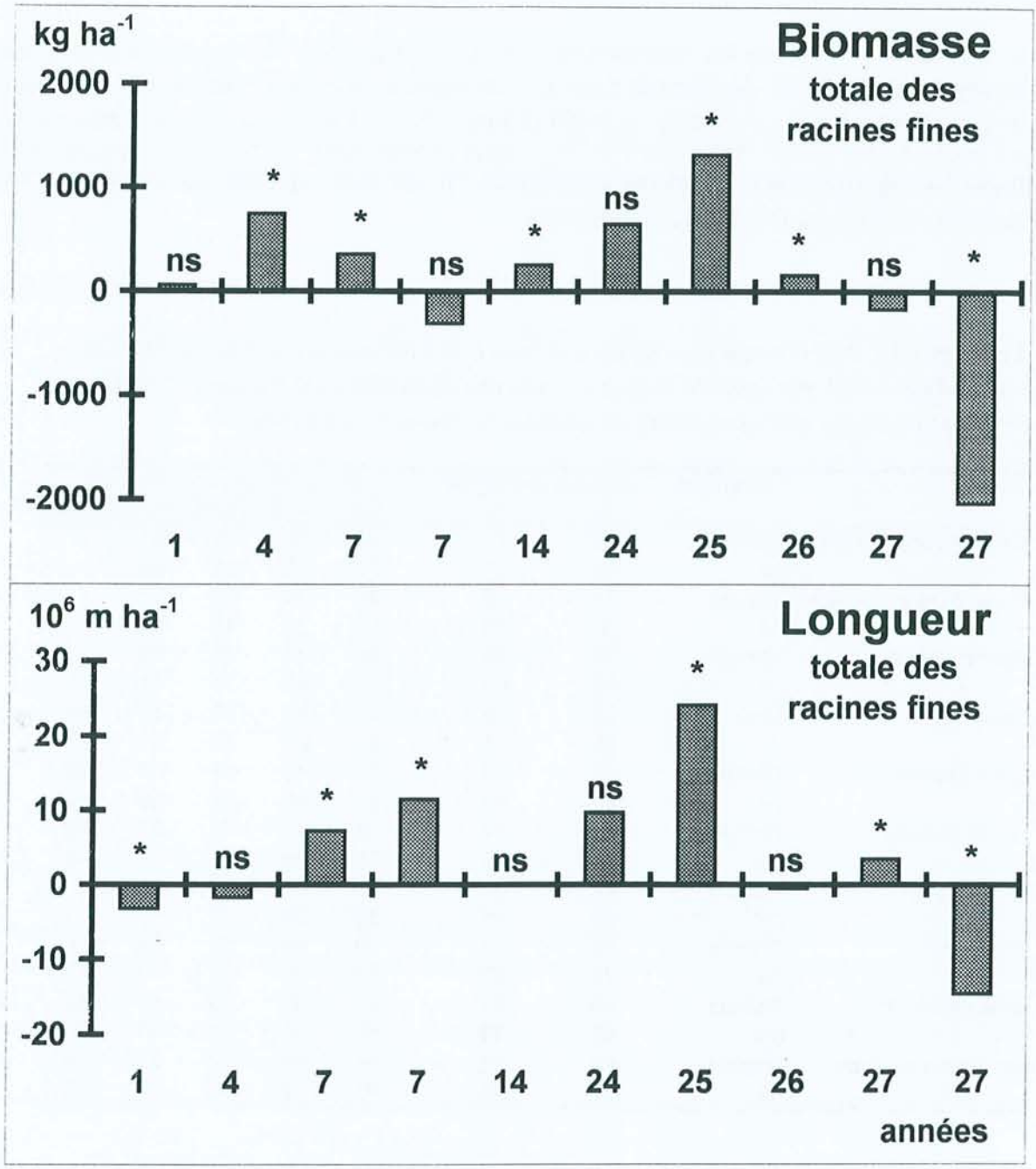


Figure 4.19 Effet de l'amendement sur la biomasse et la longueur totale des racines fines en fonction du temps écoulé depuis l'application (différences absolues => Ca - Témoin ; les symboles indiquent si l'effet observé est significatif (*) ou non significatif (ns) dans au moins un horizon à $p<0.05$)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

4.2.2.2 La fraction des racines très fines

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

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

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

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

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

4.2.2.3 Les racines mortes

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

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

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

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

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

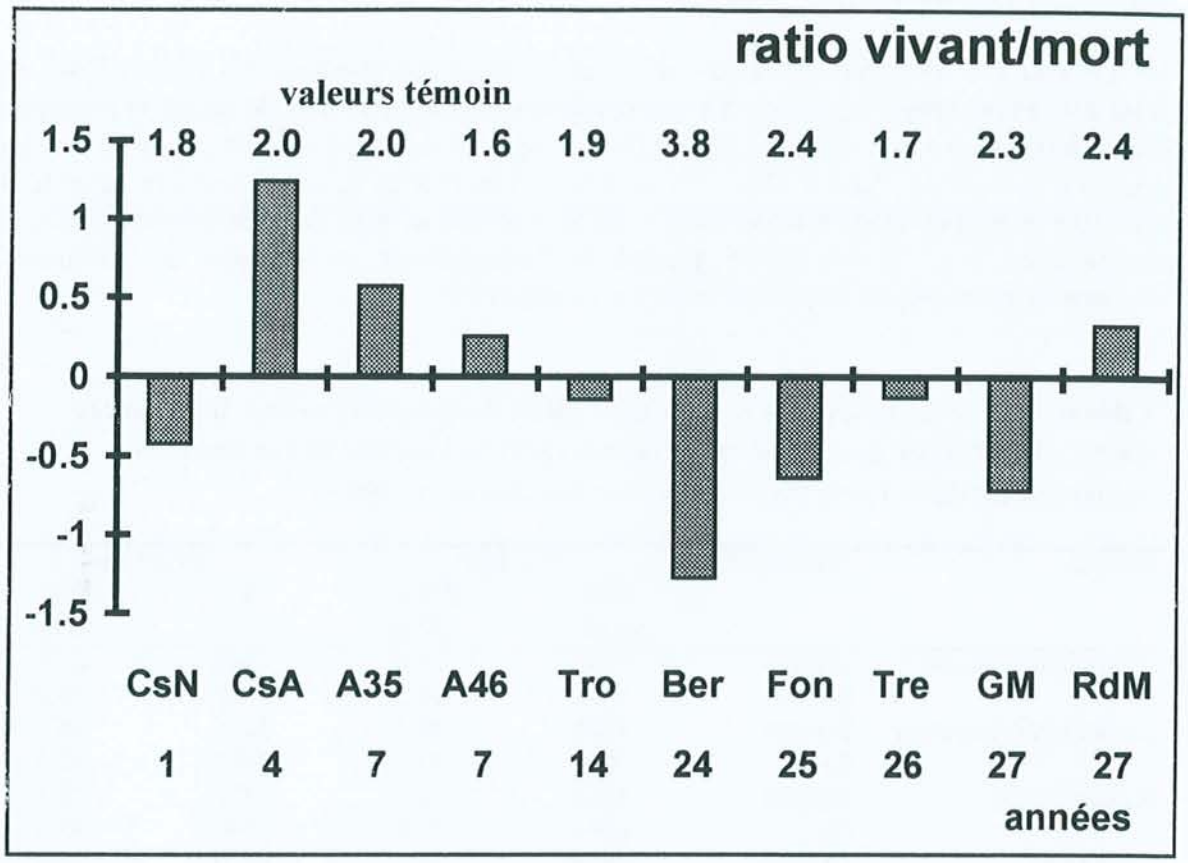


Figure 4.20 Effet de l'amendement sur le ratio vivant/mort des racines fines (rapport de masse) en fonction du temps écoulé depuis l'application (différences absolues en ratio => Ca - Témoin) ; sites indiqués par leurs abrégés.

4.2.2.4 La teneur en éléments minéraux dans les racines fines

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

Une interprétation globale, site par site, montre que la teneur en Ca, le rapport Ca/Al et aussi la teneur en Mg, ont généralement augmenté après amendement. La teneur en Mn et peut-être celle du K a diminué. Les autres éléments ne montrent pas d'effet traitement. Les exceptions concernent l'augmentation de la teneur en Ca sur le site de Tronçais, où cela est dû à une discontinuité texturale dans le sous-sol, et le vieux site des Ardennes. Pour le dernier site, les valeurs sous-sol pour le témoin (enrichi en Ca) sont sur-représentées dans la moyenne pour le site1 (menant à des valeurs plus élevées que celles du $CaCO_3$). Pour les deux couches de surface, la teneur en Ca est plus élevée après amendement (cf. Tableau 4.5, p. 57).

Tableau 4.15 Composition minérale moyenne (de toutes les couches) des racines fines (g kg^{-1}) pour les dix sites.

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

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

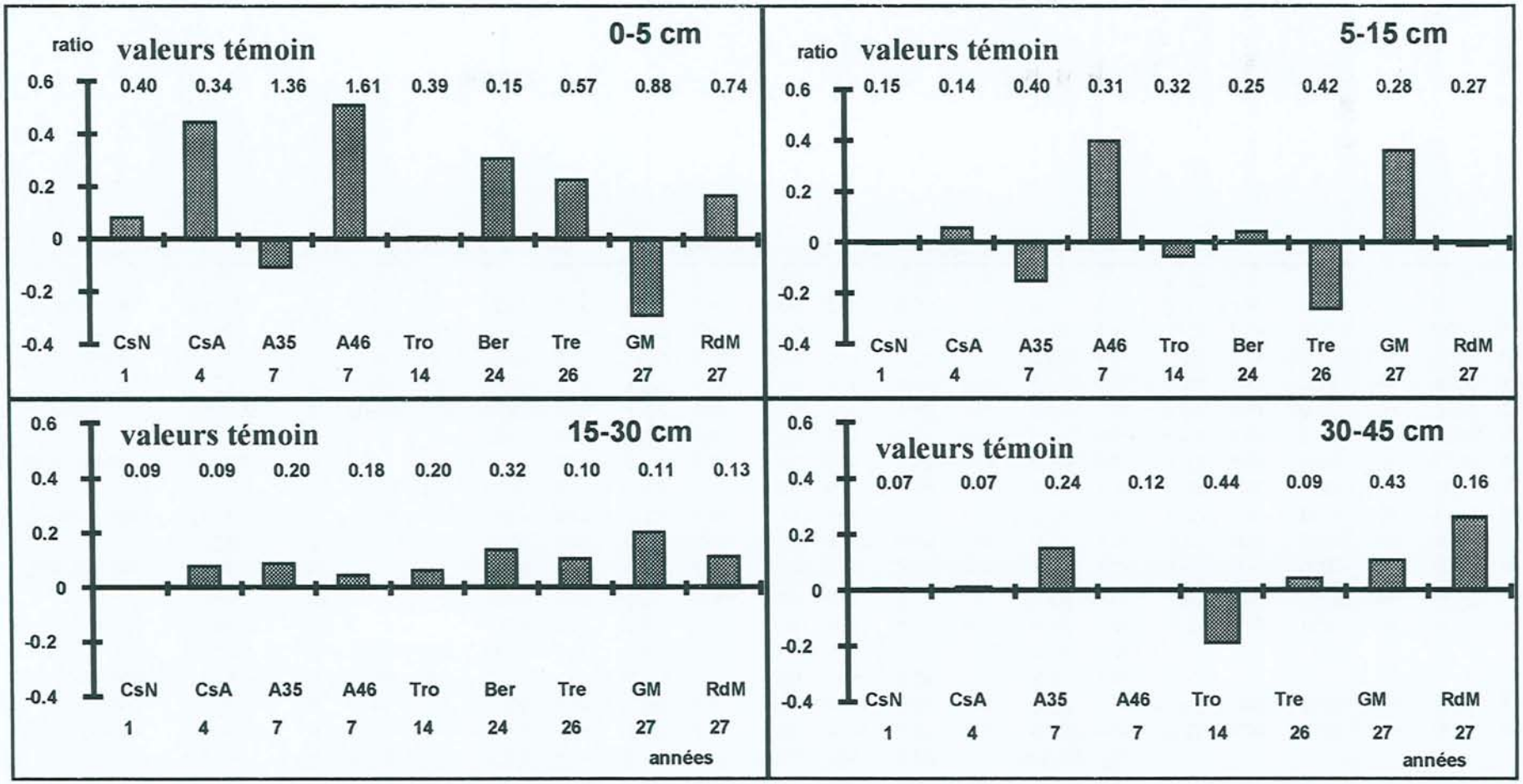


Figure 4.21 Effet de l'amendement (différences absolues: => Ca - Témoin) sur le rapport d'éléments minéraux Ca/Al (mole/mole) des racines fines à quatre niveaux en fonction du temps écoulé depuis l'application (sites indiqués par leurs abrégés).

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

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

4.2.3 Les grosses racines

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

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

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

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

4.2.4 Les mycorhizes

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

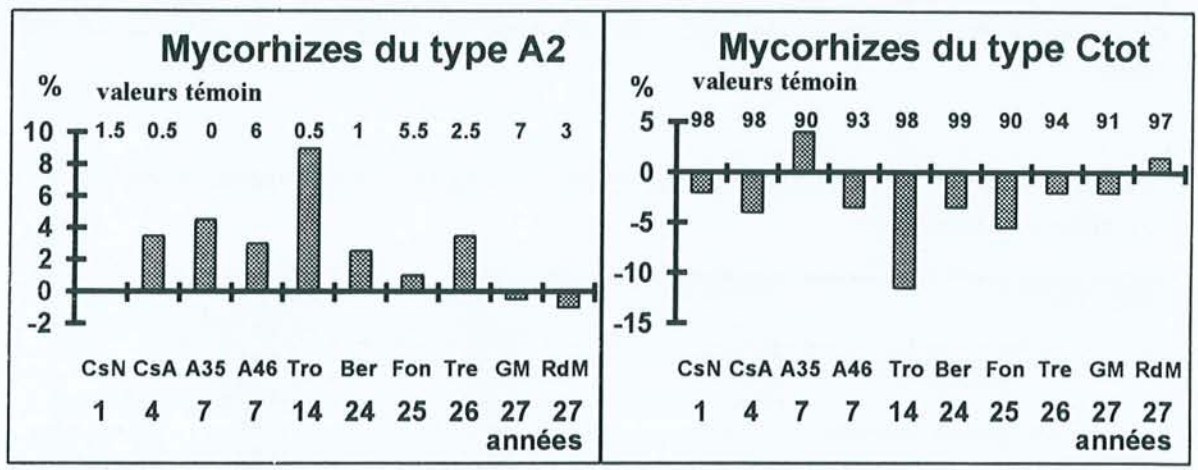


Figure 4.23 Effet de l'amendement sur la proportion relative des mycorhizes de type A2 ou de type Ctot dans l'horizon 0 à 15 cm en fonction du temps écoulé depuis l'application (gains ou pertes par rapport au témoin en différences absolues des pourcentages => Ca - Témoin) ; sites indiqués par leurs abrégés.

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

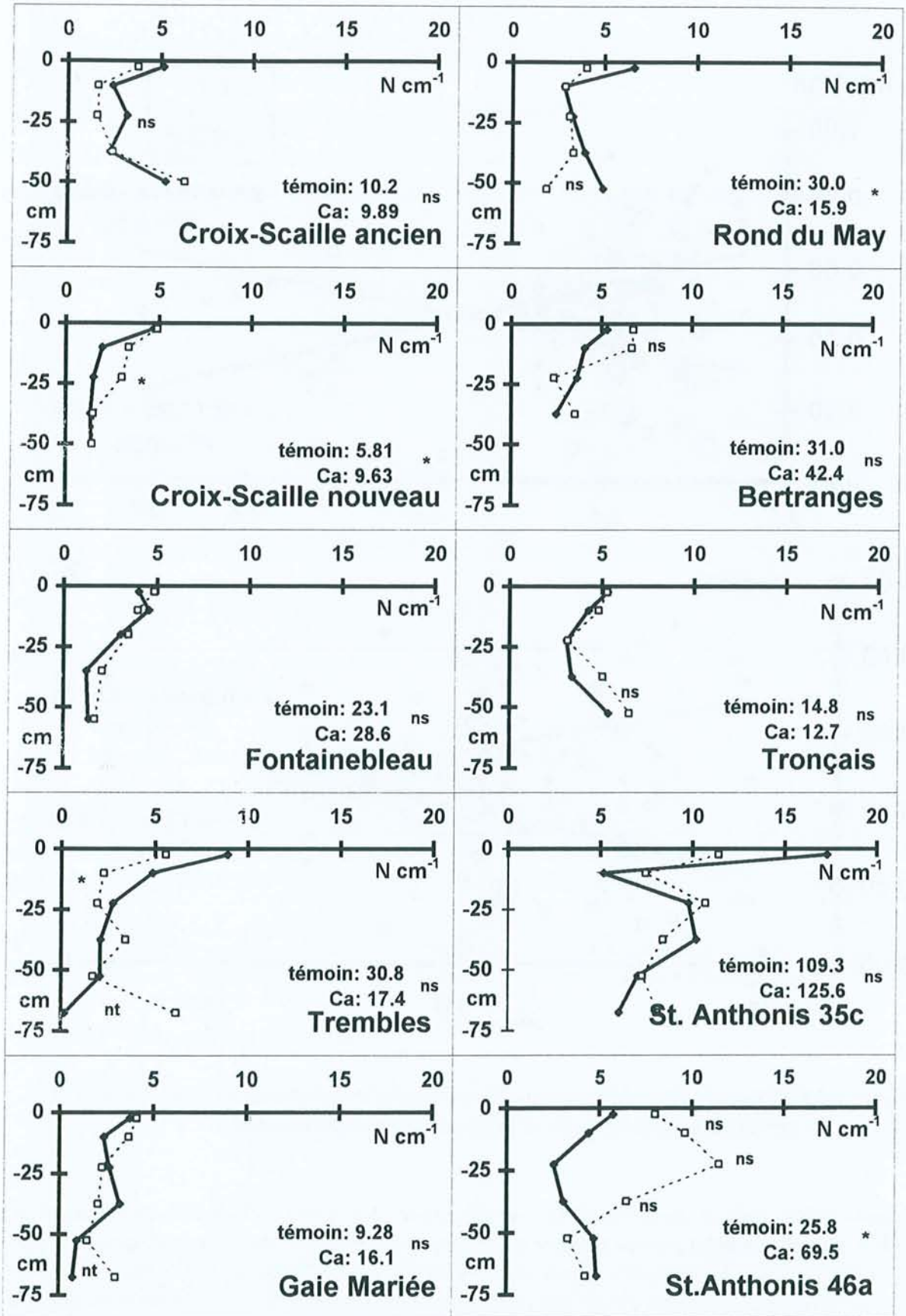


Figure 4.22 Nombre d'apex mycorhizés par cm de racine pour le traitement Ca (trait pointillé) et le témoin (trait continu) dans le profil du sol des 10 sites. Le nombre total des apex mycorhizés en 10^9 ha^{-1} est indiqué en bas à droite (les symboles indiquent un effet traitement significatif à $p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

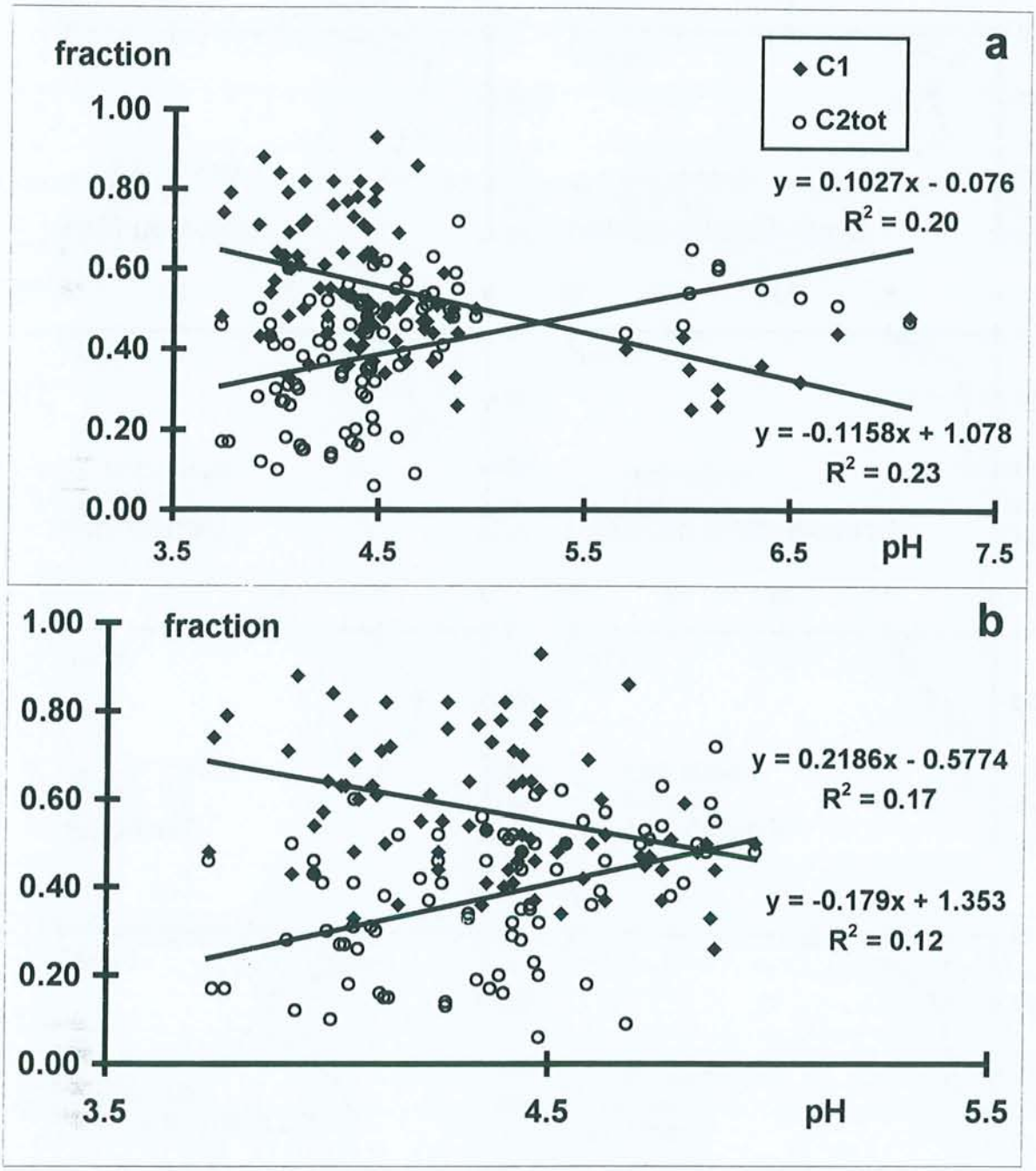


Figure 4.24 Illustration des relations entre les morphotypes ectomycorhiziens C1 et C2, et le pH : a) le site de Fontainebleau inclu et b) site de Fontainebleau exclu.

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

4.2.5 La croissance et la nutrition des arbres

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

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

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

Pas de mesures ; * = significatif au seuil p<0.05 ;
Effets sur la hauteur et le diamètre (selon disponibilité).

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

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

Tableau 4.18 Composition foliaire (g kg^{-1}) dans le témoin et le traitement Ca.

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

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

5

RESULTATS DES EXPERIENCES EN LABORATOIRE : ETUDE DES MECANISMES

5 Résultats des expériences en laboratoire : étude des mécanismes

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

5.1 Le sol brut

La figure 5.1 représente les effets des différents traitements sur les caractéristiques du sol brut. Dans l'horizon A, les traitements carbonate et sulfate ont induit une augmentation du taux de Ca échangeable, du rapport Ca/Al, de la CEC, du taux de saturation et de la valeur du pH-KCl par rapport au témoin. L'Al et le H^+ échangeable ont diminué. Le traitement sulfate a provoqué, en plus, une diminution du Mn et du Mg échangeable et du pH-H_2O par rapport au témoin.

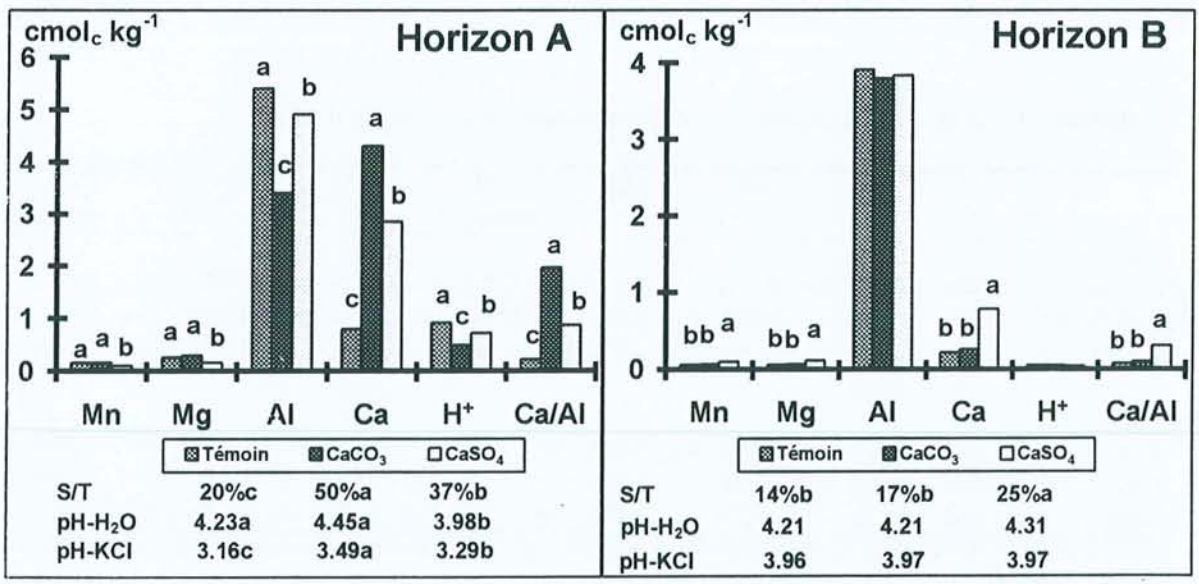


Figure 5.1 Effet du carbonate et du sulfate sur les caractéristiques du sol brut dans les horizons A et B (les lettres indiquent une différence significative au seuil $p<0.05$; Na et K ne sont pas présentés).

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

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

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

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

5.2 La solution du sol brut

Les effets sur la solution du sol brut sont présentés dans le tableau 5.1. Le traitement sulfate induit les modifications des concentrations les plus fortes pour presque tous les paramètres comparé au témoin, à l'exception du pH et de la concentration en nitrate dans l'horizon A, qui sont significativement plus faibles que dans le témoin. Le carbonate a des effets moindres et seulement la concentration en Ca et en NO_3^-, le rapport Ca/Al et le pH ont augmenté significativement.

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

	n	pH	Mn		Mg		Ca		Al		NO_3^-		NH_4^+		Ca/Al
			$mmol_c\ l^{-1}$												mole/mole
Horizon A															
Témoin	18	3.85**b**	0.07**b**	*0.01*	0.19**b**	*0.03*	0.31**c**	*0.04*	0.29**b**	*0.01*	1.76**b**	*0.35*	2.68**b**	*0.27*	1.55**c** *0.17*
$CaCO_3$	17	4.12**a**	0.11**b**	*0.01*	0.32**b**	*0.02*	1.51**b**	*0.08*	0.20**b**	*0.01*	3.18**a**	*0.14*	2.75**b**	*0.14*	11.4**a** *0.51*
$CaSO_4$	16	3.46**c**	0.34**a**	*0.03*	0.69**a**	*0.08*	4.73**a**	*0.31*	1.07**a**	*0.11*	0.48**c**	*0.07*	4.06**a**	*0.24*	7.38**b** *0.56*
Horizon B															
Témoin	17	3.98**b**	0.46**b**	*0.02*	0.53**b**	*0.03*	0.99**b**	*0.07*	0.88	*0.08*	3.83**a**	*0.05*	1.51**b**	*0.19*	1.80**b** *0.11*
$CaCO_3$	13	3.97**b**	0.46**b**	*0.03*	0.57**b**	*0.03*	1.25**b**	*0.06*	1.20	*0.13*	3.94**a**	*0.03*	1.33**b**	*0.18*	1.70**b** *0.12*
$CaSO_4$	15	4.06**a**	0.56**a**	*0.03*	0.87**a**	*0.06*	1.99**a**	*0.23*	1.10	*0.10*	3.36**b**	*0.23*	2.34**a**	*0.25*	2.97**a** *0.41*

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

Dans l'horizon B, comme pour les caractéristiques du sol, seul le sulfate a significativement influencé la qualité de la solution. Les concentrations en Mn, Mg, Ca et NH_4^+, ainsi que le rapport Ca/Al et le pH sont significativement plus élevés par rapport au témoin. Par contre, comme pour l'horizon A, la concentration en nitrate est plus faible que dans le témoin. Cette différence entre les traitements amendement et sulfate concernant leur effet sur les concentrations de nitrate et d'ammonium, est un phénomène connu (Belkacem 1993). Cela concorde bien avec la meilleure solubilité du sulfate par rapport à celle du carbonate.

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

5.3 Les racines fines

Les effets des traitements sur les racines fines pour 4 des expériences sont résumés dans le Tableau 5.2. Les différences observées se classent dans l'ordre suivant : $CaCO_3$ > $CaSO_4$ et Témoin pour les critères de biomasse et de longueur, mais elles ne sont significatives, à $p< 0.05$, que dans l'expérience 2 et uniquement pour la longueur. Il en est de même pour l'augmentation de la longueur spécifique par le $CaCO_3$; le $CaSO_4$ montre des effets significativement moindres. Cette stimulation du développement racinaire par le traitement $CaCO_3$ par rapport au témoin s'observe dans l'ensemble des expériences (significatif au seuil de $p<0.05$ que dans un cas) et confirme les observations faites *in situ* (§ 4.1.3.1). Il semble qu'à plus long terme, le sulfate présente des réductions par rapport au témoin (expérience 3 ; 13 mois).

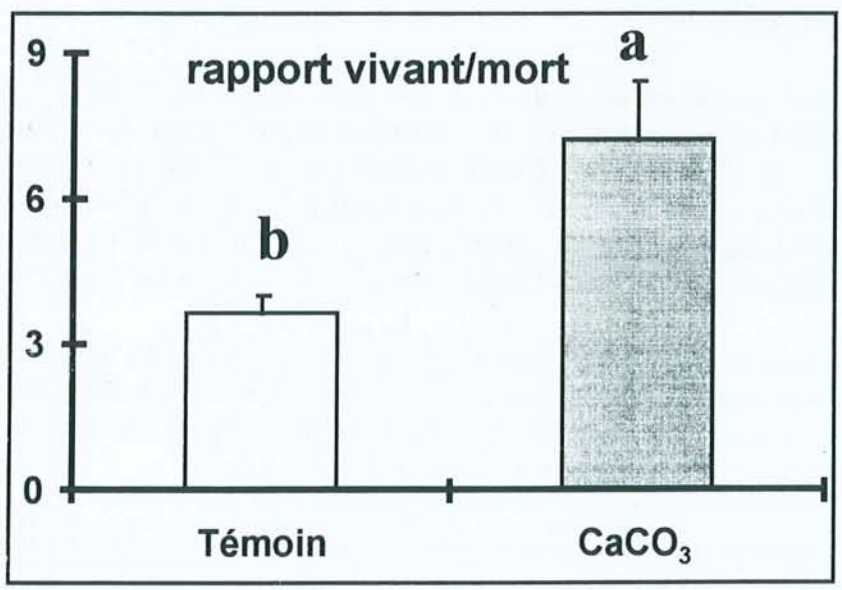


Figure 5.2 Rapport racines vivantes / racines mortes des masses de racines fines (< 2 mm) ; expérience de laboratoire (les lettres différentes indiquent des différences au seuil $p<0.05$).

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

		somme des horizons A et B				horizon A		horizon B	
Traitement	n	Biomasse		Longueur		SRL		SRL	
ensemble									
Témoin	14	2.00	*0.29*	2597	*321*	12.8	1.7	20.0	3.2
$CaCO_3$	14	2.35	*0.29*	3568	*425*	15.1	1.2	19.4	3.2
$CaSO_4$	14	1.97	*0.33*	2647	*324*	15.5	2.4	23.0	4.2
expérience 1									
Témoin	4	1.14	*0.11*	2052	*225*	12.8	*1.6*	35.0	*4.5*
$CaCO_3$	4	1.22	*0.26*	1992	*445*	13.9	*3.0*	30.5	*9.3*
$CaSO_4$	4	0.93	*0.27*	1814	*435*	14.3	*2.3*	40.0	*10.2*
expérience 2									
Témoin	4	2.35	*0.17*	1915**b**	*241*	8.5**ab**	*0.8*	8.4	*2.2*
$CaCO_3$	4	2.83	*0.23*	3890**a**	*476*	14.1**a**	*3.0*	13.8	*1.6*
$CaSO_4$	4	3.12	*0.49*	2688**ab**	*402*	6.5**b**	*0.3*	12.8	*2.6*
expérience 3									
Témoin	2	2.48	*0.18*	3698	*40*	14.9	*4.6*	16.8	*3.4*
$CaCO_3$	2	3.02	*0.41*	4268	*790*	16.2	*1.7*	12.9	*0.2*
$CaSO_4$	2	1.90	*0.05*	3284	*381*	16.0	*0.5*	19.2	*3.4*
expérience 4									
Témoin	4	2.25	*0.93*	3274	*917*	16.1	*5.0*	18.3	*3.0*
$CaCO_3$	4	2.67	*0.69*	4470	*996*	16.9	*1.7*	17.1	*1.6*
$CaSO_4$	4	1.88	*0.74*	3121	*920*	25.5	*4.9*	18.0	*2.8*

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

Pour réduire la variance relativement élevée (Tab. 5.2), due aux expériences menées à des périodes différentes (durée de croissance variable), une seconde analyse statistique est menée sur des valeurs pondérées. Les valeurs d'origine sont divisées par la moyenne générale de chacune des expériences. De cette façon on établit (comparativement à la partie 'ensemble' sur 14 minirhizotrons) que l'effet général du $CaCO_3$ sur la longueur des racines fines par rapport au Témoin a un seuil de signification de $p<0.054$. Les grosses racines n'ont pas été analysées.

Les résultats des déterminations de la masse des racines mortes pour le traitement $CaCO_3$, par rapport au témoin, sont représentés sur la Figure 5.2. Le rapport racines vivantes/racines mortes pour les racines fines des minirhizotrons, est significativement plus élevé dans le traitement $CaCO_3$.

Seul le traitement $CaCO_3$ a stimulé significativement ($p<0.054$) la longueur des racines fines, réduisant de fait la longueur spécifique de ces racines. Le traitement $CaCO_3$ a un effet stimulant sur la croissance racinaire semblable à celui survenu sur le terrain dans le site des Ardennes (§ 4.1.3.1).

5.4 La capacité d'échange cationique des racines

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

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

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

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

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

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

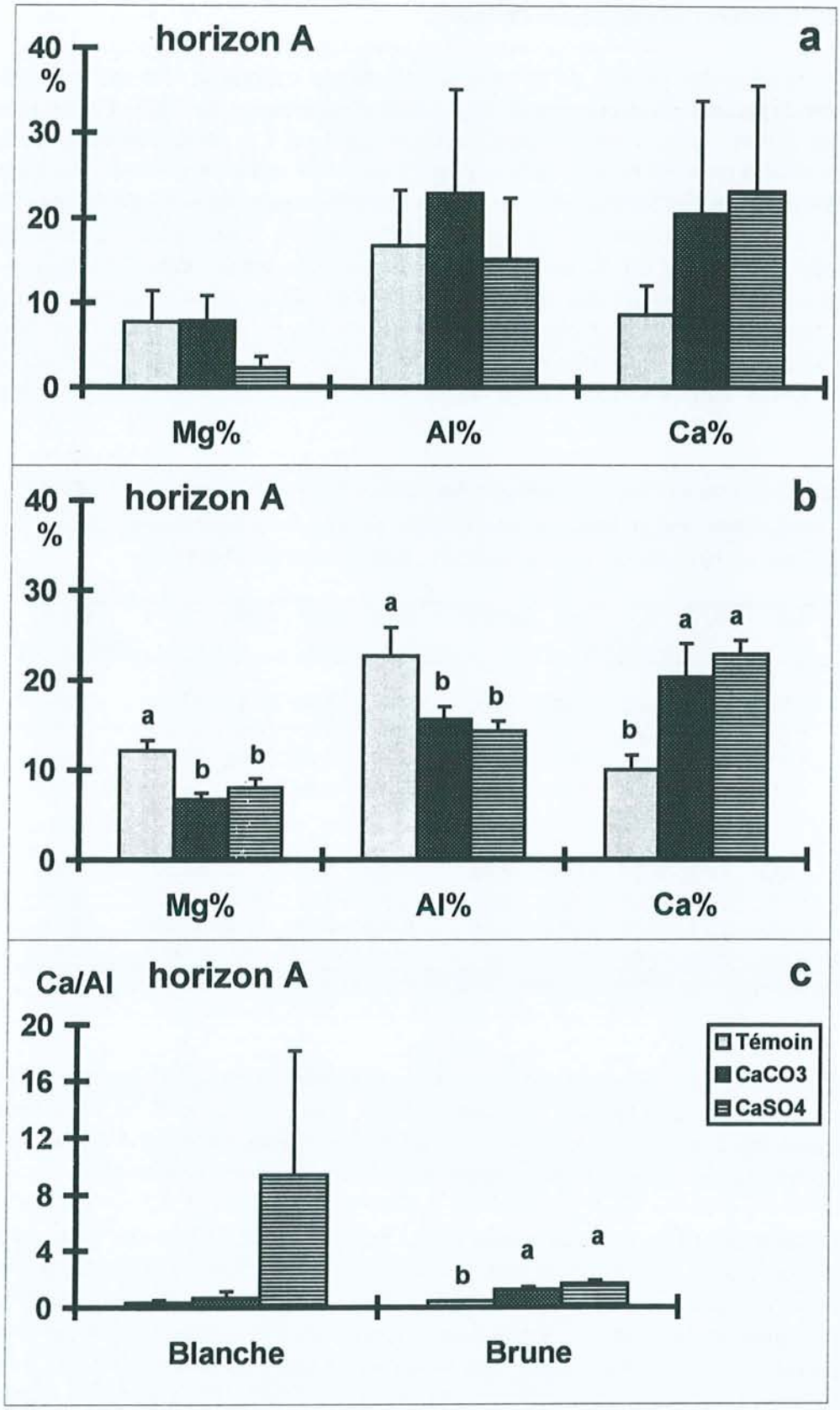


Figure 5.3 (a) Effets des traitements sur la proportion relative de Mg, Al et Ca dans la CEC-racinaire des racines jeunes, blanches, non-subérisées ; (b) idem pour des racines plus agées, brunâtres, subérisées ; et (c) effets sur le rapport Ca/Al pour les deux types de racines (lettres différentes =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

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

5.5 La teneur en éléments minéraux dans les racines fines

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

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

	N		S		P		K		Ca		Mg		Mn		Al		Ca/Al	
Horizon A																		
Témoin	1.21	*0.13*	1.68**b**	*0.18*	1.32	*0.19*	7.57	*0.55*	3.26**b**	*0.32*	1.54	*0.15*	1.30	*0.64*	4.07	*0.47*	0.39	*0.10*
$CaCO_3$	1.69	*0.25*	1.74**b**	*0.25*	1.39	*0.18*	7.23	*0.33*	4.38**a**	*0.14*	1.59	*0.04*	0.54	*0.04*	6.50	*1.29*	0.39	*0.14*
$CaSO_4$			2.67**a**	*0.21*	1.72	*0.19*	7.49	*0.38*	3.49**ab**	*0.18*	1.61	*0.11*	0.47	*0.06*	6.36	*0.95*	0.29	*0.10*
Horizon B																		
Témoin	1.44	*0.14*	1.60**b**	*0.13*	0.90	*0.10*	8.43	*1.34*	2.65	*0.31*	1.52	*0.09*	1.72	*0.92*	10.6	*1.44*	0.11	*0.02*
$CaCO_3$	1.57	*0.07*	1.44**b**	*0.10*	0.89	*0.06*	5.92	*1.78*	3.12	*0.22*	1.39	*0.05*	0.75	*0.04*	10.8	*1.12*	0.13	*0.03*
$CaSO_4$	1.62	*0.05*	2.37**a**	*0.19*	1.20	*0.20*	6.30	*1.33*	3.09	*0.22*	1.56	*0.11*	0.65	*0.04*	10.2	*1.29*	0.14	*0.04*

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

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

5.6 Le sol dans la rhizosphère

Les paramètres du sol rhizosphérique sont comparés avec ceux du sol brut (Tableau 5.5). Dans l'horizon A, la tendance est généralement une concentration des éléments échangeables (Mg, Al, Na, K, H^+) dans la rhizosphère, à l'exception du Mn, du Ca échangeable et du rapport Ca/Al. La réduction importante du Ca dans le traitement $CaCO_3$ peut indiquer un prélèvement plus important par rapport aux autres traitements. D'autre part, le fait d'avoir incorporé la moitié de la dose de $CaCO_3$ dans l'horizon A au début de l'expérience (§ 3.2.3), provoque des concentrations très élevées en Ca (en partie non dissous) dans le sol brut de cet horizon. Dans l'horizon B, les concentrations dans la rhizosphère de Mn, Mg, Na, et K sont significativement plus élevées que celles dans le sol brut pour les trois traitements et idem pour le Ca pour le traitement $CaCO_3$ uniquement. Les différences entre traitements sont significatives (à $p<0.05$) pour le Ca (réduction significative dans l'horizon A et concentration dans l'horizon B pour le carbonate) et le rapport Ca/Al (différence significative dans l'horizon A pour les deux traitements calciques).

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

	Mn		Mg		Al		Ca		Na		K		H^+		Ca/Al	
	cmol$_c$ kg^{-1}														mole/mole	
Horizon A																
Témoin brut	0.16**a**	*0.00*	0.26	*0.01*	5.41**b**	*0.09*	0.80	*0.03*	0.06**b**	*0.01*	0.30**b**	*0.01*	0.92	*0.06*	0.23	*0.01*
Témoin rhizo	0.13**b**	*0.01*	0.34	*0.05*	6.00**a**	*0.19*	0.84	*0.09*	0.30**a**	*0.06*	0.40**a**	*0.03*	1.03	*0.13*	0.18	*0.02*
$CaCO_3$ brut	0.16	*0.02*	0.29	*0.01*	3.40**b**	*0.14*	4.31**a**	*0.16*	0.08**b**	*0.01*	0.28	*0.01*	0.49**b**	*0.04*	1.97**a**	*0.14*
$CaCO_3$ rhizo	0.13	*0.01*	0.34	*0.04*	4.91**a**	*0.18*	3.02**b**	*0.21*	0.27**a**	*0.03*	0.33	*0.05*	0.79**a**	*0.13*	0.92**b**	*0.12*
$CaSO_4$ brut	0.11	*0.01*	0.16**b**	*0.02*	4.91**b**	*0.13*	2.85	*0.13*	0.06**b**	*0.01*	0.26**b**	*0.01*	0.72	*0.05*	0.87**a**	*0.03*
$CaSO_4$ rhizo	0.12	*0.01*	0.27**a**	*0.04*	5.50**a**	*0.17*	2.70	*0.16*	0.21**a**	*0.04*	0.41**a**	*0.04*	0.82	*0.16*	0.69**b**	*0.03*
Horizon B																
Témoin brut	0.06**b**	*0.01*	0.06**b**	*0.01*	3.91	*0.07*	0.21	*0.04*	0.07**b**	*0.02*	0.17**b**	*0.01*	0.05	*0.02*	0.08	*0.01*
Témoin rhizo	0.11**a**	*0.01*	0.18**a**	*0.04*	3.93	*0.08*	0.34	*0.06*	0.34**a**	*0.07*	0.34**a**	*0.05*	0.08	*0.03*	0.08	*0.02*
$CaCO_3$ brut	0.06**b**	*0.01*	0.07**b**	*0.01*	3.79	*0.08*	0.25**b**	*0.03*	0.09**b**	*0.02*	0.17**b**	*0.01*	0.05	*0.02*	0.11	*0.01*
$CaCO_3$ rhizo	0.14**a**	*0.01*	0.18**a**	*0.04*	3.79	*0.13*	0.43**a**	*0.06*	0.28**a**	*0.04*	0.30**a**	*0.03*	0.08	*0.03*	0.12	*0.02*
$CaSO_4$ brut	0.09**b**	*0.01*	0.12**b**	*0.02*	3.83	*0.12*	0.78	*0.20*	0.07**b**	*0.01*	0.19**b**	*0.01*	0.04	*0.02*	0.29	*0.06*
$CaSO_4$ rhizo	0.14**a**	*0.01*	0.25**a**	*0.05*	3.86	*0.11*	0.82	*0.06*	0.20**a**	*0.03*	0.33**a**	*0.03*	0.08	*0.03*	0.24	*0.02*

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

Le sol rhizosphérique du témoin se distingue du sol brut par des concentrations en général plus élevées que dans le sol brut, à l'exception du Mn dans l'horizon A. Le carbonate, et dans une moindre mesure le sulfate, provoque un phénomène d'appauvrissement du Ca dans la rhizosphère et les rapports Ca/Al sont significativement plus bas dans la rhizosphère de l'horizon A. Pour l'horizon B, le gradient rhizosphérique est significatif et positif (concentration vers les racines) pour le Mn, le Mg, le Na et le K pour tous les trois traitements (pas de différence entre les traitements) et pour le Ca dans l'horizon B pour le $CaCO_3$.

5.7 La solution du sol dans la rhizosphère

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

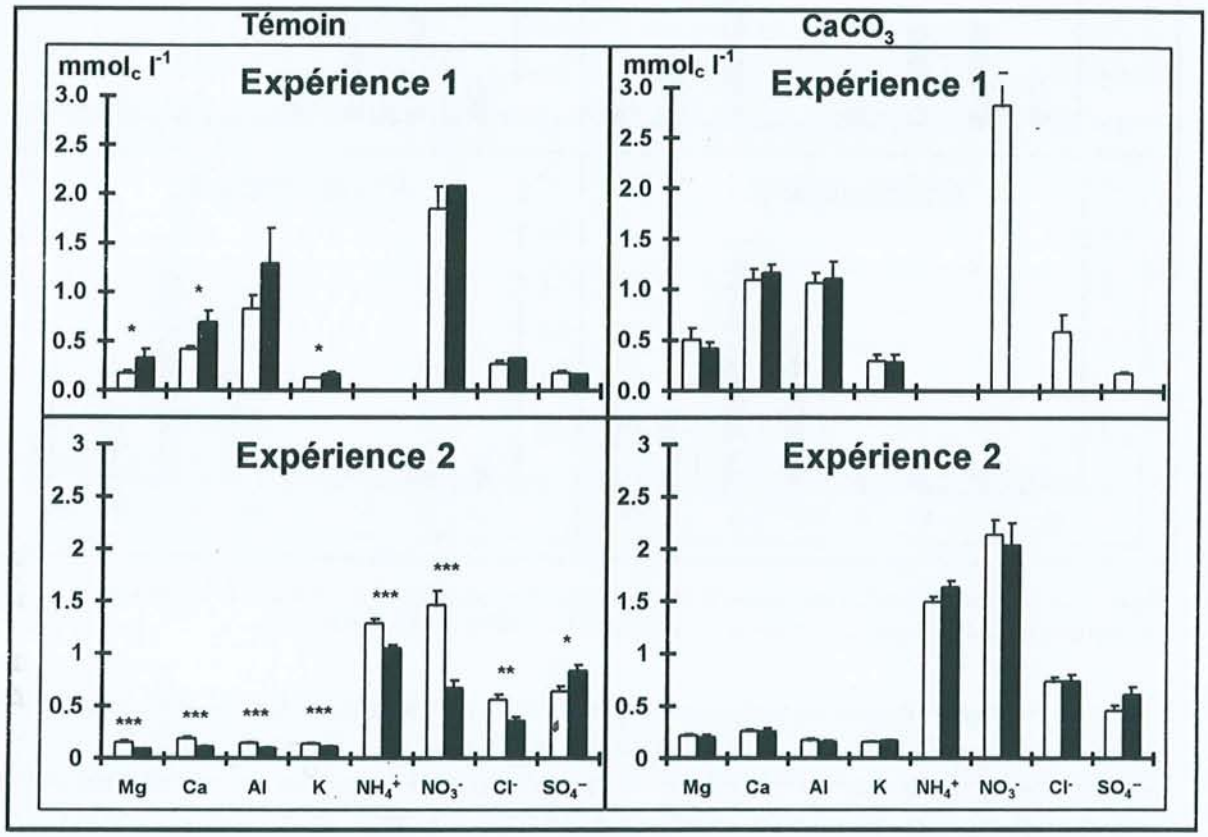


Figure 5.4 Comparaisons des solutions du sol dans le sol brut (en blanc) et rhizosphérique (en noir) pour le traitement carbonate et le témoin (différences significatives * = $p<0.05$, '** = $p<0.01$ et *** = $p<0.001$).

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

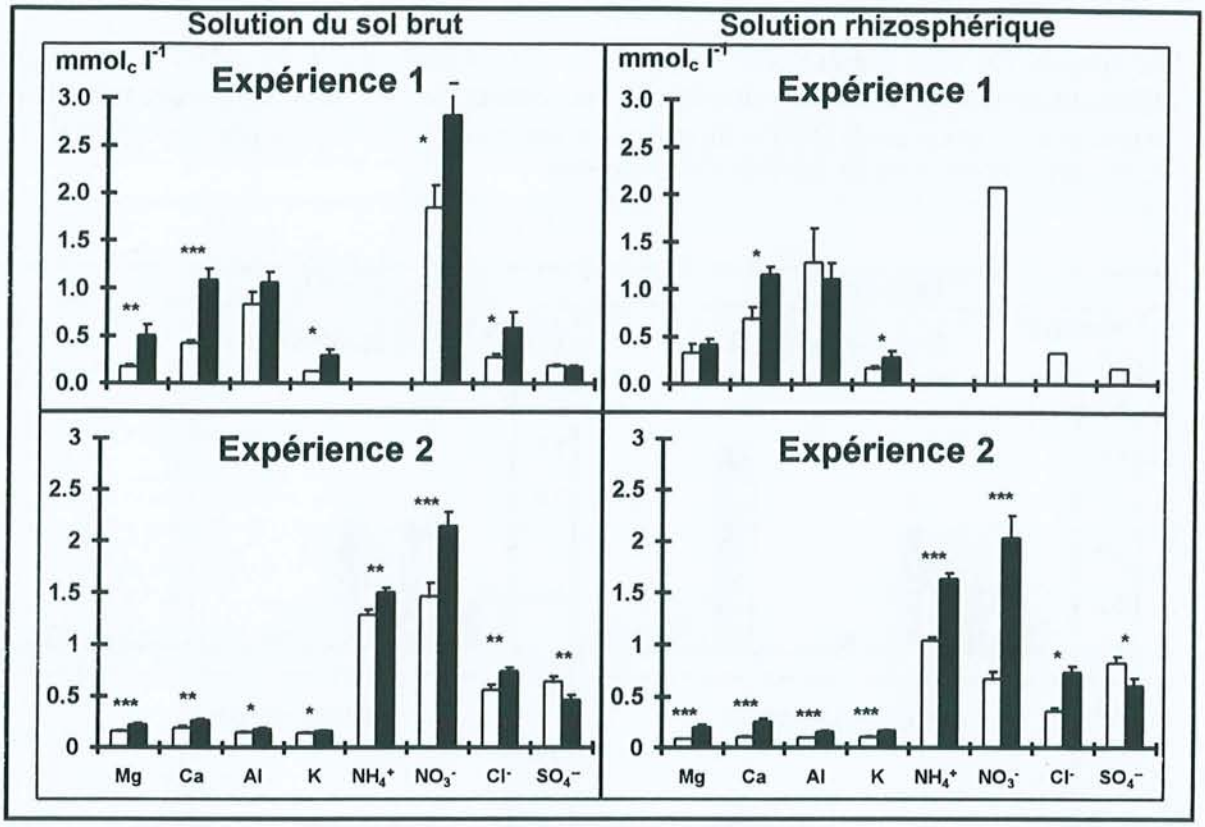


Figure 5.5 Comparaisons de l'amendement (en noir) avec le témoin pour les solutions du sol brut et rhizosphérique (différences significatives * = p<0.05, ** = p<0.01 et *** = p<0.001).

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

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

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

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

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

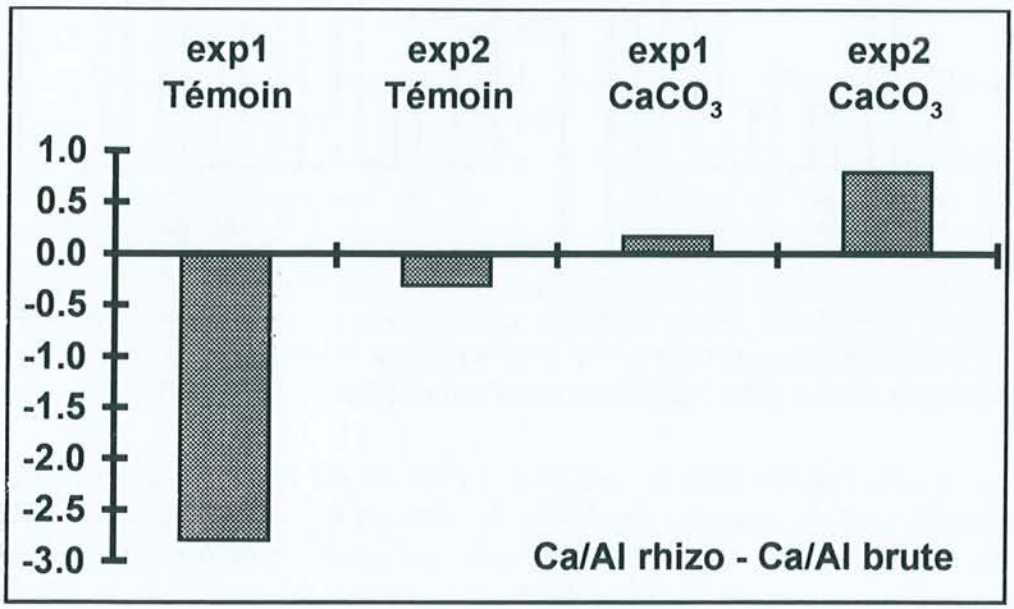


Figure 5.6 Modification de la différence des valeurs du rapport Ca/Al des solutions brutes et rhizosphériques (=> valeur rhizosphère - valeur brute) par l'amendement.

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

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

Le traitement carbonate affecte les concentrations de la solution (souvent en hausse), et par ce fait aussi la compétition entre les ions. La figure 5.7 montre ce changement de compétition pour le $CaCO_3$ par rapport au témoin. Les niveaux de concentrations d'environ 0.2 $mmol_c\ l^{-1}$ de Ca et de 1.5 $mmol_c\ l^{-1}$ de NO_3^- ne sont pas suffisants pour le prélèvement optimal. Il en résulte un état d'appauvrissement autour de la racine. Par contre, des concentrations d'environ 0.25 et 1.8 $mmol_c\ l^{-1}$ pour le Ca et le NO_3^- , respectivement, sont suffisantes. On peut en conclure que le seuil des valeurs des éléments nutritifs en solution a un lien direct avec le taux

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

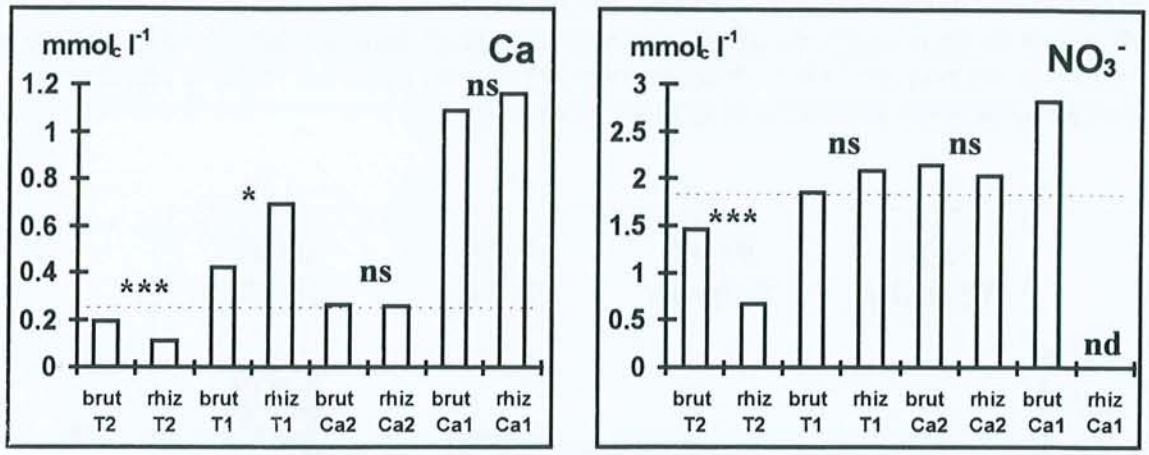


Figure 5.7 Seuils approximatifs des concentrations en solution au-dessus desquels il n'y a pas d'appauvrissement (exemple Ca, NO_3^-) ; présentées sont les valeurs des différentes expériences pour le témoin (T) et l'amendement $CaCO_3$ (Ca) pour la solution du sol brut et rhizosphérique (nd = non déterminé); les symboles indiquent la signification des effets par expériment.

L'analyse de la solution rhizosphérique comparée à celle du sol brut pour les traitements témoin et carbonate, a révélé que pour la plupart des ions, un processus d'appauvrissement (Mg, Ca, Al, K, NO_3^-, NH_4^+, Cl^-) dans la zone rhizosphérique pour le témoin est observé. Pour le traitement carbonate, ce gradient rhizosphérique a disparu. L'absence de ce gradient d'appauvrissement est liée à des niveaux de concentration dans la solution qui sont plus élevés en moyenne pour le traitement carbonate que pour le témoin.

5.8 Le pH dans la rhizosphère

Les données du pH du sol brut et du sol rhizosphérique sont présentées dans le tableau 5.7 et la figure 5.8. Ce pH est mesuré sur des points déterminés systématiquement par rapport à l'apex et l'axe racinaire. Présentées sont seulement les positions 0, 1 et 2 (à cause d'un nombre limité de répétitions pour les positions 3, 4 et 5). Le tableau 5.7 montre, malgré la forte variabilité entre les séries d'analyses, que le pH près de l'apex est en général plus élevé que celui du sol à 1 cm de la racine. Pour mieux expliciter ce phénomène, la figure 5.8 présente pour les 3 traitements les différences de pH relatives au pH moyen de la matrice du sol. Cela pondère la variabilité du pH du sol brut et permet de comparer l'ensemble des données. L'augmentation du pH près de la racine est la plus forte et la plus régulière pour le traitement $CaCO_3$. Le traitement $CaSO_4$ et le témoin ne sont pas significativement différents. La distance sur l'axe racinaire sur laquelle cette augmentation de pH se différencie (zone d'alcalinisation), est aussi significativement plus longue dans ce traitement $CaCO_3$.

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

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

position	n	Témoin	n	$CaCO_3$	n	$CaSO_4$
série 1 (novembre 1994)						
-1	1	3.33	3	3.42 (0.09)	1	3.33
0 (= apex)	2	3.43 (0.22)	3	3.60 (0.03)	6	3.59 (0.09)
0_{brut}	2	3.41 (0.12)	6	3.41 (0.04)	14	3.55 (0.07)
$+1_{rac}$	2	3.31 (0.08)	3	3.53 (0.07)	6	3.56 (0.10)
$+1_{brut}$	4	3.28 (0.03)	6	3.55 (0.04)	10	3.49 (0.09)
$+2_{rac}$	2	3.33 (0.05)	3	3.57 (0.04)	6	3.47 (0.09)
$+2_{brut}$	2	3.21 (0.01)	6	3.40 (0.05)	11	3.47 (0.07)
série 2 (Avril 1996)						
-1	1	3.39	3	3.22 (0.04)	5	3.17 (0.05)
0 (= apex)	3	3.70 (0.11)	5	3.49 (0.07)	6	3.39 (0.09)
0_{brut}	5	3.60 (0.07)	6	3.36 (0.05)	12	3.26 (0.04)
$+1_{rac}$	3	3.46 (0.11)	5	3.41 (0.08)	6	3.24 (0.07)
$+1_{brut}$	4	3.40 (0.07)	8	3.45 (0.08)	12	3.36 (0.08)
$+2_{rac}$	1	3.28	5	3.58 (0.10)	6	3.28 (0.04)
$+2_{brut}$	1	3.28	8	3.38 (0.04)	10	3.34 (0.06)
série 3 (juin 1996)						
-1	*	*	*	*	*	*
0 (= apex)	8	3.66 (0.06)	6	3.57 (0.06)	5	3.58 (0.05)
0_{brut}	21	3.47 (0.03)	11	3.54 (0.04)	14	3.49 (0.03)
$+1_{rac}$	8	3.41 (0.06)	6	3.47 (0.07)	5	3.50 (0.05)
$+1_{brut}$	12	3.33 (0.04)	11	3.51 (0.04)	10	3.53 (0.05)
$+2_{rac}$	8	3.48 (0.06)	6	3.56 (0.05)	4	3.41 (0.09)
$+2_{brut}$	11	3.38 (0.04)	12	3.49 (0.04)	8	3.50 (0.04)

n = nombre de répétitions ; erreur standard entre parenthèses

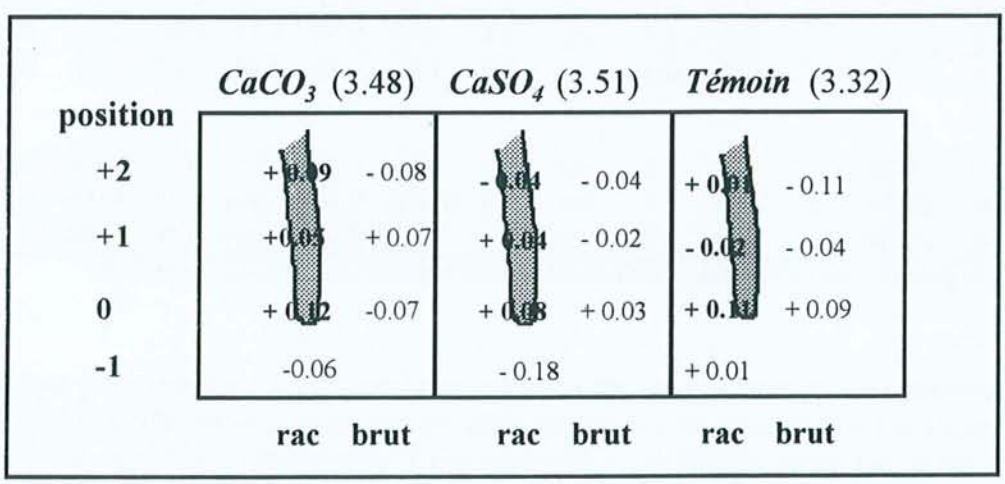


Figure 5.8 Changement de pH dans la rhizosphère pour le témoin, le carbonate et le sulfate (les valeurs exprimées par rapport à la moyenne de la matrice ; indiquée entre parenthèses).

5.9 La croissance et la nutrition des plants

Les effets des traitements sur la croissance des semis sont résumés dans le Tableau 5.8. Dans le traitement $CaCO_3$, la croissance (hauteur, circonférence, biomasse) a augmenté significativement, dans la plupart des expériences. Le traitement $CaSO_4$ ne se différencie pas significativement du traitement témoin pour le très court terme, mais l'expérience la plus longue (13 mois) présente une tendance vers une régression de la croissance comme pour l'effet sur les racines fines (§ 5.3). En outre, la survie des arbres dans cette expérience 4 est un peu plus faible pour le $CaSO_4$, confirmant que les conditions de croissance ne sont pas favorables suite à ce traitement.

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

Traitement	n	H cm		D mm		Nf		Wf g semis^{-1}		Wtb g semis^{-1}		Wtot g semis^{-1}	
Ensemble des données													
Témoin	41	13.9**b**	*1.3*	3.9**b**	*0.2*	15**b**	*1.0*	0.83**b**	*0.11*	0.51**b**	*0.08*	1.37**b**	*0.2*
$CaCO_3$	40	17.5**a**	*0.8*	5.5**a**	*0.5*	22**a**	*1.9*	1.4**a**	*0.19*	0.80**a**	*0.12*	2.20**a**	*0.3*
$CaSO_4$	38	13.5**b**	*1.0*	4.1**b**	*0.3*	15**b**	*1.3*	0.82**b**	*0.09*	0.50**b**	*0.06*	1.30**b**	*0.2*
expérience 1													
Témoin	12	11.8	*0.9*	3.8**b**	*0.2*	13**b**	*1.2*	0.42**b**	*0.04*	0.28**b**	*0.03*	0.70**b**	*0.1*
$CaCO_3$	12	11.5	*1.4*	6.1**a**	*1.4*	17**a**	*1.8*	0.61**a**	*0.08*	0.34**a**	*0.04*	0.95**a**	*0.1*
$CaSO_4$	12	12.0	*1.0*	3.8**b**	*0.3*	14**b**	*2.1*	0.48**b**	*0.09*	0.28**b**	*0.05*	0.76**b**	*0.1*
expérience 2													
Témoin	12	12.7**b**	*1.3*	3.1**b**	*0.2*	15**b**	*1.5*	0.64**b**	*0.07*	0.24**b**	*0.03*	0.91**b**	*0.1*
$CaCO_3$	12	16.5**a**	*1.6*	3.8**a**	*0.4*	27**a**	*3.3*	1.16**a**	*0.21*	0.47**a**	*0.06*	1.63**a**	*0.3*
$CaSO_4$	12	11.8**b**	*1.9*	3.2**b**	*0.4*	16**b**	*2.3*	0.70**b**	*0.11*	0.33**b**	*0.05*	0.98**b**	*0.2*
expérience 3													
Témoin	6	17.9	*4.0*	5.5	*0.3*	19	*3.1*	1.55	*0.31*	1.10	*0.27*	2.65	*0.6*
$CaCO_3$	6	19.2	*3.3*	6.2	*1.1*	28	*9.4*	1.68	*0.58*	1.17	*0.50*	2.85	*1.1*
$CaSO_4$	6	13.2	*0.8*	6.3	*0.3*	19	*5.5*	1.11	*0.33*	0.76	*0.20*	1.87	*0.5*
expérience 4													
Témoin	11	15.1**b**	*2.2*	4.2**b**	*0.6*	13**b**	*2.3*	1.06**b**	*0.24*	0.72**b**	*0.22*	1.78**b**	*0.5*
$CaCO_3$	10	25.0**a**	*2.6*	6.3**a**	*0.5*	21**a**	*1.9*	2.48**a**	*0.46*	1.53**a**	*0.25*	4.00**a**	*0.7*
$CaSO_4$	8	18.5**ab**	*1.3*	4.4**b**	*0.3*	12**b**	*1.1*	1.29**b**	*0.21*	0.88**ab**	*0.14*	2.16**b**	*0.3*

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

La figure 5.9 présente les rapports 'parties aériennes/racines' pour les 3 traitements ; à gauche la moyenne générale des 4 expériences. Les valeurs de la croissance ne sont pas du même ordre de grandeur du fait d'une durée inégale des expérimentations, provoquant une forte variabilité de la moyenne. La moyenne générale du rapport 'parties aériennes/racines' est plus élevée pour le $CaCO_3$ mais non significative globalement. Les résultats sont significativement différents ($p<0.05$) par rapport au témoin dans l'expérience 4.

C'est la raison pour laquelle les valeurs sont pondérées par la moyenne de chaque expérience, réduisant la variance sur la moyenne générale. Le rapport est alors significativement plus élevé dans le traitement $CaCO_3$ que dans le témoin ($p<0.054$).

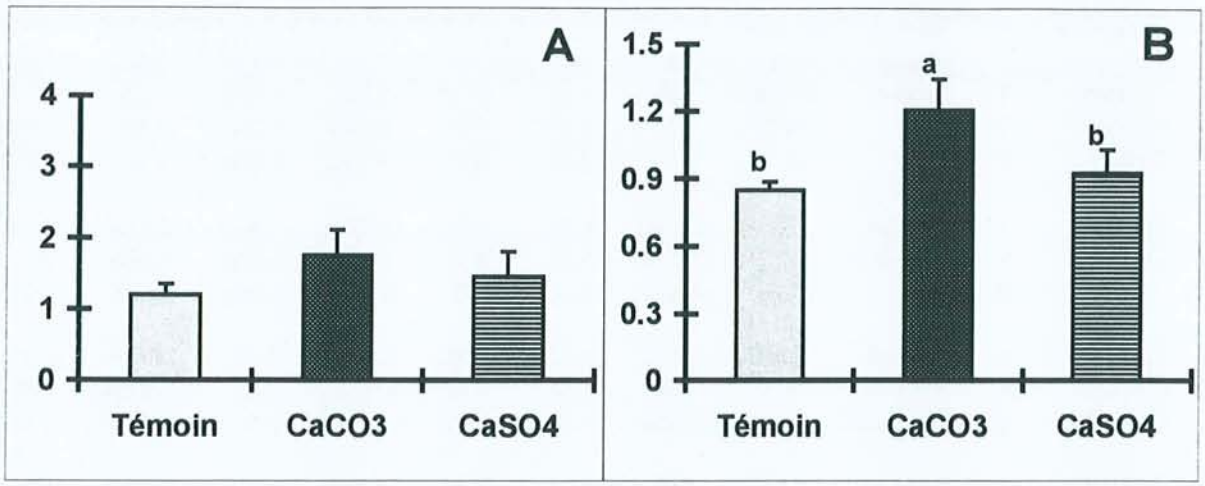


Figure 5.9 Rapport biomasse aérienne moyenne / biomasse racinaire moyenne : A) valeurs non standardisées et B) valeurs pondérées sur la moyenne de chaque expérience (a>b au seuil de $p<0.054$).

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

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

	n	N		S		P		K		Ca		Mg		Mn		Al		Ca/Al	
								g kg^{-1}										mole/mole	
Témoin	17	25.7**ab**	*0.10*	1.89	*0.12*	1.15	*0.19*	9.03	*1.15*	4.50**b**	*0.34*	1.45**a**	*0.08*	3.40	*0.43*	0.13	*0.02*	18.6	*3.4*
$CaCO_3$	16	25.2**b**	*0.08*	1.80	*0.06*	1.38	*0.09*	7.88	*0.26*	6.13**a**	*0.53*	1.43**a**	*0.07*	3.26	*0.28*	0.10	*0.01*	29.2	*4.3*
$CaSO_4$	13	28.7**a**	*0.12*	1.90	*0.11*	1.05	*0.14*	6.34	*0.37*	4.79**b**	*0.33*	1.03**b**	*0.10*	3.41	*0.45*	0.15	*0.02*	17.9	*3.6*

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

Le tableau 5.10 présente, pour l'expérience de 1996, les teneurs en éléments majeurs dans les différents compartiments des plants. Ce tableau montre les effets déjà constatés pour les feuilles (Tab. 5.9 : plusieurs expériences regroupées), mais aussi la baisse significative de l'Al dans le traitement $CaCO_3$. Le carbonate a significativement réduit la teneur en Mn et en Mg, et significativement augmenté la teneur en Ca dans les tiges. Le sulfate a lui significativement augmenté le S et réduit le Mg. Dans les racines fines le carbonate a significativement augmenté la teneur en Ca dans les deux horizons, et le sulfate y a augmenté le S ainsi que le Mn dans l'horizon A mais a réduit sa valeur dans l'horizon B. Pour les grosses racines, les deux traitements ont significativement réduit la teneur en Al, surtout dans l'horizon B, et le sulfate a augmenté significativement le S.

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

traitement	n	compar-timent	élément N	S	P	K	Ca	Mg	Mn	Al
Témoin	11	feuilles	25.7**ab**	1.92	1.22	10.11	5.20**b**	1.48**a**	4.22	0.17**a**
$CaCO_3$	10		25.2**b**	1.71	1.27	7.87	6.97**a**	1.26**a**	3.97	0.13**b**
$CaSO_4$	8		28.7**a**	2.03	0.80	6.01	5.33**b**	0.87**b**	4.43	0.20**a**
Témoin	11	tiges et	12.7	0.80**ab**	0.85	5.74	5.19**b**	1.30**a**	2.01**a**	0.09
$CaCO_3$	10	branches	10.2	0.63**b**	0.75	4.53	8.08**a**	1.02**b**	1.16**b**	0.03
$CaSO_4$	8		13.0	0.99**a**	0.60	4.57	6.61**ab**	1.06**b**	2.42**a**	0.07
Témoin	4	racines	12.1	1.79**B**	1.32	7.25	3.07**bB**	1.39	0.64**aA**	4.31
$CaCO_3$	4	< 2 mm	16.9	1.88**B**	1.48	7.42	4.35**aA**	1.59	0.52**abAB**	7.62
$CaSO_4$	4	A horizon	*	2.78**A**	1.50	7.13	3.25**bAB**	1.61	0.43**bB**	6.45
Témoin	4	racines	14.4	1.65**bB**	0.84	7.41	2.30**B**	1.47	0.83**A**	8.77
$CaCO_3$	4	< 2 mm	15.7	1.46**bB**	0.86	4.34	2.96**A**	1.36	0.77**AB**	10.67
$CaSO_4$	4	B horizon	16.2	2.56**aA**	1.21	4.97	3.03**AB**	1.58	0.66**B**	10.08
Témoin	4	racines	14.8**b**	0.99	0.60	5.73	2.66	0.99	1.03	1.81**A**
$CaCO_3$	3	2-5 mm	14.2**b**	0.94	0.71	5.69	3.33	1.10	0.84	1.28**AB**
$CaSO_4$	4	A horizon	19.2**a**	1.76	0.63	5.03	2.55	1.04	0.82	1.05**B**
Témoin	4	racines	13.1	0.90**b**	0.46	7.64	1.57	0.89	1.15	2.13**aA**
$CaCO_3$	4	2-5 mm	14.5	0.68**b**	0.60	8.36	2.72	1.01	0.89	1.36**bAB**
$CaSO_4$	4	B horizon	14.8	1.47**a**	0.47	7.12	2.22	1.03	0.89	1.05**bB**
Témoin	2	racines	12.9**b**	0.83**B**	0.66	4.40	3.34	0.79	0.81	0.46
$CaCO_3$	4	5-10 mm	12.4**b**	0.72**B**	0.81	4.85	3.86	0.81	0.58	0.80
$CaSO_4$	3	A horizon	15.2**a**	1.44**A**	0.79	4.01	3.43	0.97	0.94	1.04
Témoin	1	racines	12.2**b**	0.73**B**	0.65	6.75	2.33	0.95	1.31	0.65
$CaCO_3$	1	5-10 mm	*	0.77**B**	0.77	8.66	1.46	0.71	0.93	0.65
$CaSO_4$	1	B horizon	16.2**a**	1.55**A**	0.68	8.42	3.87	1.00	0.89	0.96

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

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

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

traitement	S		P		K		Ca		Mg		Mn		Al	
Témoin	5.0**b**	*0.95*	3.1**b**	*0.82*	27**b**	*6.1*	16**b**	*4.1*	5.0**b**	*1.1*	8.7	*2.5*	8.9	*2.8*
$CaCO_3$	9.3**a**	*0.63*	8.2**a**	*0.67*	52**a**	*6.0*	42**a**	*5.4*	9.6**a**	*0.81*	15.2	*3.0*	14.2	*1.8*
$CaSO_4$	10.1**a**	*1.3*	4.4**b**	*0.87*	31**b**	*5.3*	23**b**	*4.4*	6.4**ab**	*1.2*	10.3	*2.2*	11.4	*2.8*

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

Des indicateurs, tels que les rapports Ca/Al et Mg/Al, servent pour l'évaluation des conditions nutritives (Tableau 5.12). Le traitement carbonate augmente significativement la valeur du rapport Ca/Al comparé au témoin pour les parties aériennes, les feuilles et les tiges, tandis que celle du rapport Mg/Al dans les feuilles est significativement plus faible après le $CaSO_4$ comparée au témoin et $CaCO_3$. Les traitements ne modifient pas significativement ces rapports pour les racines de l'horizon A. Par contre dans l'horizon B on observe des valeurs Ca/Al et Mg/Al significativement plus faibles pour le témoin par rapport à celles des deux traitements calciques. Cela pourrait indiquer que le prélèvement est moins favorable, et donc moins efficace, dans le témoin.

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

traitement	n	feuilles	tige et branches	Racines horizon A			Racines horizon B		
				< 2mm	2-5 mm	5-10 mm	< 2mm	2-5 mm	5-10 mm
		Ca/Al							
Témoin	11	22.7 **b**	153 **b**	0.54	1.67	8.73	0.18	0.51**b**	2.40
$CaCO_3$	10	39.9 **a**	441 **a**	0.45	1.82	3.78	0.20	1.40**a**	1.52
$CaSO_4$	8	18.5 **b**	99 **b**	0.36	1.79	2.72	0.21	1.41**a**	2.73
		Mg/Al							
Témoin	11	10.2 **a**	57.5	0.39	0.96	3.06	0.20	0.47**c**	1.62
$CaCO_3$	10	12.3 **a**	93.0	0.29	1.10	1.49	0.15	0.84**b**	1.20
$CaSO_4$	8	4.98 **b**	26.6	0.29	1.23	1.14	0.18	1.08**a**	1.16

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

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

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

traitement	élément						
	S	P	K	Ca	Mg	Mn	Al
feuilles							
Témoin	34**b**	29**b**	31**b**	36	27**ab**	57**ab**	2
$CaCO_3$	47**a**	44**a**	40**a**	39	37**a**	68**a**	2
$CaSO_4$	25**b**	21**b**	24**c**	29	18**b**	52**b**	3
tige et branches							
Témoin	9	11	11	23	15	16**ab**	0.4
$CaCO_3$	9	13	13	25	14	11**b**	0.3
$CaSO_4$	8	12	13	24	14	19**a**	0.5
racines < 2 mm							
Témoin	26	27	21	13	23	7	66
$CaCO_3$	19	15	11	9	17	5	74
$CaSO_4$	20	21	13	11	2	5	66
racines 2-5 mm							
Témoin	25	24	30	22	28	16	29
$CaCO_3$	11	10	18	11	16	8	14
$CaSO_4$	30	26	34	20	31	14	21
racines 5-10 mm							
Témoin	7	9	6	7	7	4	3
$CaCO_3$	14	19	18	17	16	8	10
$CaSO_4$	17	19	17	17	17	10	11

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

L'évaluation de la croissance et de la nutrition montre que seul le traitement $CaCO_3$ améliore d'une façon significative la croissance aérienne des semis. Le $CaSO_4$ ne se différencie pas du témoin, mais il présente une tendance négative sur la croissance à plus long terme. Le rapport 'parties aériennes/racines' augmente après l'apport de carbonate par rapport au témoin.

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

UNIVERSITÉ NANCY 1 BIBLIOTHÈQUE SCIENCES

6

DISCUSSION

6 Discussion

Dans ce chapitre nous discutons les résultats obtenus et décrits dans les chapitres précédents. La structure des paragraphes est maintenue pour simplifier la lecture. Ainsi sont discutés en :
- § 6.1 le sol ;
- § 6.2 la solution du sol ;
- § 6.3 les racines ;
- § 6.4 les mycorhizes ;
- § 6.5 la croissance et nutrition des arbres.

6.1 Le sol

6.1.1 Le sol brut

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

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

L'augmentation de la CEC après $CaCO_3$ ou $CaSO_4$ (sites (1) et (2)) peut être liée à la dépendance de la CEC au pH (Grove *et al.* 1981, Pavan *et al.* 1984, Shamshuddin *et al.* 1991). Une autre explication pour l'augmentation de la CEC est une accumulation de matière organique (Derome 1990/91) suite à la réduction à court terme de la minéralisation de l'azote, amplifié ou non par des apports en plus des débris organiques suite aux traitements. Finalement cette augmentation de la CEC peut aussi être l'artefact des particules de $CaCO_3$ ou de $CaSO_4$ non dissoutes, au moins en partie. Cette dernière hypothèse est peu probable dans notre cas, car l'augmentation de la CEC après $CaCO_3$, ou $CaSO_4$, est moins élevée dans le site récent (2) que dans le site ancien (1). Une simple comparaison entre la quantité apportée (environ 1000 kg de Ca ha^{-1}) et la quantité sur le complexe d'échange cationique du sol (selon l'annexe 4.1 : dans l'horizon de surface une augmentation de Ca échangeable généralement comprise entre 4.5 et 7 $cmol_c$ kg^{-1} de sol soit 300 et 500 kg Ca) montre qu'environ la moitié se retrouve déjà incorporée dans le sol. Par ailleurs, une évaluation pour l'ensemble du profil (papier IV ; site 1) a permis d'estimer l'augmentation du stock de calcium (en équivalent CaO) suite au traitement de 1400 kg CaO ha^{-1} à 900 kg CaO ha^{-1}. Les augmentations du pH-H_2O, du taux de saturation, et la stimulation de la minéralisation observée après le traitement $CaCO_3$ dans la litière et l'humus de notre étude et dans un site voisin (Belkacem et Nys 1995 et 1997), favorisent donc

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

La confirmation de l'origine de l'augmentation de la CEC est donnée par l'étude des deux sites de St. Anthonis. Les premières années après amendement, les effets sur le pH et la CEC furent limités (Van den Burg 1994), et une accumulation de la matière organique est alors observée dans les 10 premiers centimètres (De Boer *et al.* 1993). Le jeune peuplement (site 10) de St. Anthonis présentait des taux absolus de N plus faibles dans les 10 premiers centimètres, par comparaison au peuplement plus âgé (site 9). L'amendement $CaCO_3$ augmente la minéralisation nette de l'azote et la proportion relative de NO_3-N dans le site (9), alors que ce n'est pas le cas dans le site (10). Les auteurs ont associé cet effet à l'impact différent du $CaCO_3$ sur la biomasse bactérienne, qui immobilise une partie de l'azote. Dans le site (10), où l'effet sur la minéralisation de N est nul, ils s'attendaient à une augmentation de la décomposition bactérienne par rapport à la décomposition par des champignons (De Boer *et al.* 1993). Des observations similaires ont été décrites par Marschner et Wilczynski (1991), lesquels ont enregistré un changement de la décomposition par des champignons vers une décomposition bactérienne après que le traitement calcique eut augmenté le pH de 3.5 à 5.5 en surface. Au moins à court terme, l'azote est immobilisé d'avantage que le carbone, diminuant le rapport C/N. Dans notre étude, 7 ans après le traitement, l'augmentation de la valeur du pH et de la CEC est beaucoup plus importante que celle observée par Van den Burg (1994). En revanche, le dénombrement, dans cette étude, des ectomycorhizes sur les apex indique plutôt une stimulation de l'activité des champignons, au moins pour ce qui est des espèces ectomycorhiziennes. Que l'augmentation de la CEC soit une fonction du pH et de la dissociation de la matière organique, semble donc également le cas pour les sites expérimentaux de St. Anthonis.

Les études de la Croix-Scaille (sites 1 et 2) montrent, qu'en règle générale, l'effet $CaCO_3$ a l'ampleur la plus importante avec des effets plus durables dans le temps. L'effet du $CaSO_4$ est plus fugace mais pénètre plus en profondeur dans un premier temps que l'effet $CaCO_3$. La diminution dans l'horizon A des concentrations en Mn, Mg et Al échangeables dans les expériences de laboratoire après $CaSO_4$, et en même temps l'augmentation des concentrations en Mn et Mg dans l'horizon B, mettent en évidence le déplacement de ces cations par le $CaSO_4$ (Black et Cameron 1984, Belkacem 1993). Cette différence de réactivité entre les divers amendements reflète les différences de solubilité (Ponette *et al.* 1997).

Les augmentations observées du Mg et Ca échangeables, par $CaCO_3$ et aussi par $CaSO_4$, associées aux diminutions de l'Al, du H^+ et du Mn, s'accordent bien avec les résultats de Haynes et Ludecke (1981), Reiter *et al.* (1986), Andersson et Persson (1988), Ranger *et al.* (1994) et Belkacem et Nys (1997). L'affinité des sites d'échange du sol pour les différents cations augmente dans l'ordre $Na < K < Mg < Ca < Al$ (Haynes et Ludecke 1981). Avec le temps et pour des doses de $CaCO_3$ plus importantes, un effet de surdosage peut entraîner une diminution de Mg, K et Na échangeables (Edmeades et Judd 1980, Haynes et Ludecke 1981, Grove et Sumner 1985, Myers *et al.* 1988, Hüttl et Zöttl 1993, Belkacem et Nys 1997). Cet effet, dépendant de la durée et de la dose, est différent selon la profondeur du sol ; certains éléments sont lixiviés des horizons de surface et s'accumulent dans les horizons plus profonds. Dans notre étude, exceptée la concentration du K échangeable qui baisse après le traitement carbonate, celles du Mg et du Na échangeables ne sont pas influencées. Par contre, pour le traitement sulfate, le lixiviage d'éléments nutritifs semble un fait pour plusieurs éléments (K, Mg, Mn).

6.1.2 Le sol dans la rhizosphère

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

L'étude de laboratoire avec les minirhizotrons montre qu'en général les éléments échangeables sont plus concentrés dans le sol rhizosphérique que dans le sol brut. Cela s'accorde avec les observations de Guan (1997). Quand le transport vers la racine n'est pas suffisant (souvent pour N, P ou K), un gradient d'appauvrissement se développe, comme dans le cas du K (Hinsinger et Jaillard 1990). Une concentration en nutriments dans le sol rhizosphérique est liée aux concentrations plus élevées d'exsudats, de bactéries et de matière organique; elle dépend aussi du taux de prélèvement, de récrétion et de la mobilité des ions dans le sol ainsi que du taux de conversion entre formes assimilables et non-assimilables (Darrah 1993). Dans cette étude, les traitements ont affecté le sol dans sa globalité, mais peu le gradient rhizosphérique. Un des rares effets de baisse de concentration dans le sol rhizosphérique concerne Ca dans l'horizon A après le traitement $CaCO_3$. Cette augmentation du prélèvement indiquerait une demande en Ca non satisfaite dans le Témoin.

L'augmentation du pH du sol près de la racine est plus importante (et sur une longueur plus grande sur l'axe de cette racine) par le traitement $CaCO_3$ comparé au $CaSO_4$ et au témoin. Puisque l'ammonium et le nitrate sont souvent prépondérants dans le bilan ionique de la solution (aussi dans cette étude), cette augmentation du pH (dépendant de l'ensemble du bilan cation/anion) indiquerait un rapport de prélèvement NO_3^-/NH_4^+ plus élevé, et / ou bien que plus d'ions OH^- / HCO_3^- sont excrétés dans le sol (Nye 1981, Keltjens et Van Ulden 1987, Gijsman 1990, Gahoonia et Nielsen 1992, Darrah 1993, George et Marschner 1996). Le fait qu'il y ait une légère baisse de l'augmentation du pH proche de la racine (à 10 mm de l'apex) serait dû au processus d'excrétion des protons, lié à l'élongation des cellules (Häußling *et al.* 1990). Ce processus est généralement un peu plus intense aux environs de l'apex par rapport à la zone au-delà. Häußling *et al.* (1985) ont décrit pour un sol acide (pH 4.5) que le pH de la rhizosphère est augmenté près de l'apex (0 à 5 mm de l'apex), diminué au-delà (entre 10 et 30 mm de l'apex), puis est de nouveau augmenté après cette zone (vers 50 à 100 mm de l'apex). De même Jaillard *et al.* (1996) décrivent pour le maïs dans un sol à pH 4.6 une augmentation du pH dans la zone d'extension proche de l'apex (jusqu'à 10 mm de l'apex), comparé avec une acidification sur 40 à 50 mm dans la zone basale et pas de gradient de pH au-delà. Par contre, Bashan et Levanony (1989), observent, pour un pH plus élevé et pour le blé, un flux net de protons plus important en passant des zones apicales et d'élongation vers les zones basales. Ce type de variation dépend du pH initial du sol brut et des prélèvements en nutriments (la solubilité des éléments nutritifs dépendant du pH).

6.2 La solution du sol

6.2.1 La solution du sol brut

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

concentration en Ca et du rapport Ca/Al dans les solutions après traitements. Le $CaSO_4$ induit des concentrations beaucoup plus élevées pour la plupart des ions étudiés, à l'exception du nitrate, par rapport au $CaCO_3$ et au témoin. La différence entre les ions ammonium et nitrate est remarquable : les concentrations sont plus élevées en ammonium pour le sulfate et le témoin alors que pour le carbonate c'est plutôt en nitrate. Le sulfate provoque plus de migration d'ions vers le bas du profil, à cause de sa plus grande solubilité.

Les rapports Ca/Al dans la solution du sol atteignent uniquement pour le témoin (site 1 et 2) et pour les périodes de juin (minimum de 0.36) et de septembre (minimum de 0.24) des valeurs qui se situent dans la fourchette de toxicité (de 0.20 à 0.50) généralement acceptée (Rost-Siebert 1985, Cronan et Grigal 1995). Les valeurs des expériences de laboratoire avoisinent 1 pour le témoin. Les traitements carbonate et sulfate augmentent cette valeur et l'effet est plus important au bout de 5 ans (site 1) qu'au bout d'un an (site 2). En laboratoire carbonate et sulfate augmentent significativement ce rapport dans l'horizon A, mais seul le sulfate a un effet dans l'horizon B. En conséquence, des dégâts directs de l'Al sur des racines sont possibles dans le témoin pour les sites expérimentaux *in situ*, mais peu probables dans les traitements $CaCO_3$ et $CaSO_4$. En outre, les valeurs relativement élevées du pH (au moins en mars) suggèrent que l'Al n'est pas présent sous sa forme la plus toxique (Rost-Siebert 1985, Noble *et al.* 1988, Boudot *et al.* 1994)

Comme le montrent clairement les expériences de laboratoire (§ 5.2), les solutions sont plus chargées en ions dans le traitement $CaSO_4$ que dans le traitement $CaCO_3$ ou le témoin. *In situ*, le même processus est observé au bout d'un an (site 2), tandis que l'effet est atténué au bout de 5 ans (site 1). Cette hausse des concentrations en Ca par le traitement $CaSO_4$ dans les expériences de laboratoire, aurait dû augmenter la disponibilité de Ca plus que dans le traitement $CaCO_3$. En réalité, le $CaSO_4$ n'améliore pas vraiment de façon durable la composition chimique de la solution du sol. Une migration des ions Mg^{2+} et Ca^{2+} de l'horizon A vers l'horizon B est observée, indiquant des pertes potentielles par drainage. De plus, l'augmentation des concentrations en Mn^{2+}, NH_4^+ et Al^{3+}, dans la solution de ces deux horizons, accroît le risque de phytotoxicité de ces ions (Keltjens et Van Ulden 1987, Keltjens et Van Loenen 1989). La toxicité aluminique est connue pour avoir un effet négatif sur l'élongation des racines et peut mener à des déficits en nutriments, tel le Mg, suite à un prélèvement déséquilibré (Marschner 1991). Un traitement avec du sulfate d'ammonium en Scandinavie (Majdi et Rosengren-Brinck 1994) a également provoqué des concentrations élevées en NH_4^+ et un prélèvement de Mg^{2+} et de Mn^{2+} réduit. Cet antagonisme entre Mg^{2+} et NH_4^+ est confirmé par les concentrations plus élevées en N et plus faibles en Mg dans les feuilles pour le traitement $CaSO_4$ de cette étude (§ 5.9).

Dans les expériences en laboratoire, le traitement $CaCO_3$ a une action plus forte sur la minéralisation de N que les deux autres traitements. Cet effet est généralement observé par les auteurs (Curtin et Smillie 1986, Hüttl et Zöttl 1993, Belkacem et Nys 1995, Smolander *et al.* 1996). Parfois, l'effet initial est une immobilisation de l'azote et non la stimulation nette de la décomposition (Derome 1990/91, Marschner et Wilczynski 1991). Dans cette étude, la stimulation apparente de la minéralisation est démontrée par les concentrations plus élevées en nitrate qu'en ammonium dans le traitement $CaCO_3$ par rapport à $CaSO_4$. Le même processus est observé *in situ* (sites 1 et 2), où les concentrations en nitrate dans le carbonate sont - en fonction de l'horizon et le temps écoulé depuis l'amendement - inférieures ou du même ordre de grandeur que celles du témoin, tandis que le sulfate favorise plutôt des concentrations d'ammonium.

Contrairement aux pertes en nitrate par drainage observées par Matzner *et al.* (1983), Schierl et Kreutzer (1989) et Hüttl (1989) après amendements calciques, il n'y a pas d'augmentation des sorties réelles pour nos sites et pour les doses de $CaCO_3$ ou de $CaSO_4$ utilisées, comme le montrent les résultats *in situ* et de laboratoire. Néanmoins, les traitements $CaCO_3$ (voir § 5.7: les solutions rhizosphère et sol brut de l'horizon B) et $CaSO_4$ (terrain et laboratoire) montrent une légère augmentation dans les horizons les plus profonds de NO_3 et SO_4, respectivement. Ceci correspond bien aux observations de Curtin et Smillie (1983) et Hüttl et Zöttl (1993) et ils sont accompagnés d'Al en concentrations plus élevées. Ainsi, on ne peut pas exclure que ces applications provoquent un transport de l'Al en présence de sulfate et nitrate (Hendershot *et al.* 1991, Robinson 1994).

La stimulation de la minéralisation de la matière organique, dans les horizons de surface, ne se traduit pas forcément par des concentrations élevées en nitrate dans les solutions du sol des horizons plus profonds ; en effet, les racines peuvent être un puits considérable pour le prélèvement de NO_3^- (Carnol *et al.* 1997). Cela s'accorde bien avec nos observations *in situ* (sites 1 et 2) ainsi que celles faites dans les Vosges et les Ardennes (Laudelout *et al.* 1993, Ranger *et al.* 1994) ; celles-ci montrent qu'il n'y a pas de pertes de nitrate par drainage après traitement $CaCO_3$. L'hypothèse du prélèvement renforcé menant à une croissance stimulée, explique cette différence. Derome (1990/1991) rapporte que le $CaCO_3$ a eu moins d'effet sur la croissance sur les substrats sableux. Seith *et al.* (1996) écrivent qu'un prélèvement plus élevé de NO_3^- est accompagné d'un prélèvement renforcé en Ca, Mg et Mn. On peut ainsi supposer, que si la croissance peut bénéficier des niveaux plus élevés de nutriments, les pertes par drainage seront faibles. Cela est vrai si le transport de Ca vers les horizons plus profonds est suffisant, provoquant non seulement une stimulation de la croissance racinaire en surface, mais aussi dans les horizons inférieurs (surtout les sites 1 et 2 ; Hüttl et Zöttl 1993). Ces derniers auteurs ont observé que, dans les peuplements endommagés, les pertes par drainage après un amendement $CaCO_3$ sont plus élevées que dans les peuplements en bonne santé, car les éléments libérés par le $CaCO_3$ sont davantage prélevés lorsque les arbres disposent d'un système racinaire en bon état. D'ailleurs, le $CaCO_3$ peut également avoir des effets indirects sur la microflore qui elle même fait accumuler temporairement ou stimuler d'autres cycles (N, S...).

6.2.2 La solution du sol dans la rhizosphère

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

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

est inattendue car l'eau de pluie correspond à une solution peu riche et les apports semblent être négligeables par rapport à la solution du sol (0.01 à 0.03 $mmol_c\ l^{-1}$), à l'exception de SO_4^{2-} et Ca^{2+}, avec des concentrations de 0.04 ($\pm$ 0.001) et 0.06 ($\pm$ 0.01) $mmol_c\ l^{-1}$, respectivement, soit environ 20 % de la concentration dans la solution du sol.

Dans le témoin, il y a eu concentration pour certains éléments vers la racine dans la première expérience alors qu'il y a un appauvrissement significatif pour beaucoup de nutriments dans la deuxième expérience. Un tel appauvrissement d'ions, tels que Ca, Mg ou K, est généralement observée dans des horizons pauvres et acides (Häussling *et al.* 1988, Hinsinger *et al.* 1992, Dieffenbach *et al.* 1997), et reflète un prélèvement net excédant le transport vers la racine. Peut-être que l'augmentation des concentrations dans la première expérience est le résultat d'une hausse de la minéralisation de la matière organique proche des racines. Dans le traitement $CaCO_3$, on n'observe ni gradient d'appauvrissement, ni de concentration.

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

Les concentrations plus élevées dans les solutions après traitement $CaCO_3$, expliquent pourquoi les gradients dans la rhizosphère du témoin sont neutralisés par ce traitement. Ca et N, qui sont transférés vers la racine, ne sont plus limitant dans la rhizosphère (voir aussi Figure 5.7). Les concentrations d'environ 0.25 et 1.8 $mmol_c\ l^{-1}$ de Ca et NO_3^-, respectivement, sont suffisantes et il n'y a plus d'appauvrissement, alors que pour des concentrations de 0.2 et 1.5 $mmol_c\ l^{-1}$, respectivement, il y avait un appauvrissement. Cela est corroboré par les résultats de Dieffenbach *et al.* (1997), qui ont montré l'existence d'un appauvrissement dans la solution du sol près de la racine pour des concentrations dans la solution très faibles (0.06, 0.10 et 0.04 $mmol_c\ l^{-1}$ pour Mg, Ca et K, respectivement).

Gobran et Clegg (1996) suggèrent que les arbres qui poussent sur les sols acides pauvres en nutriments investissent plus de leur énergie, par la création d'un micro-environnement favorable autour de la racine et pour les micro-organismes qui y vivent. Par conséquent, le coût énergétique est plus grand dans le témoin que dans le traitement $CaCO_3$. Ainsi, le fonctionnement de la racine se détériore avec l'âge dans le témoin, tandis que cela n'est pas le cas dans le traitement $CaCO_3$. La présence de matière organique en solution (entre autre mucilage, exsudats etc) peut aider à réduire la toxicité de l'Al, par la complexation / chélation d'une partie de l'Al (Adams et Moore 1983, Mulder *et al.* 1989, Marschner 1995, Olsthoorn 1998). Une interprétation des rapports molaires Ca/Al devrait donc prendre en compte qu'une partie de l'Al est complexé.

Des rapports molaires Ca/Al < 1.0 dans la solution du sol sont un risque potentiel de dégâts racinaires (Cronan et Grigal 1995). Cela peut se traduire par des taux de turnover racinaires plus importants, comme observé *in situ* pour les sites de la Croix-Scaille. Les rapports Ca/Al plus faibles dans le témoin de la première expérience indiquent des conditions défavorables pour le prélèvement ; on peut supposer un lien avec un prélèvement perturbé lequel se trouve à un niveau inférieur au potentiel arrivant par convection, créant ainsi un gradient de concentration. Le rôle de la matière organique et les complexants potentiels de l'Al dans la rhizosphère reste, pourtant, à déterminer, et pourrait modifier cette interprétation. En comparaison, le traitement $CaCO_3$ augmente les concentrations dans la solution, et il n'y a plus de gradients de concentration près de la racine, et cela correspond aux rapports Ca/Al plus favorables dans ce traitement. Pour des racines physiologiquement plus âgées (moins actives), il est souvent souligné qu'elles prélèvent principalement l'eau et moins les éléments nutritifs. Ceci est un argument supplémentaire pour expliquer le moindre prélèvement dans le témoin de la première expérience, menant à des gradients de concentrations des éléments arrivant par convection.

L'augmentation du nitrate, anion accompagnateur, aux dépens du sulfate après traitement carbonate, comme cela a aussi été observé pour la solution du sol brut (§ 5.2), est lié à la stimulation de la nitrification par ce traitement $CaCO_3$ (Andersson et Persson 1988, Belkacem et Nys 1997). La nutrition azotée se fait alors sous la forme de nitrate au lieu de la forme ammonium (§ 5.7). Bien que le traitement $CaCO_3$ ait stimulé à la fois la production de nitrate et d'ammonium, le nitrate est dominant et le rapport NO_3^-/NH_4^+ dans la solution du sol plus élevé, ce qui est favorable au bon fonctionnement racinaire (Callot *et al.* 1982, Gijsman 1990). Il a été montré, dans des expériences en solution nutritive pour des différents dosages de NO_3^-/NH_4^+ que le chêne pédonculé (*Quercus robur* L.), malgré une préférence pour le NH_4^+ pour la plupart des mélanges nutritifs où il y avait une quantité importante de NH_4^+, pouvait s'adapter facilement au NO_3^- comme source d'azote (Keltjens et Van Loenen 1989). Cela est important compte tenu du plus grand potentiel de mobilité du NO_3^- dans le sol par comparaison au NH_4^+, expliquant la diffusion plus importante du NO_3^- vers les racines (Olsthoorn *et al.* 1991). Le NH_4^+ en échange, est plus présent sur le complexe d'échange cationique du sol ou encore sous des formes non-échangeables. Cette flexibilité vis-à-vis de la nutrition azotée et du rôle du nitrate valent probablement aussi pour le chêne sessile.

L'observation de l'augmentation du pH rhizosphérique par le traitement $CaCO_3$ confirme le fait d'un rapport de prélèvement de NO_3^-/NH_4^+ plus élevé (Keltjens et Van Ulden 1987, Gijsman 1990), et ou l'excrétion supplémentaire d'OH^- / HCO_3^- dans le sol. Car dans le bilan des cations/anions ces deux ions N ont le plus de poids. Gijsman (1990) conclue que la proportion de NO_3^- prélevée est très importante pour la croissance racinaire du Douglas (*Pseudotsuga menziesii*) et un bon fonctionnement de ces racines. Quand la proportion de N-NO_3^- est supérieure à 65 %, la croissance racinaire est favorisée par l'excrétion de carboxylates et de OH^- ; entre 20 et 65 % de N-NO_3^-, ce processus est limité à la zone de l'apex, et en dessous de 20 % de N-NO_3^- il y a des perturbations physiologiques (Gijsman 1990).

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

6.3 Les racines

6.3.1 Les racines fines vivantes

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

Distribution des racines fines et biomasse totale

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

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

Les effets des traitements $CaCO_3$ et $CaSO_4$ sur les racines fines

Le pourcentage de la biomasse des racines fines localisées en dessous de 30 cm est plus élevé pour le traitement $CaCO_3$ que pour le témoin ; ces résultats contredisent les observations de Murach et Schünemann (1985) et de Hüttl et Zöttl (1993) montrant, après traitement $CaCO_3$, un enracinement plus superficiel. Ceci est généralisable à l'ensemble des sites et des expériences de laboratoire : une stimulation du développement racinaire en profondeur plus qu'en surface. Cela signifierait une distribution suffisante du produit appliqué vers le bas du profil, le plus souvent obtenue avec des produits hautement pulvérisés, plus solubles à l'eau ou en suspension (Schüler et Zwick 1992, Hüttl et Zöttl 1993, Majdi et Nylund 1996, Ponette *et al.* 1997), ou bien une réponse indirecte à l'amendement (Raspe 1992). Majdi et Nylund (1996) rapportent que, due à la forme liquide de l'apport, la production des racines fines a augmenté à la profondeur de 41-85 cm, induisant une augmentation de la production aérienne de 57 %, malgré une diminution de la production des racines fines à 0-20 cm. Raspe (1992) décrit ce phénomène en termes de réponses directes et indirectes à l'application, c'est-à-dire une stimulation directe et chimiotropique de la croissance des racines fines après la dissolution d'un amendement riche en Mg dépendant de la profondeur du sol, suivie par une stimulation indirecte de la croissance racinaire dans des horizons plus profonds à cause d'une photosynthèse et d'un flux de translocation d'assimilats plus importants vers les racines. Ce dernier point correspond avec l'observation, dans cette étude, d'une stimulation de la croissance des racines fines dans les horizons plus profonds.

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

La longueur spécifique est parfois stimulée (effet à court terme, pour certains horizons), mais en général tend à diminuer après le traitement carbonate. Pour les deux sites de St. Anthonis il y a une réponse différente aux traitements entre les deux sites. Dans le jeune peuplement (site 10) où les concentrations dans les feuilles pour N, P, Mg, Zn et Fe sont insuffisantes, ou basses avant le traitement $CaCO_3$, la réponse du système racinaire est une augmentation de la longueur spécifique dans les premiers 30 cm, un nombre plus élevé des mycorhizes par cm de racines fines et une stimulation de la proportion des morphotypes poilus. Dans le peuplement plus âgé (site 9) où les concentrations foliaires sont d'un niveau acceptable (sauf pour le Zn), il y a une augmentation faible de la biomasse et de la longueur des racines fines, sans augmentation du nombre des mycorhizes. Cette différence pourrait être liée au fait que le sol est plus acide dans le jeune peuplement (10), inhibant la croissance racinaire, ou la régulation

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

En comparaison, le sulfate a stimulé la biomasse et la longueur des racines fines sur les deux sites de la Croix-Scaille, mais n'a pas eu d'effet sur la croissance racinaire pour les expériences *in situ*. Carvalho et Van Raij (1997) rapportent que $CaSO_4$ stimule la croissance autant sinon plus que $CaCO_3$ par rapport au témoin.

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

La longueur spécifique diminue dans les traitements $CaCO_3$ et $CaSO_4$. Les racines sont alors classées par leur diamètre dans la fraction supérieure des racines fines (0.5 à 2.0 mm au lieu de < 0.5 mm). Cela confirme l'hypothèse de stockage supplémentaire et renforce l'observation d'un turnover moins important dans ces traitements. Dans le témoin, les arbres ont besoin d'investir plus dans la prolifération des racines, développant beaucoup de nouvelles racines dans la fraction la plus fine des racines fines. Un tel processus peut être lié aux contraintes toxiques ou mécaniques. Cela peut être aussi une adaptation à l'exploration du sol. Mou *et al.* (1997) montrent que les racines fines colonisent les zones localement enrichies par des nutriments, en formant des racines plus fines et en stimulant l'élongation des racines. Comparé aux traitements anciens (1), les nouveaux traitements (2) présentent les mêmes tendances et on peut s'attendre à ce qu'ils donnent des résultats identiques à moyen terme. La réaction plus rapide des traitements contenant du $CaSO_4$, comparé au $CaCO_3$ seul, reflète, à nouveau, la solubilité plus élevée de ce produit.

La nutrition a une influence sur la longueur spécifique des racines. Si la forme dominante d'azote prélevé par les racines est le NO_3^- , donc augmentation du pH de la rhizosphère (Gijsman 1990), l'inhibition de l'élongation des cellules due à un pH trop acide peut être atténuée, l'inverse avec NH_4^+. Les valeurs inférieures du pH et la longueur spécifique en général plus faible pour le site 10 comparées au site 9 à St. Anthonis, suggèrent que l'inhibition de l'élongation des cellules peut être élevée dans le peuplement de site 10. Cela expliquerait pourquoi en réponse à l'atténuation directe de ce stress (pH du sol brut plus élevé et disponibilité plus importante de NO_3^-, Ca et Mg), l'élongation des cellules racinaires et l'infection mycorhizienne ont été stimulées par le traitement $CaCO_3$ dans le peuplement de site 10. Pour le peuplement du site 9, qui souffre moins des problèmes d'acidification du sol et d'inhibition de la croissance racinaire, le traitement $CaCO_3$ est plutôt une fertilisation qu'un amendement, stimulant significativement la longueur et la biomasse des racines fines dans les horizons de surface, avec une tendance à une longueur spécifique réduite dans les horizons plus profonds. Là, cette longueur spécifique moins importante indiquerait un stockage plus important dans la fraction plus grosse des racines fines.

6.3.2 Les racines fines mortes

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

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

En général sur l'ensemble des dix sites, le rapport vivant/mort des racines fines augmente après traitement calcique et cette augmentation est continue au moins les premières années. Dans la littérature, on constate que les rapports vivant/mort sont inférieurs dans les sites pauvres et ou acidifiés (Persson 1993) et que le turnover des racines est plus élevé en réponse à la toxicité de l'Al (Gobran *et al.* 1993, Persson *et al.* 1995, Helmisaari 1997), ou bien à une addition de sulfate d'ammonium (Persson *et al.* 1995), induisant une masse de racines mortes plus importante (Majdi et Rosengren-Brinck 1994). Dans les expériences de laboratoire, le traitement $CaCO_3$ augmente d'une façon significative le rapport vivant/mort des racines fines. Le traitement $CaSO_4$ est moins favorable à la survie des racines : il n'y a pas de stimulation du rapport vivant/mort des racines, la survie des semis est inférieure à celle des autres traitements, et en plus la croissance nette des racines est moins importante. Sur le terrain, cependant, il n'y a pas de différence significative entre traitements $CaSO_4$ et $CaCO_3$ en ce qui concerne la mortalité des racines fines ; pour les deux traitements, la mortalité est inférieure à celle du témoin. Dans l'ordre décroissant, la mortalité est la plus grande dans le témoin, suivi par le sulfate, puis le carbonate.

L'augmentation du rapport des racines vivantes / racines mortes par $CaCO_3$ dans cette étude, est interprétée en termes de meilleure santé et de survie plus importante. Cette augmentation de la survie peut être accompagnée d'une production plus faible de racines fines, comme cela a déjà été observé après l'application d'une fertilisant sans azote (Persson *et al.* 1995), mais cela peut être aussi le résultat d'une longévité des racines plus grande dans une zone riche en nutriments (Robinson 1994).

On peut spéculer sur l'origine de la mortalité plus élevée des racines fines dans les traitements $CaSO_4$ et témoin par rapport à $CaCO_3$: cela pourrait être une adaptation à la toxicité aluminique, par immobilisation d'Al dans des tissus racinaires (Al accumulateurs ; Marschner 1991) et ensuite évacuation d'Al par les racines mourantes ('root-pruning'). On peut

l'interpréter aussi dans le contexte d'une différence en longévité, qui est liée aux coûts et bénéfices d'élaboration et prélèvements des racines fines (Eissenstat 1991, Eissenstat et Yanai 1997). Ainsi, la longévité optimale est différente selon les environnements et les traitements peuvent modifier celui-ci. Un milieu peu optimal (acide, toxicité aluminique) dans le témoin, favoriserait une stratégie de faibles coûts pour des racines qui poussent rapidement (turnover élevé), tandis que pour l'amendement $CaCO_3$ ces racines peuvent être fonctionnelles plus longtemps.

6.3.3 Turnover des racines fines

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

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

A la Croix-Scaille, le taux de turnover est plus faible dans $CaCO_3$ ancien et $CaSO_4$ ancien que dans le témoin et plus marqué en 1994 qu'en 1995. Cela concorde avec les travaux de Meyer (1985), Matzner *et al.* (1986) et Murach (1988). Matzner *et al.* (1986) ont observé que le pourcentage des racines mortes dans des 'ingrowth cores' est de 25% dans les 'carottes' du traitement Ca par rapport au 60 à 70 % du témoin, indiquant que la longévité est plus importante et que le taux de turnover est plus faible après le traitement Ca. Murach et Schünemann (1985) ont trouvé une accumulation de l'Al dans les racines fines du témoin (comparé au traitement Ca), menant à des rapports Ca/Al défavorables dans les racines fines suivi par une mortalité plus élevée de ces racines fines. Une telle accumulation d'Al peut augmenter la sénescence des racines et le turnover (Vogt *et al.* 1987). Eissenstat (1991) décrit l'investissement en croissance opportuniste des racines avec une densité de tissu plus faible et une longueur spécifique grande sur des sites pauvres en nutriments. Un turnover plus élevé serait, dans ce cas, un bon compromis dans la compétition pour des ressources alimentaires limitées. D'autres auteurs (Keyes et Grier 1981, Eissenstat et Yanai 1997, Ryan *et al.* 1997, Finér *et al.* 1997) ont également observé un turnover plus élevé sur des sites de faible fertilité. Les nouveaux traitements (site 2) ont un turnover plus élevé que le témoin en 1995, en accord

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

L'augmentation de la biomasse racinaire vivante et la diminution de la nécromasse racinaire après $CaCO_3$ est donc plutôt due à une plus grande longévité qu'à une décomposition accrue. Généralement, un pH acide est considéré comme un des facteurs limitants de la décomposition (Ulrich 1983) ; on peut ainsi supposer qu'une augmentation du pH, suite à l'amendement carbonate, favoriserait la décomposition. Toutefois, d'autres auteurs rapportent l'absence d'effets significatifs de traitements calciques sur la décomposition (Marschner et Wilczynksi 1991, Smolander *et al.* 1996). En accord avec l'hypothèse de longévité plus grande, Helmisaari (1997) décrit un turnover plus élevé en réponse à une toxicité de l'Al, et des additions de sulfate d'ammonium augmentent ce turnover en réduisant la longévité (Persson *et al.* 1995), tandis que des additions sans azote auraient l'effet inverse. Santantonio et Hermann (1985) observent une quantité de racines plus importante sur des sites plus humides et un turnover moins élevé, comparé à des sites plus secs.

6.3.4 La capacité d'échange racinaire

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

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

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

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

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

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

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

6.3.5 La teneur en éléments minéraux dans les racines fines

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

Les concentrations moyennes des éléments minéraux dans les racines fines, pour les expériences *in situ* et de laboratoire, sont dans la fourchette des valeurs rapportées (Gehrmann 1984, Murach et Schünemann 1985, Kelly et Joslin 1989, Yin *et al.* 1991, Raspe 1992, Majdi et Rosengren-Brinck 1994, Persson *et al.* 1995, George *et al.* 1997). Les effets $CaCO_3$ et $CaSO_4$ sur les concentrations en Mn, Ca, Mg et sur le rapport Ca/Al sont comparables avec ceux décrits par Safford (1974), Gehrmann (1984) et Murach et Schünemann (1985), bien que les effets sur Mg et sur le rapport Ca/Al ne soient significatifs que dans quelques cas. Comme pour les teneurs foliaires, le traitement $CaSO_4$ n'a pas modifié significativement la teneur en Ca dans les racines fines, et a augmenté la teneur en N en baissant la teneur en Mg. Cela s'explique par des concentrations plus élevées en Al^{3+} et en NH_4^+ dans la solution du sol et sur les sites d'adsorption sur l'apoplaste de la racine, réduisant le prélèvement en Ca^{2+}, Mg^{2+} et K^+ (Keltjens et Van Ulden 1987, Keltjens et Van Loenen 1989, Majdi et Rosengren-Brinck 1994, Ljungström et Nihlgård 1995, Ericsson *et al.* 1995, Kölling *et al.* 1997). Des effets négatifs du NH_4^+, ou généralement des niveaux élevés en N, sont couramment observés sur le prélèvement de Mg, P et K (Gobran *et al.* 1993, Seith *et al.* 1996, Kölling *et al.* 1997), bien que le nitrate puisse stimuler le prélèvement de cations (Seith *et al.* 1996).

Les rapports Ca/Al ont des valeurs proches du risque 50 % d'un stress Al probable (Cronan et Grigal 1995) mais ces rapports sont en général plus élevés dans les traitements $CaCO_3$ que dans le témoin. Des rapports de moins de 0.10 à 0.20 sont considérés 'toxiques' (Puhe *et al.* 1986, Cronan et Grigal 1995), ils sont atténués par le traitement $CaCO_3$ jusqu'à la profondeur de 30 à 45 cm où la différence est plus marquée, et qui correspond à des racines plus grosses (longueur spécifique plus faible), séquestrant moins d'Al. Cela est remarquable, car les racines les plus 'vitales' selon leur rapport Ca/Al se trouvent souvent dans les horizons organiques de surface, où l'Al est complexé avec la matière organique (Rost-Siebert 1985).

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

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

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

6.3.6 Les grosses racines

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

6.4 Les mycorhizes

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

A la Croix-Scaille, les variations saisonnières de la communauté mycorhizienne se sont avérées moins importantes pour $CaCO_3$ ancien, $CaSO_4$ ancien et témoin, comparés aux nouveaux traitements. Cela s'explique par la relation avec le turnover des racines fines, qui est maximum dans les nouveaux traitements. En outre, la longueur spécifique est plus faible (changement de classe des racines fines) pour $CaCO_3$ et $CaSO_4$ anciens. Les changements saisonniers, plus importants pour les nouveaux traitements au cours de la première année suivant l'amendement, seraient une réponse directe aux changements dans la fertilité du sol, ou indiqueraient un turnover plus élevé à la fois pour les racines et les mycorhizes. On peut spéculer que le renouvellement continu des racines fines (< 0.5 mm diamètre, SRL élevée) dans les nouveaux traitements et dans le témoin, offre plus d'opportunités de s'établir pour des symbiotes de début de succession. Par contre, une mortalité plus grande, liée à ce turnover plus élevé, défavoriserait les espèces de fin de succession. L'hypothèse est alors que le type A2, qui augmente après traitements calciques, est un type de fin de succession. Cela est en contradiction avec le fait que ce type est aussi stimulé dans les nouveaux traitements. Le nombre plus important d'apex mycorhizés observé après les traitements calciques correspond mieux avec l'hypothèse d'un nombre plus important grâce à un système racinaire d'une plus grande longévité. Dans ce contexte, Kårén et Nylund (1997) avancent qu'un changement relativement petit de la capacité de colonisation des champignons mycorhiziens provoquerait des changements de la structure de la communauté mycorhizienne à un terme relativement court, c'est-à-dire une augmentation de la proportion de ces espèces ayant une plus grande capacité de colonisation. La mortalité des racines fines augmente, en réponse à une disponibilité accrue en eau et en azote (Majdi et Nylund 1996, Termorshuizen 1993). Dans notre travail, il n'y a pas d'indication d'une augmentation de la mortalité après traitements. Par

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

A la Croix-Scaille, les effets saisonniers sont identiques entre les traitements ; une analyse plus générale des effets des traitements sur l'ensemble des sites (échantillonnés à des périodes différentes) est donc justifiée. On observe une augmentation relative des types poilus (A2) alors que les types lisses (types C) diminuent, et parmi ces derniers une diminution du type C1 en faveur des types C2 (C2 et C2X). L'augmentation de ces types correspond à un mycélium plus abondant (Voiry 1981), et renforce la stimulation de la surface d'absorption par l'augmentation de la biomasse et de la longueur des racines fines. La réponse la plus forte est observée pour les type A2 (↗) et Ctot (↘) pour le site de Tronçais (traitement NPKCa), et le site de Fontainebleau et celui de la Croix-Scaille confirment que les traitements les plus riches (ou les plus réactifs) ont une réponse plus importante du type A2 qu'un traitement $CaCO_3$ seul.

Dans notre étude, la stimulation, par les traitements calciques, des mycorhizes est en contradiction avec les observations de Vogt *et al.* (1983) et Blaise et Garbaye (1983) qui ont observé soit une exploration plus importante du sol par les racines et les mycorhizes pour des stations moins fertiles, soit l'absence de cette stimulation après un enrichissement du site par des fertilisants. Ces derniers observent, en appliquant la même méthodologie dans un peuplement de hêtres de 9 ans des réactions opposées entre des traitements Ca seul ou NPKCa ; cependant, les mêmes morphotypes, A2 et C1, répondent aux traitements calciques. Dans leur travail, le nombre des racines fines par m^2, et donc le nombre des apex, diminue tandis que la croissance du peuplement augmente. Squire *et al.* (1978) suggèrent que la formation des mycorhizes dépend de la disponibilité des nutriments et peut être inhibée par une nutrition déséquilibrée. Termorshuizen et Ket (1991) observent une augmentation de la quantité de racines fines après un apport d'azote mais une diminution du nombre de mycorhizes ; plutôt avec la forme ammonium que nitrate. Le Tacon *et al.* (in prep.) trouvent des résultats similaires à ceux de notre étude dans une expérience sur hêtre, où les types poilus augmentent relativement aux types lisses après amendement ; mais dans ce cas, la biomasse racinaire n'est pas modifiée, seul le nombre d'apex mycorhiziens est significativement réduit par le traitement Ca. En comparaison, Godbold *et al.* (1997) observent que les types poilus (~type A2) augmentent après un enrichissement en CO_2. Wallander *et al.* (1997) observent une diminution de l'abondance relative d'un morphotype blanc et lisse après un traitement calcique.

Lõhmus *et al.* (1989) trouvent que la surface absorbante de l'Epicéa commun est un bon indice ecomorphologique des conditions du sol et mentionnent une augmentation du pourcentage des racines très fines (< 0.6 mm) quand les conditions du sol se détériorent, ce qui provoque une hausse de l'investissement énergétique et une baisse de son efficacité. Newton et Pigott (1991), Wallander (1992) et Arnebrant et Söderström (1992) soulignent l'effet négatif de N sur l'infection mycorhizienne. Par contre, Boiffin (1997) observe pour une nutrition croissante en azote, que 25 à 30 % de plus de C est alloué aux racines quand elles sont associées à des symbiotes. Dans le cas d'un enrichissement en CO_2 (Gobold *et al.* 1997), les types poilus sont particulièrement favorisés, de sorte que l'on peut supposer qu'une allocation plus élevée de C est corrélée à l'abondance relative plus élevée des morphotypes poilus. Wallander (1992) conclue que, selon la théorie puits-source ou bien celle des hormones, la mycorhize a besoin de créer ou maintenir un puits pour recevoir des photosynthates. Wallander *et al.* (1997) trouvent un changement après traitement calcique dans la communauté ectomycorhizienne des racines du Pin sylvestre, favorisant les morphotypes qui utilisent principalement des sources

inorganiques d'azote (surtout NH_4^+) sur ceux qui utilisent surtout de l'azote organique (alanine, protéine) ; la présence d'un nouveau morphotype, absent dans le témoin, apparaît et est liée à un prélèvement important de NH_4^+. Il serait intéressant de déterminer si la stimulation des types poilus (A2), plus forte après le traitement $CaSO_4$, va avec un prélèvement important de NH_4^+ (là où près des racines le prélèvement de la forme NO_3^- semble dominer).

Le pH (Garbaye *et al.* 1986, Erland et Söderström 1990, Thomson *et al.* 1996, Aggangan *et al.* 1996) se révèle être systématiquement un facteur important. Dans leur travail, Erland et Söderström (1990), montrent que l'infection mycorhizienne augmente pour un pH-H_2O du sol entre 4.0 et 5.2, puis diminue graduellement pour atteindre des taux très faibles vers pH 7.5 ; les valeurs absolues de ces optima varient selon le site et la saison.

Les changements entre les types A2 et Ctot, et entre C1 et C2 dans notre travail, sont examinés plus en détail. Le seul facteur dépendant du temps est la durée depuis l'application de l'amendement, pour les types A2 et Ctot ; les quantités d'amendements appliquées étant modérées, l'hypothèse est que l'effet diminue avec le temps. Le pH-H_2O du sol peut en partie expliquer les changements en type C1 et C2 (§ 4.2.4), mais curieusement le type A2 n'est pas clairement dépendant du pH. Cela voudrait dire que ce n'est pas le pH qui causait l'augmentation en abondance du type A2, mais plutôt un changement dans le statut chimique et nutritif du sol (Ca^{2+}, NO_3^-, NH_4^+?). Toutefois, une déficience en Mg et Ca ne semble pas augmenter la fréquence des mycorhizes, tandis qu'une déficience en P stimule la formation de mycorhizes (Rapp et Jentschke 1994). Les associations mycorhiziennes ont prouvé qu'elles étaient adaptées aux sols minéraux acides avec une disponibilité faible en P (Marschner 1995), ce qui est le cas pour la plupart des sites.

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

6.5 Croissance et nutrition des arbres

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

La croissance des arbres

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

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

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

Pour les expériences de laboratoire, le traitement $CaCO_3$ a stimulé significativement la croissance aérienne des semis. Les niveaux de Ca^{2+} et Mg^{2+} étaient très faibles et de K^+ faibles dans le sol utilisé pour ces expérimentations. Une stimulation par l'addition de Ca, un des éléments limitants, est donc attendu (Hüttl 1989, Hüttl et Zöttl 1993, Gobran *et al.* 1993, Belkacem et Nys 1995). Le rapport tige/racine augmente après le traitement $CaCO_3$ comme cela a déjà été observé par Gobran *et al.* (1993) et Tagliavini *et al.* (1995), mais ceci doit être considéré comme un effet indirect du $CaCO_3$ par stimulation de la minéralisation de l'azote (Belkacem et Nys 1995 et 1997) qui augmente ce rapport tige/racine (Seith *et al.* 1996, Beck 1996). Si la disponibilité en eau et en nutriments est limitée, ce rapport tige/racine diminue (Canadell et Roda 1991). Le $CaSO_4$ qui avait stimulé la croissance sur les deux sites de la Croix-Scaille autant que le $CaCO_3$, n'a pas stimulé significativement la croissance des racines ni la croissance des tiges dans les expériences de laboratoire, et semble même provoquer une survie moindre dans l'expérience de 13 mois.

La nutrition

Les augmentations relatives de plusieurs éléments pour le site (1) de la Croix-Scaille en 1992 mais pas en 1993, suggèrent que l'effet du $CaSO_4$ est rapide mais éphémère. La différence significative pour N, entre $CaCO_3$ et les autres traitements, confirme l'effet carbonate sur la minéralisation de la matière organique (Hüttl et Zöttl 1993, Belkacem et Nys 1995).

Les valeurs mesurées, comparées aux seuils critiques (Bonneau 1995), montrent que les nutritions en N, P, Mn et K sont satisfaisantes mais pauvres pour le Mg à la Croix-Scaille. La nutrition en Ca – pauvre dans le témoin – est correcte dans les parcelles ayant reçu $CaCO_3$ ou $CaSO_4$. Cette richesse relative en P et cette pauvreté en Mg et Ca concordent avec les observations du statut nutritif du sol. Pour l'ensemble des sites, la nutrition foliaire est améliorée. Ce résultat, associé avec l'augmentation de la croissance, suggère que non seulement les racines mais aussi leur fonctionnement sont stimulées par les traitements calciques.

Dans les expériences de laboratoire, les concentrations d'éléments dans les feuilles sont dans la fourchette des valeurs couramment observées (Keltjens et Van Loenen 1989, Ljungström et Nihlgård 1995) ; les concentrations foliares en Ca, Mg et P sont faibles, particulièrement pour Mg et P après $CaSO_4$ (Bonneau 1995). L'augmentation significative de Ca dans les racines et les feuilles était attendue car cela est souvent observé après traitement (Ljungström et Nihlgård 1995, Van Praag *et al.* 1997, Long *et al.* 1997, Hüttl et Zöttl 1993, Bonneau 1995), de même que la réduction du Mn, alors que les effets sur K, N et P sont plus aléatoires.

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

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

Le $CaCO_3$ stimule le prélèvement total de S, P, Mg, Ca et K et le pourcentage d'allocation de S, P et K vers la tige comme cela a été montré par Bengtsson *et al.* (1988) ; ils ont observé que l'Al réduisait le prélèvement de Ca, Mg et P, mais augmentait celui de K. Par contre, le $CaSO_4$ stimule uniquement l'immobilisation totale de S, mais n'augmente pas son allocation relative vers la tige.

Cette augmentation de l'allocation vers la tige après $CaCO_3$ confirme les observations de Gobran *et al.* (1993) pour le P vers la tige, ou en général l'allocation du carbone quand la disponibilité en nutriments augmente (Ericsson 1995), répondant à un enrichissement local (Robinson 1994). L'allocation de carbone vers les racines peut être augmentée, mais seulement en cas de déficience de N, P ou S, non pas pour le K ou le Mg (Ericsson 1995). Une telle hausse d'allocation a aussi été décrite en cas de toxicité aluminique (Seith *et al.* 1996), ou sur substrat pauvre (Olsthoorn et Tiktak 1991). Les plants limités en nutriments dépensent plus de carbone par unité d'acquisition de nutriments, car le carbone a une valeur moindre que ces nutriments limitants (Eissenstat et Yanai 1997).

7

CONCLUSION

7 Conclusion

Ce travail a permis d'établir des effets significatifs des traitements $CaCO_3$ ou $CaSO_4$ sur le système racinaire du chêne (*Quercus petraea* (M.) Liebl.). Les effets des traitements varient selon la saison et la station. Cependant, l'ensemble des expériences *in situ* et de laboratoire, nous permet de définir des lois générales et de décrire les mécanismes mis en oeuvre.

7.1 La généralisation

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

1) Première hypothèse : ce travail permet de conclure affirmativement : l'amendement augmente la valeur du pH du sol et la teneur en Ca échangeable, réduit l'Al échangeable, et stimule la minéralisation. Ceci est vrai pour l'ensemble des expériences *in situ* et de laboratoire.

2) Deuxième hypothèse : la réponse est aussi affirmative. La quantité de racines est augmentée en surface, et également en profondeur. Cet accroissement en profondeur est interprété comme une stimulation secondaire et serait dus aux prélèvements renforcés d'eau et de nutriments liés à une augmentation de la croissance des arbres, après que les changements chimico-physiques aient créé un environnement plus favorable pour l'activité de la faune et la microflore du sol, et la croissance racinaire.

3) Troisième hypothèse : l'interprétation se révèle plus complexe. La retenue du carbonate en surface et la mobilisation rapide du sulfate en profondeur se confirment. Par contre, le sulfate ne provoque pas d'accroissement de la quantité des racines à une profondeur plus importante que celle du carbonate, bien au contraire. Cela s'explique par le fait qu'il faut considérer à la fois les effets primaires et secondaires. Les effets primaires du $CaSO_4$ sont dispersés sur toute la profondeur de 0 à 30 cm avec peu d'effets secondaires, tandis que le $CaCO_3$ a des effets primaires en surface et secondaires à une plus grande profondeur (30 à 45 cm). Par ailleurs, ces résultats semblent différents de ce qui est le plus souvent observé en Allemagne ou en Scandinavie (diminution de la biomasse racinaire après un traitement Ca), mais la différence de produits, de dose et de type de sol ne permettent pas de conclure d'une façon générale.

4) Quatrième hypothèse : l'étude ne permet pas d'y répondre avec certitude. Néanmoins, des observations indirectes laissent à penser que cette hypothèse est vraisemblable c'est-à-dire qu'il y a stimulation de l'activité biologique par l'amendement, notamment la décomposition. Les indicateurs qui le montrent sont : la hausse du rapport racines vivantes/racines mortes, la baisse de mortalité de ces racines fines et l'augmentation des concentrations en nitrate au moins en surface, liées à cette stimulation de la minéralisation. Ces indicateurs sont constants dans les expériences *in situ* et celles de laboratoire.

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

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

L'objectif 1 est donc atteint.

L'amendement $CaCO_3$ a amélioré le contexte chimique des phases solides et solutions du sol. La valeur du pH, le Ca échangeable, la CEC et le taux de saturation en bases ont augmenté et l'Al échangeable est réduit. Ainsi, le carbonate a stimulé d'une façon significative et consistante la biomasse et la longueur des racines fines dans l'ensemble du profil. La biomasse et longueur des racines fines augmentent proportionnellement plus en profondeur, vraisemblablement en raison d'une mobilité suffisante du produit et / ou une stimulation indirecte suite à une photosynthèse plus élevée. La longueur spécifique augmente dans une première phase après amendement, puis tend à diminuer avec le temps (la biomasse étant davantage stimulée que la longueur). La présence des morphotypes ectomycorhiziens poilus augmente et celle des types lisses régresse. Ces effets persistent environ 20 à 25 ans après l'apport de l'amendement. Il en résulte un accroissement de la biomasse des arbres de 10 à 20 % (pour toutes les stations). La nutrition foliaire est améliorée pour le calcium, parfois aussi pour le magnésium.

Le traitement sulfate a moins d'effet sur le sol. Par contre, les concentrations dans la solution du sol notamment dans les expériences de laboratoire, pour la plupart des ions, sont plus élevées que pour le carbonate ou le témoin (à l'exception de NO_3^-). Les racines ont été stimulées 1 à 5 ans après le traitement *in situ*, mais pas pour les expériences de laboratoire 4 à 13 mois après le traitement. La stimulation des racines *in situ* s'observe à une profondeur moins importante que pour le carbonate. L'effet sur les morphotypes ectomycorhiziens est, par contre, semblable : une stimulation des types poilus et une diminution des types lisses. La croissance des arbres n'est significativement augmentée que *in situ*. La nutrition foliaire n'est significativement améliorée que pour le soufre. Le traitement Mélange montre une réponse moyenne entre celles de ses deux composantes : le carbonate et le sulfate.

7.2 Les mécanismes

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

1) Première hypothèse : elle est démontrée. L'amendement $CaCO_3$ provoque une augmentation de la minéralisation enrichissant plutôt en NO_3^- les solutions du sol. Le prélèvement azoté par les racines utilise la forme NO_3^- et produit donc, en général, une alcalinisation de la zone rhizosphérique par rapport au témoin. Le NH_4^+ est la forme dominante après $CaSO_4$ et la zone d'alcalinisation reste limitée à l'apex.

2) La deuxième hypothèse est presque entièrement vérifiée : la zone racinaire du prélèvement (régime NO_3^-) est plus étendue après $CaCO_3$ (comme l'indique l'augmentation du pH de la rhizosphère) et l'occupation des sites d'échanges cationiques racinaires par le Ca est plus élevée, réduisant la part prise par Al et donc le risque de toxicité lié à cet élément. Comme cette différence entre traitements ne se manifeste que pour des racines brunes plus âgées (significativement plus de Ca et moins d'Al après $CaCO_3$ ou $CaSO_4$), cela veut dire que l'augmentation d'Al sur les sites d'échange ne se fait pas à la même vitesse pour tous les traitements en fonction du temps. En fait, les racines doivent être considérées physiologiquement plus jeunes dans les traitements calciques que dans le témoin. Ceci est vérifié aussi bien pour les racines d'origine *in situ* que celles de laboratoire ; mieux pour le carbonate que pour le sulfate.

3) Troisième hypothèse : elle s'est révélée complètement fausse. L'augmentation de la disponibilité en nutriments dans les solutions (notamment NO_3^-, Ca) par le carbonate et la meilleure compétitivité des cations basiques vis-à-vis de l'Al, ont pour conséquence que l'augmentation du prélèvement des éléments nutritifs par la racine n'entraîne pas une zone de déplétion rhizosphérique plus grande comparativement au témoin. Le niveau de prélèvement est plus élevé (comme le montre la quantité d'éléments immobilisée), mais la disponibilité d'éléments l'est davantage. Ceci n'a pas été vérifié pour le traitement sulfate. Cette augmentation des concentrations dans la rhizosphère peut provenir - à part le transport accru vers les racines - aussi d'une réaction d'altération et / ou de la minéralisation.

4) Quatrième hypothèse : elle s'est révélée correcte, mais incomplète. Ca et Mg ont augmenté dans les feuilles (*in situ*) ainsi que P, K et N (en laboratoire) après $CaCO_3$. Par contre, le sulfate n'a pas amélioré significativement la nutrition (en laboratoire) ou bien l'effet a été de courte durée (*in situ*).

La vérification de ces 4 hypothèses de travail a permis de mieux cerner les mécanismes expliquant l'augmentation de la croissance racinaire et celle des arbres, observées *in situ* et en laboratoire après $CaCO_3$, et à un moindre degré $CaSO_4$.

L'amendement carbonate augmente la disponibilité absolue (concentration) des cations basiques tels le Ca et le Mg, mais aussi la disponibilité relative (meilleurs rapports cation basique sur aluminium). L'augmentation de la biomasse et de la longueur des racines fines par le carbonate, peut, certes, être une réponse à un enrichissement en nutriments, mais, il semble que c'est surtout le fonctionnement de prélèvement du système racinaire qui soit amélioré. La mortalité, le turnover et le vieillissement physiologique sont réduits, le pH de la rhizosphère est plus élevé, et le prélèvement azoté se fait principalement sous la forme nitrate. L'augmentation de croissance des arbres et l'amélioration de la nutrition foliaire, ne sont donc pas seulement dues à une quantité de racines plus importante, mais aussi à un taux de prélèvement plus élevé. Les concentrations plus élevées de nutriments dans les solutions font, d'ailleurs, que les gradients rhizosphériques sont plus faibles, favorisant le prélèvement à un moindre coût. Le rapport Ca/Al, indicateur de toxicité potentielle, est généralement plus bas près de la racine, mais cette baisse du rapport Ca/Al est plus faible pour le traitement $CaCO_3$ que pour le témoin. La tendance vers une longueur spécifique plus faible et un pourcentage plus élevé des racines fines dans la classe de 0.5-2.0 mm, suggère que les racines stockent une quantité plus importante d'éléments dans le traitement carbonate que dans le témoin. Cela renforce la conclusion d'une longévité plus grande et d'une optimalisation de l'investissement, soit vers des racines à faible coût mais à vie courte, soit vers des racines un peu plus grosses qui vivent plus longtemps.

La Figure 7.1 montre - de façon synoptique et simplifiée - les effets des amendements $CaCO_3$ sur le fonctionnement d'un écosystème de chêne.

In situ et en laboratoire, le traitement sulfate a moins d'effet sur le sol, mais beaucoup plus sur les concentrations dans la solution du sol. La croissance racinaire et la croissance des arbres sont augmentées *in situ*, mais pas celles des semis dans les expériences de laboratoire. La disponibilité absolue accrue (niveau des concentrations) ne semble donc pas une garantie d'une meilleure croissance. La raison est soit que la disponibilité actuelle est plus faible (compétition avec l'Al présent également à des concentrations élevées en solution), soit que la nutrition azotée se fasse sous la forme NH_4^+ qui peut être concurrent pour les prélèvements des autres cations et par conséquent pour la croissance des chênes. *In situ*, la croissance a été stimulée sur le court terme (1 à 5 ans), mais pas en laboratoire (4 à 13 mois). Une autre explication peut être que *in situ* les produits ont été répandus en surface du sol sur la couche de litière, tandis qu'en laboratoire la moitié du produit a été mélangé avec l'horizon A. La différence de réponse serait dans ce cas liée à l'effet de l'humus (tempérant la mobilité du produit $CaSO_4$ et ainsi les pertes par drainage).

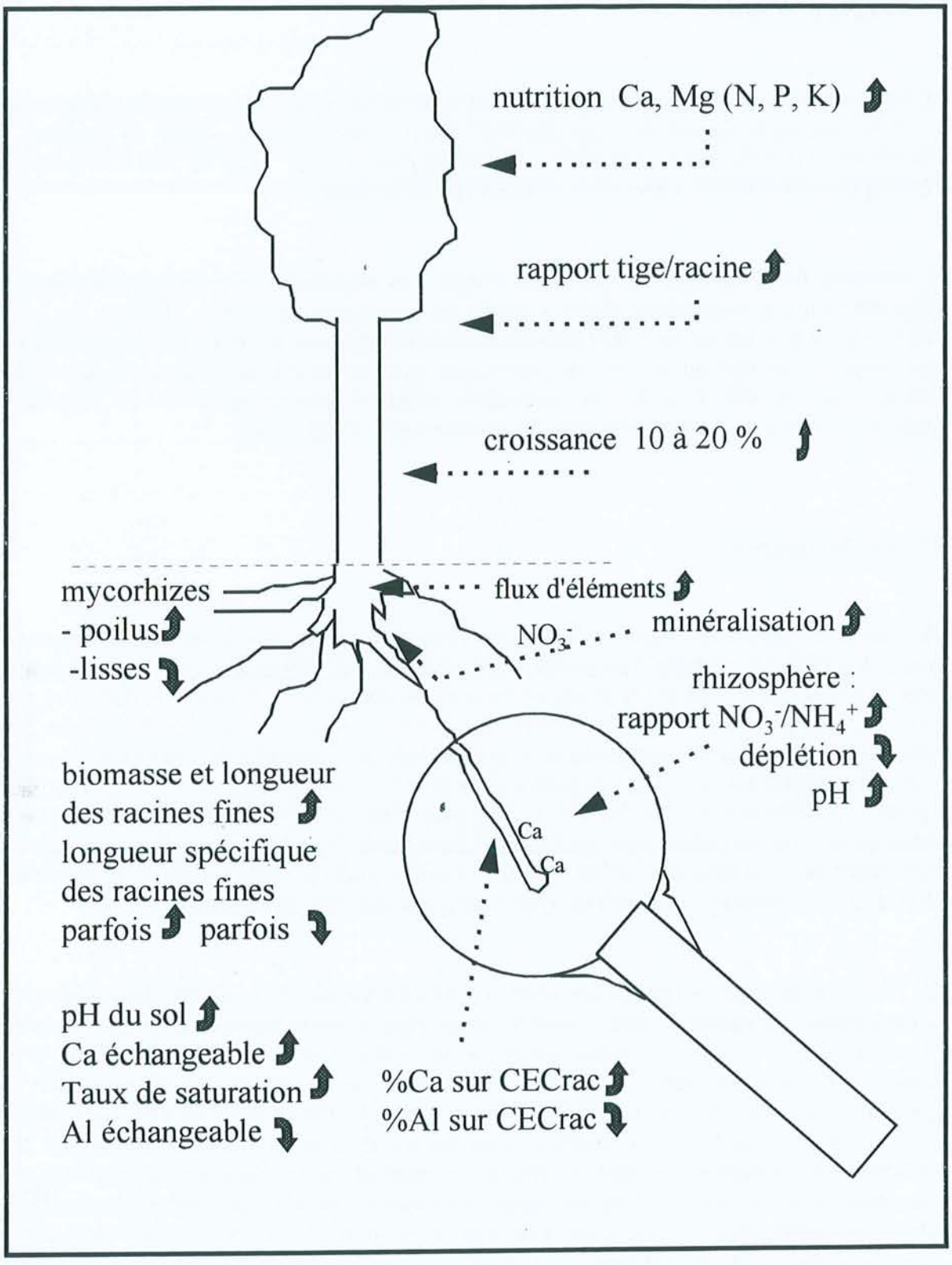


Figure 7.1 Organigramme des conclusions

7.3 Les indicateurs

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

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

7.4 Les perspectives

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

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

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

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

4) L'amendement $CaCO_3$ augmente la taille moyenne des racines fines, comme l'indiquent la baisse de la longueur spécifique et la plus grande proportion des racines dans la classe 0.5 - 2.0 mm de diamètre. Il s'agit d'une optimalisation de la longévité des racines. Faut-il investir dans des racines à faible densité et à longueur spécifique élevée, ou plutôt dans des racines plus durables? Cela dépend du bilan des coûts énergétiques de fabrication et de maintenance de ces racines. Il serait intéressant de comparer les coûts, l'allocation, la longévité et le stockage entre l'amendement $CaCO_3$ et le témoin lors d'autres études.

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

6) Des apports modérés de calcium (1 à 2 t eq. CaO ha^{-1}) ont stimulé le développement des racines et le prélèvement des éléments nutritifs sans effets négatifs sur la distribution verticale des racines. La conséquence est un gain de croissance radiale des arbres de 10 à 20 %. Ainsi, les résultats de ces travaux ont des retombés pratiques pour les gestionnaires. Une fois le diagnostic établi (analyses foliaires et du sol), des traitements $CaCO_3$ (et probablement aussi $CaSO_4$) peuvent être envisagés, éventuellement en combinaison avec d'autres éléments (N, P, K, Mg) s'ils sont déficitaires, pour stimuler la croissance des arbres et rétablir l'équilibre nutritif optimal. Selon l'urgence (état de santé de la forêt), des formes $CaSO_4$ ou des mélanges $CaCO_3$ et $CaSO_4$, pourraient être préférés en raison de leur action plus rapide.

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

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

REFERENCES BIBLIOGRAPHIQUES

Références bibliographiques

Abrahamsen G 1983 Sulphur pollution: Ca, Mg and Al in soil water and possible effects on forest trees. *In* Effects of accumulation of air pollutants in forest ecosystems. Eds. B Ulrich & J Pankrath. pp 207-218. D. Reidel Publ. Co., Boston.

Adams F et Moore B L 1983 Chemical factors affecting root growth in subsoil horizons of coastal plain soils. Soil Sci. Soc. Am. J. 47, 99-102.

Agerer R (Ed.) 1993 Colouratlas of Ectomycorrhizae. Institut für Systematische Botanik, Universität München. Eichhorn Verlag Eduard Dietenberger, Schwäbisch Gmünd, Allemagne.

Aggangan N S, Dell B et Malajczuk N 1996 Effects of soil pH on the ectomycorrhizal response of *Eucalyptus urophylla* seedlings. New Phytol. 134, 539-546.

Aldinger E 1987 Elementgehalte in Boden in Nadeln verschieden stark geschädigter Fichten-Tannen Bestände auf Praxis Kalkungsflachen im Buntsandstein-Schwarzwald. Freiburger Bodenkdl. Abh. 19, 1-266.

Andersson F et Persson T 1988 Liming as a measure to improve soil and tree conditions in areas affected by air pollution: results and experiences of ongoing research programme. Naturvårdsverket rapport 3518, Sweden. 131 p.

André J P 1976 Les propriétés d'échangeur cationique de la tourbe de sphaignes: échanges bicationiques entre le proton et un cation métallique. Ann. Agron. 27, 17-31.

Antibus R K et Linkins III A E 1992 Effects of liming on a red pine forest floor on mycorrhizal numbers and mycorrhizal and soil acid phosphatase activities. Soil Biol. Biochem. 24, 479-487.

Arnebrant K et Söderström B 1992 Effects of different fertilizer treatments on ectomycorrhizal colonization potential in two Scots pine forests in Sweden. For. Ecol. Manage. 53, 77-89.

Arnolds E 1988 The changing macromycete flora in the Netherlands. Trans. Br. Mycol. Soc. 90, 391-406.

Asp H, Bengtsson B et Jensén P 1988 Growth and cation uptake in Spruce (*Picea abies* Karst) grown in sand culture with various aluminium constants. Plant and Soil 111, 127-133.

Badeau V, Becker M, Bert G D, Dupouey J-L, Lebourgeois F et Picard J-F 1996 Long-term growth trends of trees : ten years of dendrochronological studies in France. *In* Growth trends in European forests. Eds. H Spiecker, K Mielikäienen, M Kohl et J-P Skovsgaard. pp 167-181. Springer-Verlag, Berlin Heidelberg New York.

Barcelo J, Guevera P et Poschenrieder C 1993 Silicon amelioration of aluminium toxicity in teosinte (*Zea mays* L. ssp. *mexicana*). Plant and Soil 154, 249-255.

Bashan Y et Levanony H 1989 Effect of root environment on proton efflux in wheat roots. Plant and Soil 119, 191-197.

Beck E H 1996 Regulation of shoot/root ratio by cytokinins from roots in *Urtica dioica*: Opinion. Plant and Soil 185, 3-12.

Belkacem S 1993 Etude de la resaturation des sols acides soumis à des forts apports acides: effet des formes et doses d'amendements sur le fonctionnement d'un sol acide forestier. PhD Thesis, University Nancy I. 188 p.

Belkacem S et Nys C 1995 Consequences of liming and gypsum top-dressing on nitrogen and carbon dynamics in acid forest soils with different humus forms. Plant and Soil 173, 79-88.

Belkacem S et Nys C 1997 Effects of liming and gypsum regimes on chemical characteristics of an acid forest soil and its leachates. Ann. Sci. For. 54, 169-180.

Bengtsson B, Asp H, Jensén P et Berggren D 1988 Influence of aluminium on phosphate and calcium uptake in beech (*Fagus sylvatica*) grown in nutrient solution and soil solution. Physiol. Plantarum 74, 299-305.

Black A S et Cameron K C 1984 Effect of leaching on soil porperties and growth following lime and gypsum amendments to a soil with an acid subsoil. NZJ Agric. Res. 27, 195-200.

Blaise T et Garbaye J 1983 Effets de la fertilisation minérale sur les ectomycorhizes d'une hêtraie. Acta Oecologica, Oecol. Plant. 4 (18), 165-169.

Böhm W 1979 Methods of studying root systems. Ecological Studies 33. Springer Verlag, Berlin. 188 p.

Boer W de, Hundscheid M P J, Schotman J M T, Troelstra S R et Laanbroek H J 1993. *In situ* net N transformations in pine, fir, and oak stands of different ages on acid sandy soil, 3 years after liming. Biology and Fertility of Soils 15, 120-126.

Boiffin V 1997 Contribution à l'étude de la régulation du métabolisme carboné de l'ectomycorhize d'*Eucalyptus globulus - Pisolithus trinctorius* ; caractérisation, clonage et expression de l'isocitrate déshydrogénase à NADP de la racine.Thèse, Université Paris-Sud. 115 p.

Bolan N S 1991 A critical review on the role of mycorrhizal fungi in the uptake of phosphorus by plants. Plant and Soil 134, 189-207.

Bonneau M 1995 Fertilisation des forêts dans les pays tempérés. Théorie, bases du diagnostic, conseils pratiques, réalisations expérimentales. ENGREF, Nancy. 367 p.

Bonneau M, Landmann G et Nys C 1990 Fertilization of declining conifer stands in the Vosges and in the French Ardennes. Water, Air and Soil Pollution 54, 577-594.

Bouchon J, Nys C et Ranger J 1985 Cubage, biomasse et minéralomasse: comparaison de trois taillis simples des Ardennes primaires. Acta Oecologica/Oecol. Plant. 6 (20), 53-72.

Boudot J P, Becquer T, Merlet D et Rouiller J 1994 Aluminium toxicity in declining forests: a general overview with a seasonal assessment in a silver fir forest in the Vosges mountains (France). Ann. Sci. For. 51, 27-51.

Bowen G D 1984 Tree roots and the use of soil nutrients. *In* Nutrition of plantation forests. Eds. G D Bowen & E K S Nambiar. pp 147-149. Academic Press, London.

Bowen G D 1993 Appendix B: The rhizosphere. *In* Tropical soil biology and fertility: a handbook of methods. Eds. J M Anderson & J S I Ingram. pp 109-120. CAB International, United Kingdom.

Boxman A W, Cobben P L W et Roelofs J G M 1994 Does (K+Mg+Ca+P) fertilization lead to recovery of tree health in a nitrogen stressed *Quercus rubra* L. stand? Environ. Pollut. 85, 297-303.

Breemen N van, Mulder J et Driscoll C T 1983 Acidification and alkalinization of soils. Plant and Soil 75, 283-308.

Burg J van den 1984 Aluminiumgehalten van een aantal boomsoorten: een samenvatting van enige literatuurgegevens. Rapport 'De Dorschkamp' nr 386, Wageningen. 267 p.

Burg J van den 1994 National research project on forest fertilization 1986 - 1991. Volume 4. The effects of liming on vitality and growth of six stands in the state forest of St. Anthonis, 1988 - 1991 (In Dutch). IBN-report 104 Institute for Forestry and Nature Research (IBN-DLO), Wageningen, 89 pp.

Burke M K et Raynal D J 1994 Fine root growth phenology, production, and turnover in a northern hardwood forest ecosystem. Plant and Soil 162, 135-146.

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

Canadell J et Roda F 1991 Root biomass of *Quercus ilex* in a montane Mediterranean forest. Can. J. For. Res. 21, 1771-1778.

Callot G, Chamayou H, Maertens C et Salsac L 1982 Mieux comprendre les interactions sol-racine ; incidence sur la nutrition minérale. INRA, Paris.

Carnol M, Ineson P, Anderson J M, Beese F, Berg M P, Bolger T, Coûteaux M M, Cudlin P, Dolan S, Raubuch M et Verhoef H A 1997 The effects of ammonium sulphate deposition and root sinks on soil solution chemistry in coniferous forest soils. Biogeochemistry 38, 255-280.

Carvalho M C S et Van Raij B 1997 Calcium sulphate, phosphogypsum and calcium carbonate in the amelioration of acid subsoils for root growth. Plant and Soil 192, 37-48.

Chamuah, G S et Dey, S K 1982 Cation exchange of clonal tea plants and its implications for fertilizer reponses. J. Sci. Food. Agric. 33, 309-317.

Clarkson D T et Sanderson J 1971 Inhibition of the uptake and long-distance transport of calcium by aluminium and other polyvalent cations. J. Exp. Bot. 22, 837-851.

Clemensson-Lindell A et Asp H 1995 Fine-root morphology and uptake of 32P and 35S in a Norway spruce (*Picea abies* (L.) Karst.) stand subjected to various nutrient and water supplies. Plant and Soil 173, 147-155.

Clemensson-Lindell A et Persson H 1993 Long-term effects of liming on the fine-root standing crop of *Picea abies* and *Pinus sylvestris* in relation to chemical changes in the soil. Scan. J. For. Res. 8, 384-394.

Cronan C S 1991 Differential adsorption of Al, Ca and Mg by roots of red spruce (*Picea rubens* Sarg.). Tree Physiol. 8, 227-239.

Cronan C S et Grigal D F 1995 Use of Calcium/Aluminum ratios as indicators of stress in forest ecosystems. J. Environ. Qual. 24, 209-226.

Curtin D et Smillie G W 1983 Soil solution composition as affected by liming and incubation. Soil Sci. Soc. Am. J. 47, 701-707.

Curtin D et Smillie G W 1986 Effects of liming on soil chemical characteristics and grass growth in laboratory and long-term field amended siols. I. Soil chemistry. Plant and Soil 95, 15-22.

Czerney P 1968 Über den Einfluß der Kalkdüngung auf die chemischen Eigenschaften von Fichtenhumus. Archiv für Forstwesen 17, 513-530.

Darrah P R 1993 The rhizosphere and plant nutrition: a quantitative approach. Plant and Soil 155/156, 1-20.

Deans J D 1979 Fluctuations of the soil environment and fine root growth in a young Sitka spruce plantation. Plant and Soil 52, 195-208.

Delmas I 1984 Nutrition minérale comparée des chênes sessiles et pedonculés de trois massifs forestiers: La Reine, Champenoux, Tronçais. DEA de Biologie Végétale, Université de Nancy I. 60 p.

Derome J 1990/91 Effects of forest liming on the nutrient status of podzolic soils in Finland. Water, Air and Soil Pollution 54, 337-350.

Devêvre O 1990 Mise en évidence expérimentale d'une microflore rhizosphérique délétère associée au dépérissement de l'épicéa en France et en Allemagne. DEA de Biologie Forestière Univ. Nancy I. 80 p.

Dieffenbach A, Göttlein A et Matzner E 1997 *In situ* soil solution chemistry in an acid forest soil as influenced by growing roots of Norway spruce (*Picea abies* [L.] Karst.) Plant and Soil 192, 57-61.

Dufey J E et Braun R 1986 Cation exchange capacity of roots: titration, sum of exchangeable cations, copper adsorption. J. Plant Nutr. 9, 1147-1155.

Dufey, J E, Armory, D E et Braun, R 1985 Propriétés électriques et sélectivité d'échange ionique des racines. Pédologie 35, 231-249.

Dufey J E, Drimmer D, Lambert I et Dupont P 1991 Composition of root exchange sites in acidic soil solutions. *In* Plant roots and their environment. Eds. B L McMichael & H Persson. Elseviers Science Publishers. pp 31-38.

Ebben U 1989 Die toxische Wirkung von Aluminium auf das Wurzelwachstum der Buche. AFZ 44, 781-783.

Edmeades D C et Judd M J 1980 The effects of lime on the magnesium status and equilibria in some new Zealand topsoils. Soil Sci. 129, 156-161.

Egerton-Warburton L M, Kuo J, Griffin B J et Lamont B B 1993 The effect of aluminium on the distribution of calcium, magnesium, and phosphorus in mycorrhizal and non-mycorrhizal seedlings of *Eucalyptus rudis*: a cryo-microanalytical study. Plant and Soil 155/156, 481-484.

Eissenstat D M 1991 On the relationship between specific root length and the rate of root proliferation: a field study using citrus rootstocks. New Phytol. 118, 63-68.

Eissenstat D M et Yanai R D 1997 The ecology of root lifespan. Advances in Ecological Research 27, 1-60.

Eldhuset T, Göransson A et Ingestadt T 1987 Aluminium toxicity in forest tree seedlings. *In* Effects of atmospheric pollutants on forest wetlands and agricultural ecosystems. Eds. T C Hutchinson & K M Meema. pp 401-409. Springer-Verlag, Berlin.

Ericsson T 1995 Growth and shoot:root ratio of seedlings in relation to nutrient availability. Plant and Soil 168/169, 205-214.

Ericsson T, Göransson A, Van Oene H et Gobran G 1995 Interactions between aluminium, calcium and magnesium - Impacts on nutrition and growth of forest trees. Ecol. Bull. 44, 191-196.

Eriksson H M et Rosen K 1994 Nutrient distribution in a Swedish tree species experiment. Plant and Soil 164, 51-59.

Erland S et Söderström B 1990 Effects of liming on ectomycorrhizal fungi infecting *Pinus sylvestris* L. I. Mycorrhizal infection in limed humus in the laboratory and isolation of fungi from mycorrhizal roots. New Phytol. 115, 675-682.

Espiau P et Pedro G 1980 Caractérisation du complexe d'échange des sols acides. Le taux d'acidité d'échange et sa signification pédogénètique sous climat tempéré. Ann. agron. 31, 363-383.

Falkengren-Grerup U, Brunet J, Quist M E et Tyler G 1995 Is the Ca:Al ratio superior to pH, Ca or Al concentrations of soils in accounting for the distribution of plants in deciduous forests? Plant and Soil 177, 21-31.

Fehlen N et Picard J-F 1994 Influence de la fertilisation sur la végétation spontanée et la croissance radiale de l'épicéa commun (*Picea abies* L. [Karst.]) dans une plantation adulte des Ardennes Françaises. Ann. Sci. For. 51, 569-580.

Finér L, Messier C et De Grandpré L 1997 Fine-root dynamics in mixed boreal conifer - broad-leafed forest stands at different successional stages after fire. Can. J. For. Res. 27, 304-314.

Fiskesjö G 1989 Aluminium toxicity in root tips of *Picea abies* L. Karst., *Fagus sylvatica* L., and *Quercus robur* L. Hereditas 111, 149-157.

Fogel R 1983 Root turnover and productivity of coniferous forests. Plant and Soil 71, 75-85.

Foster R C et Bowen G D 1982 Plant surface and bacterial growth: the rhizosphere and rhizoplane. *In* Phytopathogenic Prokaryotes I. Eds. M S Mount & G H Lacey. pp 159-185. Academic Press, New York.

Gahoonia T S et Nielsen N E 1992 Control of pH at the soil-root interface. Plant and Soil 140, 49-54.

Garbaye J et Bonneau M 1975 Premiers résultats d'un essai de fertilisation sur plantation de chêne rouvre (*Quercus sessiliflora*). Ann. Sci. For. 32, 175-183.

Garbaye J et Churin J-L 1997 Growth stimulation of young oak plantations inoculated with the ectomycorrhizal fungus *Paxillus involutus* with special reference to summer drought. For. Ecol. Manage. 98, 221-228.

Garbaye J et Guehl J-M 1997 Le rôle des ectomycorhizes dans l'utilisation de l'eau par les arbres forestiers. RFF 49, 110-120.

Garbaye J, Leroy P et Oswald H 1974 Premiers résultats de cinq années de fertilisation sur jeunes peuplements de chêne en forêt de Bercé. RFF 26, 51-58.

Garbaye J, Menez J et Wilhelm M E 1986 Les mycorhizes des jeunes chênes dans les pépinières et les régénérations naturelles du Nord-est de la France. Acta Oecologica, Oecol. Plant. 7 (21), 87-96.

Geelhoed J S, Van Riemsdijk W H et Findenegg G R 1997 Effects of sulphate and pH on the plant-availability of phosphate adsorbed on goethite. Plant and Soil 197, 241-249.

Gehrmann J 1984 Einfluß von Bodenversauerung und Kalkung auf die Entwicklung von Buchenverjüngungen (*Fagus sylvatica* L.) im Wald. Berichte des Forschungszentrum Waldökosysteme/Waldsterben Göttingen, Band 1.

George E et Marschner H 1996 Nutrient and water uptake by roots of forest trees. Z. Pflanzenernaehr. Bodenk. 159, 11-21.

George E, Seith B, Schaeffer C et Marschner H 1997 Responses of *Picea*, *Pinus* and *Pseudotsuga* roots to heterogeneous nutrient distribution in soil. Tree Physiol. 17, 39-45.

Gijsman A J 1990 Nitrogen nutrition and rhizosphere pH of Douglas-fir. Ph.D. Thesis. Van Denderen bv Leiden. Rijksuniversiteit Groningen, the Netherlands.

Glatzel G, Kazda M et Sieghardt M 1986 Zur Frage der Melioration versauerter Böden aus schadstoffbelasteten Buchenwäldern durch Zufuhr von Kalk oder halbgebranntem Dolomit. Ein Gefassversuch mit Rotbuche (*Fagus sylvatica*). Z. Bodenk. Pflanzernähr. 149, 658-667.

Gobran G R et Clegg S 1996 A conceptual model for nutrient availability in the mineral soil-root system. Can. J. Soil Sci. 76, 125-131.

Gobran G R, Fenn L B, Persson H et Al Windi I 1993 Nutrition response of Norway spruce and willow to varying levels of calcium and aluminium. Fertilizer Research 34, 181-189.

Godbold DL, Berntson GM et Bazzaz FA 1997 Growth and mycorrhizal colonization of three north American tree species under elevated atmospheric CO_2. New Phytol. 137, 433-440.

Godbold D L, Tischner R et Hüttermann A 1987 Effects of heavy metals and aluminium on the root physiology of spruce (*Picea abies* Karst.) seedlings. *In* Effects of atmospheric pollutants on forest wetlands and agricultural ecosystems. Eds. T C Hutchinson & K M Meema. pp 387-400. Springer-Verlag, Berlin.

Göransson A et Eldhuset T D 1987 Effects of aluminum on growth and nutrient uptake of Betula pendula seedlings. Physiol. Plant. 69, 193-199.

Göransson A et Eldhuset T D 1991 Effects of aluminium on growth and nutrient uptake of small *Picea abies* and *Pinus sylvestris* plants. Trees 5, 136-142.

Göttlein A, Hell, U et Blasek R 1996. A system for micro-scale tensiometry and lysimetry. Geoderma 69, 147-156.

Göttsche D 1972 Verteilung von Feinwürzeln und Mykorrhizen im Bodenprofil eines Buchen- und Fichtenbestandes im Solling. Mitt. Bundesforschungsanst. Forst- Holzwirtsch. 88, 1-102.

Grauer U E et Horst W J 1990 Effect of pH and nitrogen source on Al tolerance of rye (*Secale cereale* L.) and yellow lupin (*Lupinus luteus* L.). Plant and Soil 127, 13-21.

Grier C C, Vogt K A, Keyes M R et Edmonds R L 1981 Biomass distribution and above- and below-ground production in young and mature Abies amabilis zone ecosystems of the Washington Cascades. Can. J. For. Res. 11, 155-167.

Grove J H et Sumner M E 1985 Lime-induced magnesium stress in corn: Impact on magnesium and phosphorus availability. Soil Sci. Soc. Am. J. 49, 1192-1996.

Grove J H, Sumner M E et Syers J K 1981 Effect of lime on exchangeable magnesium in variable surface soils. Soil Sci. Soc. Am. J. 45, 497-500.

Guan X 1997 Nutrient availability in forest soils. Rhizospheric and sequential leaching studies. Thèse. Acta Universitatis Agriculturae Sueciae Silvestria 36. Uppsala, Sweden.

Hagen T 1992 De effecten van mineralengiften of de fijne wortelontwikkeling van grove den in een herbebossingsperceel op arme zandgrond. Agr. Hogeschool Delft, IBN-DLO Wageningen. 35 p.

Hämmerli F et Stadler B 1989 Eichenschäden: Eine Übersicht zur Situation in Europa und der Schweiz. Schweiz. Z. Forstwesen 5, 357-374.

Harley J L et Harley E L 1987 A checklist of mycorrhiza in the British flora. New Phytol. 105 Supplement, 1-102.

Häußling M, Jorns C A, Lehmbecker G, Hecht-Buchholz C et Marschner H 1988 Ion and water uptake in relation to root development in Norway spruce (*Picea abies* (L.) Karst.). J. Plant Physiol. 133, 486-491.

Häußling M, Leisen E, Marschner H et Römheld V 1985 An improved method for non-destructive measurements of the pH at the root-soil interface (rhizosphere). J. Plant Physiol. 117, 371-375.

Häußling M, Leisen E et Marschner H 1990 Gradienten von pH-Werten und Nährstoffaufnahmeraten bei Langwurzeln von Fichten (*Picea abies* (L.) Karst) unter kontrollierten Bedingungen und auf Standorten in Baden-Württemberg. Kali-Briefe 20, 431-439.

Haynes R J et Ludecke T E 1981 Effects of lime and phosphorus applications on concentrations of available nutrients and on P, Al and Mn uptake by two pasture legumes in an acid soil. Plant and Soil 62, 117-128.

Hecht-Buchholz C, Jorns C A et Keil P 1987 Effect of excess aluminum and manganese on Norway spruce seedlings as related to magnesium nutrition. J. Plant Nutr. 10, 1103-1110.

Heilman P et Ekman G 1973 Response of Douglas-fir and Western Hemlock seedlings to lime. For. Sci. 19, 220-224.

Helmisaari H-S 1997 Vitality of trees and forest ecosystems - concepts and criteria. In: Imbalanced forest nutrition - vitality measures. A SNS-project 1993-1996. Final and work report. Eds. F Andersson, F Braekke & L Hallbäcken. pp 158-175. Section of Systems Ecology, Swedish University of Agricultural Sciences.

Helmisaari H-S et Hallbäcken L 1998 Fine-root biomass and biomass production in limed and fertilized Norway spruce (*Picea abies* (L.) Karst.) stands. submitted to For. Ecol. Manage.

Hendershot W H, Warfvinge P, Courchesne F et Sverdrup H U 1991 The mobile anion concept - Time of a reappraisal? J. Environ. Qual. 20, 505-509.

Hendriks L et Jungk A 1981 Erfassung der Mineralstoffverteilung in Wurzelnähe durch getrennte Analyse von Rhizo- und Restboden. Z. Pflanzenernähr. Bodenk. 144, 276-282.

Hinsinger P, Dufey J E et Jaillard J 1991 Biological weathering of micas in the rhizosphere as related to potassium adsorption by plant roots. *In* Plant roots and their environment. Eds. B.L. McMicheal & H. Persson. pp 98-105. Elseviers, Amsterdam.

Hinsinger P et Jaillard B 1990 Simulating a macroscopic rhizosphere for measuring potassium depletion in the close vicinity of rape roots. Symbiosis 9, 77-81.

Hinsinger P, Jaillard B et Dufey J E 1992 Rapid weathering of a Trioctahedral mica by the roots of ryegrass. Soil Sci. Soc. Am. J. 56, 977-982.

Hüttl R F 1989 Liming and fertilization as mitigating tools in declining forest ecosystems. Water, Air and Soil Pollution 44, 93-118.

Hüttl R F 1991 Die Nährelementversorgung geschädigter Wälder in Europa und Nordamerika. Freib. Bodenkl. Abh. 28. Université de Freiburg, Allemagne. 440 p.

Hüttl R F et Zöttl H W 1993 Liming as a mitigation tool in Germany's declining forests - reviewing results from former and recent trials. For Ecol. Manage. 61, 325-338.

Jaillard B, Ruiz L et Arvieu J C 1996 pH mapping in transparent gel using color indicator videodensitometry. Plant and Soil 183, 85-95.

Jongmans A G, Van Breemen N, Lundström U, Van Hees P A W, Finlay R D, Srinivasan M, Unestam T, Giesler R, Melkerud P-A et Olsson M 1997 Rock-eating fungi. Nature 389, 682-683.

Joslin J D et Henderson G S 1987 Organic matter and nutrients associated with fine root turnover in a white oak stand. For. Sci. 33, 330-346.

Joslin J D et Wolfe M H 1989 Aluminum effects on northern red oak seedling growth in six amended forest soil horizons. Soil Sci. Soc. Am. J. 53, 274-285.

Kårén O et Nylund J-E 1997 Effects of ammoniumsulphate on the community structure and biomass of ectomycorrhizal fungi in a Norway spruce stand in south western Sweden. Can. J. Bot. 75, 1638-1642.

Kelly J M et Joslin J D 1989 Mass and chemical composition of roots in two second-growth Oak forests in Eastern Tennessee. For. Ecol. Manage. 27, 87-92.

Keltjens W G 1990 Effects of aluminium on growth and nutrient status of Douglas-fir seedlings grown in culture solution. Three Physiol. 6, 165-175.

Keltjens W G 1995 Magnesium uptake by Al-stressed maize plants with special emphasis on cation interactions at root exchange sites. Plant and Soil 171, 141-146.

Keltjens W G et Dijkstra W J 1991 The role of magnesium and calcium in alleviating aluminium toxicity in wheat plants. *In* Plant-soil interactions at low pH. Eds. R J Wright *et al.* pp 763-768. Kluwer Academic Publishers, the Netherlands.

Keltjens W G et van Loenen E 1989 Effects of aluminium and mineral nutrition on growth and chemical composition of hydroponically grown seedlings of five different forest tree species. Plant and Soil 119, 39-50.

Keltjens W G et Van Ulden P S R 1987 Effects of Al on nitrogen (NH_4^+ and NO_3^-) uptake, nitrate reductase activity and proton release in two sorghum cultivars differing in Al tolerance. Plant and Soil 104, 227-234.

Kestemont P 1975 Biomasse, nécromasse et productivités aériennes ligneuses de quelques peuplements forestiers en Belgique. Thèse, Université libre de Bruxelles. 334 p.

Keyes M R et Grier C C 1981 Above- and below-ground net production in 40-year old Douglas-fir stands on low and high productivity sites. Can. J. For. Res. 11, 599-605.

Klemmedson, J O, Rehfuess K E, Makerschin F et Rodenkirchen H 1989 Nitrogen mineralization in lime- and gypsum amended substrates from ameliorated acid forest soils. Soil Science 147, 55-63.

Kölling C, Pauli B, Häberle K-H et Rehfuess K E 1997 Magnesium deficiency in young Norway spruce (*Picea abies* [L.] Karst.) trees induced by NH_4NO_3 application. Plant and Soil 195, 283-291.

Kruger E et Sucoff E 1989 Growth and nutrient status of *Quercus rubra* L. in response to Al and Ca. J. Exp. Bot. 40, 653-658.

Kuiper L C et Coutts M P 1992 Spatial distribution and extension of the structural root system of Douglas-fir. For. Ecol. Manage. 47, 111-125.

Kummerow J, Kummerow M et Trabaud L 1990 Root biomass, root distribution and the fine root growth dynamics of *Quercus coccifera* L. in the garrigue of southern France. Vegetatio 87, 37-44.

Kurz W A et Kimmins J P 1987 Analysis of some sources of error in methods used to determine fine root production in forest ecosystems: a simulation approach. Can. J. For. Res. 17, 909-912.

Landmann G, Becker M, Delatour C, Dreyer E et Dupouey J-L 1993 Oak dieback in France: historical and recent records, possible causes, current investigations. Rundgespräche der Kommission für Ökologie; Zustand und Gefährdung der Laubwälder 5, 97-114.

Laudelout H 1993 Chemical and microbiological effects of soil liming in a broad-leaved forest ecosystem. For. Ecol. Manage. 61, 247-261.

Lehnhardt F 1998 Impact of liming and fertilization on ionic exchange and chemical composition of soil solutions from four forest sites in the colline region of Hesse. Z. Planzenernaehr. Bodenk. 161, 41-50.

Lehto T 1994a Effects of liming and boron fertilization on mycorrhizas of Picea abies. Plant and Soil 163, 65-68.

Lehto T 1994b Effects of soil pH and calcium on mycorrhizas of Picea abies. Plant and Soil 163, 69-75.

Leroy P 1968 Variations saisonnières des teneurs en eau et éléments minéraux des feuilles de chêne (*Quercus pedunculata*). Ann. Sci. For. 25, 83-117.

Linder S et Axelsson B 1982 Changes in carbon uptake and allocation patterns as a result of irrigation and fertilization in a young Pinus sylvestris stand. *In* Carbon uptake and allocation in subalpine ecosystems as a key to management Ed. R H Waring. pp. 38-44. Forest Research Laboratory, Oregon State University, Corvallis, USA.

Ljungström M et Nihlgård B 1995 Effects of lime and phosphate additions on nutrient status and growth of beech (*Fagus sylvatica* L.) seedlings. For. Ecol. Manage. 74, 133-148.

Lõhmus K, Oja T et Lasn R 1989 Specific root area: a soil characteristic. Plant and Soil 119, 245-249.

Long R P, Horsley S B et Lilja P R 1997 Impact of forest liming on growth and crown vigor of sugar maple and associated hardwoods. Can. J. For. Res. 27, 1560-1573.

Lyr H et Hoffmann G 1967 Growth rates and growth periodicity of tree roots. International Revue of Forestry Research 2, 181-206.

Majdi H et Nylund J-E 1996 Does liquid fertilization affect fine root dynamics and lifespan of mycorrhizal short roots? Plant and Soil 185, 305-309.

Majdi H et Rosengren-Brinck U 1994 Effects of ammonium sulphate application on the rhizosphere, fine-root and needle chemistry in a *Picea abies* (L.) Karst. stand. Plant and Soil 162, 71-80.

Makkonen K 1995 Seasonal variation of fine-root biomass in *Pinus sylvestris* (L) stand. *In* Roots, mycorrhizas and rhizosphere microbes. Eds. H-S Helmisaari, A Smolander & A Suokas. pp 89-94. The Finnish Forest Research Institute, Research papers 537.

Manderscheid B et Matzner E 1996 Auswirkungen unterschiedlicher Feinwurzelverteilungen und -biomassen auf das Risiko für Trockenstreß und Nadelverluste in Fichtenbeständen - Ergebnisse von Simulationsrechnungen zum Wasserhaushalt. Forstw. Cbl. 115, 350-362.

Marschner B, Stahr K et Renger M 1992 Lime effects on pine forest floor leachate chemistry and element fluxes. J. Environ. Qual. 21, 410-419.

Marschner B et Wilczynski A W 1991 The effect of liming on quantity and chemical composition of soil organic matter in a pine forest in Berlin, Germany. Plant and Soil 137, 229-236.

Marschner H 1991 Mechanisms of adaptation of plant roots to acid soils. Plant and Soil 134, 1-20.

Marschner H 1995 Mineral nutrition of higher plants. 2ième édition. Academic Press, London, 889 pp.

Marschner H et Dell B 1994 Nutrient uptake in mycorrhizal symbiosis. Plant and Soil 159, 89-102.

Marschner H, Häußling M et George E 1991 Ammonium and nitrate uptake rates and rhizosphere pH in non-mycorrhizal roots of Norway spruce [*Picea abies* (L.) Karst.]. Trees 5, 14-21.

Marshall J D 1986 Drought and shade interact to cause fine-root mortality in Douglas-fir seedlings. Plant and Soil 91, 51-60.

Matzner E, Khanna P K, Meiwes K-J et Ulrich B 1983 Effects of fertilization on the fluxes of chemical elements through different forest ecosystems. Plant and Soil 74, 343-358.

Matzner E, Ulrich B, Murach D et Rost-Siebert K 1985 Zur Beteiligung des Bodens am Waldsterben. Der Forst- und Holzwirt 40, 303-309.

Matzner E, Murach D et Fortmann H 1986 Soil acidity and its relationship to root growth in declining forest stands in Germany. Water, Air and Soil Pollution 31, 273-282.

McClaugherty C A et Aber J D 1982 The role of fine roots in the organic matter and nitrogen budgets of two forested ecosystems. Ecology 66, 1377-1390.

Meiwes K J, Khanna P K et Ulrich B 1986 Parameters for describing soil acidification and their relevance to the stability of forest ecosystems. For. Ecol. Manage. 15, 161-179.

Meyer F H 1967 Feinwurzelverteilung bei Waldbäumen in Abhängigkeit vom Substrat. Forstarchiv 38, 286-290.

Meyer F H 1985 Roots and mycorrhiza development in declining forests. *In* Indirect effects of air pollution on forest trees-root-rhizosphere interactions. Proc. Int. COST Workshop, Jülich, Allemagne. 5-6 décembre 1985, pp 139-151.

Meyer M et Ulrich B 1990 Auswirkungen einer Kalkung auf Böden mit Mangantoxizität bei Douglasienbeständen auf Buntsandstein in der Nordeifel. FoHo 45, 493-498.

Millier C, Nys C et Ranger J 1986 L'échantillonnage dans l'étude de la minéralomasse forestière: l'example des taillis ardennais. Ann. Sci. For. 43, 165-178.

Mou P, Mitchell R J et Jones R H 1997 Root distribution of two tree species under a heterogeneous nutrient environment. J. Applied Ecol. 34, 645-656.

Mulder J, Van Breemen N et Van Eijck H C 1989 Depletion of soil aluminum by acid deposition and implications for acid neutralization. Nature 337, 247-249.

Murach D 1984 Die Reaktion der Feinwurzeln von Fichte (*Picea abies* Karst.) auf zunehmende Bodenversäuerung. Göttinger Bodenk. Ber. 77, 1-126.

Murach D 1988 Judgements of applicability of liming to restabilize forest stands - with special consideration of root ecological aspects. *In* Air pollution and ecosystems. Proc. Int. COST Symp., Grenoble, France. 18-22 mars 1987, pp 445-451.

Murach D et Schünemann E 1985 Reaktion der Feinwurzeln von Fichten auf Kalkungs-massnahmen. AFZ 40, 1151-1154.

Myers J A, McLean E O et Bingham J M 1988 Reductions in exchangeable magnesium with liming of acid Ohio soils. Soil Sci. Soc. Am. J. 52, 131-136.

Nadelhoffer K J, Aber J D et Melillo J M 1985 Fine roots, net primary production, and soil nitrogen availability: a new hypothesis. Ecology 66, 1377-1390.

Neale S P, Shah Z et Adams W A 1997 Changes in microbial biomass and nitrogen turnover in acidic organic soils following liming. Soil Biol. Biochem. 29, 1463-1474.

Newton A C et Pigott C D 1991 Mineral nutrition and mycorrhizal infection of seedling oak and birch. II. The effect of fertilizers on growth, nutrient uptake and ectomycorrhizal infection. New Phytol. 117, 45-52.

Nihlgård B 1985 The ammonium-hypothesis - an additional explanation to the forest dieback in Europe. Ambio 14, 2-8.

Noble A D, Sumner M E et Alva A K 1988 The pH dependency of aluminium phytotoxicity alleviation by calcium sulfate. Soil Sci. Soc. Am. J. 52, 1398-1402.

Noordwijk M van 1993 Appendix D: Roots: Length, biomass, production and mortality. *In* Tropical soil biology and fertility: a handbook of methods. Eds. J M Anderson & J S I Ingram. pp 109-120. CAB International, United Kingdom.

Noordwijk M van et Floris J 1979 Loss of dry weight during washing and storage of root samples. Plant and Soil 53, 239-243.

Nye P H 1981 Changes of pH across the rhizosphere induced by roots. Plant and Soil 61, 7-26.

Nye P H et Tinker P B 1977 Solute movement in soil-root system. Blackwell, Oxford.

Nys C 1987 Fonctionnement du sol d'un écosysteme forestier. Thèse, Université Nancy I. 207 p.

Nys C 1989 Fertilisation, dépérissement et production de l'épicéa commun (*Picea abies*) dans les Ardennes. RFF 41, 336-347.

Nys, C 1991 Utilisation des amendements calciques pour la resaturation des sols acides; application à l'étude de deux sols acides sous cultures forestières (Ardennes) et agricoles (Paimpont). INRA, Sols Forestiers, Nancy, France.

Olsthoorn A F M 1991 Fine root density and root biomass of two Douglas-fir stands on sandy soil in the Netherlands. 1. Root biomass in early summer. Neth. J. Agr. Sci. 39, 49-60.

Olsthoorn A F M 1998 Soil acidification effects on fine root growth of Douglas-fir on sandy soils. Ph.D. Thesis, Wageningen Agricultural University, Wageningen, The Netherlands. 153 p.

Olsthoorn A F M, Keltjens W G, van Baren B et Hopman M C G 1991 Influence of ammonium on fine root development and rhizosphere pH of Douglas-fir seedlings in sand. Plant and Soil 133, 75-81.

Olsthoorn A F M et Tiktak A 1991 Fine root density and root biomass of two Douglas-fir stands on sandy soils in the Netherlands. 2. Periodicity of fine root growth and estimation of belowground carbon allocation. Neth. J. Agr. Sci. 39, 61-77.

Oosterbaan A et Nabuurs G J 1991 Relationships between Oak decline and groundwaterclass in the Netherlands. Plant and Soil 136, 87-93.

Paganelli D J, Seiler J R et Feret P P 1987 Root regeneration as an indicator of aluminium toxicity in loblolly pine. Plant and Soil 102, 115-118.

Pavan M A, Bingham F T et Pratt F J 1984 Redistribution of exchangeable calcium, magnesium and aluminum following lime or gypsum applications to a Brazilian Oxisol. Soil Sci. Soc. Am. J. 48, 33-38.

Peroux S 1992 Effet des amendements sur les propriétés d'un sol brun acide forestier; Essai dans un peuplement feuillu des ardennes, la Croix Scaille. Diplôme de Licence, University Nancy I et INRA Champenoux. 43 p.

Persson H 1979 Fine-root production, mortality and decomposition in forest ecosystems. Vegetatio 41, 101-109.

Persson H 1980 Spatial distribution of fine-root growth, mortality and decomposition in a young Scots pine stand in Central Sweden. Oikos 34, 77-87.

Persson H 1983 The distribution and productivity of fine roots in boreal forests. Plant and Soil 71, 87-101

Persson, H 1993 Factors affecting fine root dynamics of trees. Suo 43, 163-172.

Persson H et Ahlström K 1990/1991 The effects of forest liming and fertilization on fine root growth. Water, Air and Soil Pollution 54, 363-375.

Persson H, Majdi H et Clemensson-Lindell A 1995 Effects of acid deposition on tree roots. Ecol. Bull. (Copenhagen) 44, 158-167.

Persson T, Andersson S, Chalupsky J, Clarholm M, Gahne B, Hyvönen R, Lundkvist H, Palmborg C, Rundgren S et Wirén A 1996 Effekter av skogsmarkskalkning på markorganismerna *In* Skogsmarkskalkning. Resultat och slutsatser från Naturvårdsverkets försöksverksamhet. Eds. H. Staaf, T Persson & U Bertills. pp 160-182. Naturvärdsverket rapport 4559. Tryck Gotab, Stockholm.

Persson T, Lundkvist H, Wirén A, Hyvönen R et Wessén B 1989 Effects of acidification and liming on carbon and nitrogen mineralization and soil organisms in mor humus. Water, Air and Soil Pollution 45, 77-96.

Ponette Q, Dufey J E et Weissen F 1997 Downward movement of dolomite, kieserite or a mixture of $CaCO_3$ and kieserite through the upper layers of an acid forest soil. Water Air Soil Pollut. 95, 353-379.

Praag H J van, Sougnez-Remy S, Weissen F et Carletti G 1988 Root turnover in a beech and spruce stand of the Belgian Ardennes. Plant and Soil 105, 87-103.

Praag H J van, Weissen F, Dreze P et Cogneau M 1997 Effects of aluminium on calcium and magnesium uptake and translocation by root segments of whole seedlings of Norway spruce (*Picea abies* Karst.). Plant and Soil 189, 267-273.

Praag H J van, Weissen F, Sougnez-Remy S et Carletti G 1985 Aluminium effects on spruce and beech seedlings. II. Statistical analysis of sand culture experiment. Plant and Soil 83, 339-356.

Pregitzer K S, Hendrick R L et Fogel R 1993 The demography of fine roots in response to patches of water and nitrogen. New Phytol. 125, 575-580.

Publicover D A et Vogt K A 1993 A comparison of methods for estimating forest fine root production with respect to sources of error. Can. J. For. Res. 23, 1179-1186.

Puhe J, Persson H et Börjesson I 1986 Wurzelwachstum und Wurzelschäden in Skandinavischen Nadelwäldern. Allg. Forst. Zeitschr. 20, 488-492.

Ranger J, Nys C et Ranger D 1981 Etude comparative de deux écosystèmes forestiers feuillus et résineux dans les Ardennes primaires françaises. I. Biomasse aérienne des taillis-sous-futaie. Ann. Sci. For. 38, 259-282.

Ranger J, Daldoum M A et Gelhaye D 1994 Effet d'un amendement calco-magnésien associé ou non à une fertilisation, sur le cycle biogéochimique des éléments nutritifs dans une plantation d'épicéa commun (*Picea abies* Karst) dépérissante dans les Vosges. Ann. Sci. For. 51, 455-475.

Ranger J, Discours D, Mohamed Ahamed D, Moares C, Dambrine E, Merlet D et Rouiller J 1993 Comparaison des eaux liées et des eaux libres des sols de 3 peuplements d'épicéa (*Picea abies* Karst.) des Vosges. Application à l'étude du fonctionnement actuel des sols et conséquences pour l'état sanitaire des peuplements. Ann. Sci. For. 50, 425-444.

Rapp C 1991 Untersuchungen zum Einfluß von Kalkung und Ammoniumsulfatdüngung auf Feinwurzeln und Ektomykorrhizen eines Buchenaltbestandes im Solling. Ber. Forschungszentrums Waldökosysteme, Reihe A, 72, 1-197.

Rapp C et Jentschke G 1994 Acid deposition and ectomycorrhizal symbiosis: field investigations and causal relationships. *In* Effects of acid rain on forest processes. Eds. D L Godbold & A Hüttermann. pp 183-230. Wiley, New York.

Raspe S 1992 Biomasse und Mineralstoffgehalte der Wurzeln von Fichtenbeständen (*Picea abies* Karst.) des Schwarzwaldes und Veränderungen nach Düngung. Frieburger Bodenkld. Abh. 29, 1-197.

Read D 1993 Appendix C: Mycorrhizas. *In* Tropical soil biology and fertility: a handbook of methods. Eds. J M Anderson & J S I Ingram. pp 121-131. CAB International, United Kingdom.

Rehfuess K E, Flurhl H, Franz F et Raunecker E 1983 Growth patterns, phloem nutrient contents and root characteristics of beech (*Fagus sylvatica* L.) on soils of different reaction. *In* Effects of accumulation of air pollutants in forest ecosystems. Eds. B Ulrich & J Pankrath. pp 359-375. D. Reidel Publishing Company, Dordrecht.

Reiter H, Bittersohl J, Schierl R et Kreutzer K 1986 Einfluß von saurer Beregnung und Kalkung auf auftauschbare und gelöste Ionen im Boden. Forstwiss. Cbl. 105, 300-309.

Rengel Z 1992 Role of calcium in aluminium toxicity. New Phytol. 121, 499-513

Robin A M 1993 Catalogue des principales stations forestières de la forêt de Fontainebleau. ONF et Université Pierre-et-Marie Curie (Paris VI). 371 p.

Robinson D 1994 The responses of plants to non-uniform supplies of nutrients. New Phytol. 127, 635-674.

Robinson C H, Ineson P, Piearce T G et Parrington J 1996 Effects of earthworms on cation and phosphate mobilisation in limed peat soils under Picea sitchensis. For. Ecol. Manage. 86, 253-258.

Roelofs J E M, Kemper A J, Houdijk A L F M et Jansen J 1985 The effect of air-borne ammonium-sulphate on Pinus nigra var. maritima in the Netherlands. Plant and Soil 84, 45-56.

Rost-Siebert K 1983 Aluminium-Toxizität und -Toleranz an Keimpflanzen von Fichte (*Picea abies* Karst.) und Buche (*Fagus sylvatica* L.). Allgemeine Forstzeitschrift 38, 686-689.

Rost-Siebert K 1985 Untersuchungen zur H- und Al-Toxizität an Keimpflanzen von Fichte (*Picea abies* Karst.) und Buche (*Fagus sylvatica* L.) in Lösungskultur. Berichte Forschungszentrum Waldökosteme, Universität Göttingen 12, 1-219.

Ryan M G, Binkley D et Fownes, J H 1997 Age-related decline in forest productivity: pattern and process. Adv. Ecol. Res. vol 27, 213-262.

Safford L O 1974 Effect of fertilization on biomass and nutrient content of fine roots in a beech-birch-maple stand. Plant and Soil 40, 349-363.

Santantonio D, Hermann R K et Overton W S 1977 Root biomass studies in forest eocsystems. Pedobiologia 17, 1-31.

Santantonio D et Hermann R K 1985 Standing crop, production and turnover of fine roots on dry, moderate, and wet sites of mature Douglas-fir in western Oregon. Ann. Sci. For. 42, 13-142.

Schaller G et Fischer W R 1985 pH-Änderungen in der Rhizosphäre von Mais- und Ernusswurzeln. Z. Pflanzenernähr. Bodenk. 148, 306-320.

Schierl R, Göttlein A, Hohmann E, Trübenach D et Kreutzer K 1986. Einfluß von saurer Beregnung und Kalkung auf Humusstoffe sowie Aluminium- und Schwermetalldynamik in wäßrigen Bodenextrakten. Forstw. Cbl. 105, 309-313.

Schierl R et Kreutzer K 1989 Dolomitische Kalkung eines Fichtenbestandes auf saurer Parabraunerde: Auswirkungen auf Bodenchemie und Vegetation. Kali-Briefe (Büntehof) 19, 417-423.

Schüler G et Zwick N 1992 Die Beeinflussung von Feinwurzelmasse und -vitalität eines Kiefernbestandes (*Pinus sylvestris* L.) mit unterständiger Buche (*Fagus sylvatica* L.) durch pflanzenverfügbare Elemente, sowie Veränderungen nach unterschiedlichen Kalkungsmaßnahmen. Mitt. Forst. Versuchsanstalt Rheinland-Pfalz 21, 69-98.

Schulte-Bisping H et Murach D 1984 Inventur der Biomasse und ausgewählter chemischer Elemente in zwei unterschiedlich stark versauerten Fichtenjungbeständen in Hils. Ber. Forschz. Waldökosysteme/Waldsterben d. Univ. Göttingen, Bd 2, 207-263.

Seith B, George E, Marschner H, Wallenda T, Schaeffer C, Einig W, Wingler A et Hampp R 1996 Effects of varied soil nitrogen supply on Norway spruce (*Picea abies* [L.] Karst.). I. Shoot and root growth and nutrient uptake. Plant and Soil 184, 291-298.

Shamshuddin J, Chefauziah I et Sharifuddin H A H 1991 Effects of limestone and gypsum applications to a Malaysian Ultisol on soil solution composition and yields of maize and groundnut. Plant and Soil 134, 45-52.

Shepherd V A, Orlovich D A et Ashford A E 1993 A dynamic continuum of pleiomorphic tubules and vacuoles in growing hyphae of a fungus. J. Cell Sci. 104, 495-507.

Smiley, R W 1979. Wheat-rhizosphere pseudomonads as antagonists of Gaeumannomyces gaminis. Soil Biology and Biochemistry 11, 371-376.

Smolander A, Kitunen V, Paavolainen L et Mälkönen E 1996 Decomposition of Norway spruce and Scots pine needles: Effects of liming. Plant and Soil 179, 1-7.

Squire R O, Marks G C et Craig F G 1978 Root development in a *Pinus radiata* D. Don plantation in relation to site index, fertilizing and soil bulk density. Austr. For. Res. 8, 103-114.

Staaf H, Persson T et Bertills U (Eds.) 1996 Skogsmarkskalkning. Resultat och slutsatser från Naturvårdsverkets försöksverksamhet. Naturvärdsverket rapport 4559. Tryck Gotab, Stockholm.

Tacon F le 1969 Une méthode originale de prélèvements foliaires. RFF 21, 196.

Tacon F le, Tacon Y le, Moron V, Rousseau Y et M R Bakker *in prep.* Effect of mineral fertilisation on fine roots and mycorrhizal development in a mature beech (*Fagus sylvatica* L.) stand.

Tagliavini M, Masia A et Quartieri M 1995 Bulk soil pH and rhizosphere pH of peach trees in calcareous and alkaline soils as affected by the form of nitrogen fertilizers. Plant and Soil 176, 263-271.

Tennant D 1975 A test of a modified line intersect method of estimating root length. J. Ecol. 63, 995-1001.

Termorshuizen A J 1993 The influence of nitrogen fertilization on ectomycorrhizas and their fungal carpophores in young stands of *Pinus sylvestris*. For. Ecol. Manage. 57, 179-189.

Termorshuizen A J et Ket P C 1991 Effects of ammonium and nitrate on mycorrhizal seedlings of *Pinus sylvestris*. Eur. J. For. Path. 21, 404-413.

Thomson B D, Grave T S, Malacjzuk N et Hardy G E St J. 1996 The effect of soil pH on the ability of ectomycorrhizal fungi to increase to growth of *Eucalyptus globulus* Labill. Plant and Soil 178, 209-214.

Trüby P 1989 Eine Titrationsmethode zur simultanen Bestimmung von H^+ und Aluminium in NH_4Cl-Bodenextrakten. Z. Pflanzenernaehr. Bodenk. 152, 297-300.

Tyler G 1987 Acidification and chemical properties of south Swedish beech (*Fagus sylvatica* L.) forest soils. Scand. J. For. Res. 2, 263-271.

Ulrich B, Mayer R et Khanna P K 1979 Die Deposition von Luftveruntreinigungen und ihre Auswirkungen in Waldökosysteme in Solling. Schriften Forstlichen Fakultät Göttingen 58, 1-291.

Ulrich B 1983 Stabilität von Waldökosystemen unter dem Einfluss des 'Sauren Regens'. Allgemeine Forstzeitung 38, 670-677.

Ulrich B 1990 Waldsterben - Forest decline in West Germany. Environ. Sci. Techn. 24, 436-441.

Ulrich B 1991 Folgerungen aus 10 Jahre Waldökosystem- und Waldschadenforschung. Forst und Holz 46, 3-12.

Unistat Ltd 1995 Unistat version 4 for Windows.

Vogt K A, Dahlgren R, Ugolini F, Zabowski D, Moore E E et Zasoski R 1987 Aluminium, Fe, Ca, Mg, K, Mn, Cu, Zn and P in above- and belowground biomass. II. Pools and circulation in a subalpine *Abies amabilis* stand. Biogeochemistry 4, 295-311.

Vogt K A, Edmonds R L et Grier C C 1981 Seasonal changes in biomass and vertical distribution of mycorrhizal and fibrous-textured conifere fine roots in 23 and 180 years old subalpine *Abies amabilis* stands. Can. J. For. Res. 11, 223-229.

Vogt K A, Grier C C, Gower S T, Sprugel D G et Vogt D J 1986 Overestimation of net root production: a real or imaginary problem? Ecology 67, 577-579.

Vogt K A, Moore E E, Vogt D J, Redlin M J et Edmonds R L 1983 Conifer fine root and mycorrhizal root biomass within the forest floors of Douglas-fir stands of different ages and site productivities. Can. J. For. Res. 13, 429-437.

Vogt K A et Persson H 1991 Measuring growth and development of roots. *In* Techniques and approaches in forest tree ecophysiology. Eds. J P Lassoie & T M Hinckley. pp 477-502. CRC Press, Boca Raton.

Vogt K A, Vogt D J, Palmiotto P A, Boon P, O'Hara J et Asbjornsen H 1996 Review of root dynamics in forest ecosystems grouped by climate, climatic forest type and species. Plant and Soil 187, 159-219.

Voiry H 1981 Classification morphologique des ectomycorrhizes du chêne et du hêtre dans le nord-est de la France. Eur. J. For. Path. 11, 284-299.

Vuuren M M I van, Robinson D et B S Griffiths 1996 Nutrient inflow and root proliferation during the exploitation of a temporally and spatially discrete source of nitrogen in soil. Plant and Soil 178, 185-192.

Wallander H 1992 Regulation of ectomycorrhizal symbiosis in *Pinus sylvestris* L. seedlings. Influence of mineral nutrition. PhD-Thesis, Swedish University of Agricultural Science, Uppsala, Sweden.

Wallander H, Arnebrant K, Östrand F et Kårén O 1997 Uptake of 15N-labelled alanine, ammonium and nitrate in *Pinus sylvestris* L. ectomycorrhiza growing in forest soil treated with nitrogen, sulphur or lime. Plant and Soil 195, 329-338.

Weissen F, Hambuckers A, van Praag H J et Remacle J 1990 A decennial control of N-cyle in the Belgian Ardenne forest ecosystems. Plant and Soil 128, 59-66.

Weissen F, van Praag H J, Marechal P, Delecour F et Fracy C 1988 Les causes de dégradation sanitaire de forêts en Wallonie: le point de la situation. Bull. Soc. Roy. de Belgique 95, 57-68.

Wilmot T R, Ellsworth D S et Tyree M T 1996 Base cation fertilization and liming effects on nutrition and growth of Vermont sugar maple stands. For. Ecol. Manage. 84, 123-134.

Yin X, Perry J A et Dixon R K 1991 Temporal changes in nutrient concentrations and contents of fine roots in a *Quercus* forest. For. Ecol. Manage. 44, 175-184.

ANNEXE A : LES PAPIERS

Annexe A (Papier I) : *Plant and Soil* **00**: 1-10, 1998
Reçu le 25 mai 1998 ; accepté en version révisée le 27 octobre 1998.
Repris dans cet oeuvre avec la permission de l'editeur Kluwer academic publishers

The effects of liming and gypsum applications on a sessile oak (*Quercus petraea* (M.) Liebl.) stand at La Croix-Scaille (French Ardennes) I. Site characteristics, soil chemistry and aerial biomass.

M.R. Bakker, C. Nys & J-F. Picard

Abstract
In a former 45 to 50 year old sessile oak (*Quercus petraea* (M.) Liebl.) coppice mixed with birch (*Betula pubescens* Ehrh.) and rowan (*Sorbus aucuparia* L.) on a poor acidic forest soil at la Croix-Scaille in the French Ardennes, several liming amendments were applied in 1990 and 1994. Data on soil and soil solution composition, as well as stand growth and foliar composition were collected between 1994 and 1997. All treatments, containing 1.4 t ha^{-1} equivalent of CaO supplied as lime, gypsum or a mixture of the two, resulted in an increase of cation exchange capacity and base saturation down to 15 cm and for $CaSO_4$ treatments down to 30 to 45 cm, increases of soil pH and Ca concentration at the surface and a decrease of Al concentration in the soil and soil solution in the surface layers. No negative effects like increased nitrate or cation leaching were observed. Although Mg nutrition was not improved by the treatments (not containing Mg), a relative and maintained gain of radial increment of sessile oak in the order of 40% for both lime and gypsum applied, was observed immediately from the first year on, after the application (1991).

Key-words: cation exchange capacity, gypsum, lime, *Quercus petraea*, sessile oak

Introduction

Soil acidification, either natural or by management or acid deposition, can have serious negative effects on the sustainability of forest ecosystems in terms of production and vitality (Andersson and Persson 1988; Weissen *et al.* 1988; Hüttl 1989). Soil acidification can lead to phytotoxic levels of aluminium and may disturb or inhibit nutrient uptake, leading to deficiencies of some elements (e.g., Mg, K, Ca, P) or excesses (e.g., N) of others (Roelofs *et al.* 1985; Rost-Siebert 1985; Göransson and Eldhuset 1987; Godbold *et al.* 1988; Hüttl and Zöttl 1993; Boudot *et al.* 1994; Ericsson *et al.* 1995; Ljungström and Nihlgård 1995).

Liming and fertilization may be applied as a means of increasing stand productivity and vitality of forest ecosystems. They have often proved to be adequate to raise pH, Ca concentration, cation exchange capacity and base saturation, and to lower the Al concentration, in spite of a slight initial acidification which may occur in deeper soil horizons (Hüttl and Zöttl 1993). Nutritional imbalances related to impaired nutrient uptake can be alleviated by liming (Heilman and Ekman 1973; Hüttl 1989; Joslin and Wolfe 1989; Derome 1990/91; Fehlen and Picard 1994; Belkacem and Nys 1997; Ranger *et al.* 1994). As a result, stand health and growth can be improved considerably, though some studies did not report such an improvement (Hüttl and Zöttl 1993; Clemensson-Lindell and Persson 1993). Liming may sometimes induce deficiencies of other elements (K, Zn, P, B, Mg) as observed in aerial parts of the tree due to antagonistic interactions with other elements in plant uptake or to dilution effects on sites where the soil is already relatively poor in these elements (Glatzel et al. 1986; Derome 1990/91).

This paper focuses on the site characteristics and the effects of liming on soil and aerial biomass at the 'La Croix-Scaille' site. The objectives of this study were to determine the modifications brought about by liming in the rooting zone of oak. It was hypothesized that liming and gypsum amendments would improve soil and soil solution chemistry, foliar nutrition and stimulate stand growth, the effect of gypsum being more rapid due to its higher solubility. The aim of Part I is to describe the effects on soil, solution, nutrition and growth, in order to explain the effects on fine roots, which will be discussed in a Part II.

Materials and Methods

The site

The "La Croix-Scaille" site, in the state forest of Château-Regnault, is located in the primary chain of the French Ardennes. The average altitude is 480 m a.s.l, the site being on top of a plateau. Average annual precipitation has a relatively even distribution throughout the year and ranges from 1100 to 1300 mm. The mean annual temperature is 8 °C, with the monthly averages ranging from -1.1 °C in January to 14.5 °C in August. During the experimental period 1994-1996 a high ground water-table was observed locally in March 1995, probably related to thawing of snow.

The soil developed in a loamy layer, overlying slates of the Upper Revinien, and is classified as an "acidic brown forest soil" (FAO: Dystric Cambisol; USDA: Dystrochrept), with acid moder humus types (Belkacem and Nys 1995). In the profile, a shallow litter and humus layer of 2.5 to 3.5 cm may be found, followed by an A11 (from 0 to 5 cm), a transition layer A1(B) (5 to 15 cm), a B horizon (15 to 45 cm), a transitional horizon (B)C (45 to 60 cm) and a C (60 to 75 cm) before the bedrock is reached. Locally podzolic stagnogley properties may occur. Generally the soil texture is loamy and down to 45 cm the presence of gravels is below 15%, but may increase to a mean of 25% at 45-60 cm. Before liming, average pH-H_2O was 3.6 in topsoil (A11) and 4.4 to 4.7 in the B-layers. The soil is strongly desaturated (on average base saturation < 10%), except for slightly higher values in the topsoil. The relative abundance of available P contrasts with low levels of exchangeable K and extremely low levels of exchangeable Ca and Mg (Bouchon *et al.* 1985).

The liming treatments were applied in 1990 and 1994 in an old coppice with standards, 45-50 years since the last cut. Sessile oak (*Quercus petraea* (M.) Liebl.) is the main coppiced species with birch (*Betula pubescens* Ehrh.) and rowan (*Sorbus aucuparia* L.), and the standards are oak (90%) and beech (*Fagus sylvatica* L.; 10%). Average total standing crop was estimated to be 161 t ha^{-1} (range 102-179 t ha^{-1}), based on equations given by Kestemont (1975) for similar stands nearby in Belgium, and it is comparable to the estimates of 94 to 135 t ha^{-1} for similar sites in the same forest. The mean yearly production was estimated at 2.3 to 3.2 t ha^{-1} yr^{-1}, or 5.1 m^3 ha yr^{-1} (Ranger *et al.* 1981; Bouchon *et al.* 1985).

Experimental treatments

Two trials were established: an old (plot size 15 x 15 m) and a new trial (plot size 10 x 15 m). Treatments consisted of a control, and additions of 1.4 t.ha^{-1} CaO as $CaCO_3$ (lime), 1.4 t.ha^{-1} CaO as $CaSO_4$ (gypsum) and a mix of 1.4 t.ha^{-1} CaO as $CaCO_3$ (80%) and $CaSO_4$ (20%). The old trial (established in spring 1990) consisted of 2 blocks with each one control, one lime (old lime), and one gypsum (old gypsum) treatment (all treatments replicated once in each of the 2 blocks). The new trial (established in September 1994) consisted of two blocks with each one

lime (new lime), one gypsum (new gypsum) and one mix (mix 80/20) treatment (all treatments replicated once in each of the 2 blocks). The control of the old trial was shared by the new trial. Analysis of soil and fine roots in June 1994 before liming justified the use of the same control plots. All treatments were applied to the soil surface and distributed manually.

Sampling procedure

Site production was estimated by diameter measurements (DBH) in June 1995 and March 1997 completed by ring analysis in March 1997 for the old trials. Height measurements were carried out in May 1996. Foliar samples were collected by shooting branches from the top of dominant trees at the end of summer in 1992, 1993 and 1996.

Soil samples were collected either as bulked samples from soil pits (September 1994), using small soil density cylinders (June 1994; length 5 to 8 cm, ∅ 6.4 cm) or by a soil corer in 1995 and 1996 (length 15 cm, ∅ 8.0 cm). Samples were taken at depths of 0-5, 5-15, 15-30 and 30-45 cm.

Soil solution was sampled from March 1995 using rhizon soil moisture samplers (Eijkelkamp BV, Giesbeek, The Netherlands, reference 19.21.05). The rhizons (length 10 cm, outer ∅ 2.3 mm) were installed horizontally in one soil pit per experimental plot at different depths (3, 10, 20 and 35 cm). Small vacuum-tubes (usually applied for blood samples) were connected on the outer edge of the rhizons by injection needles and were left overnight. Sample volume was generally between 2 to 7 ml. As the samples were taken using only a low vacuum, it is assumed that the quality of the soil solution sampled is between gravity water and weakly bound capillary water. After overnight sampling, the pits were closed by a plastic bag filled with soil until the next sampling period. The rhizons were installed in March 1995, and solute samples were collected in March, June and September 1995.

Sample processing

Soil samples were air-dried and then sieved at 2 mm. 0.5 *M* NH_4Cl-exchangeable Al, Ca, Mg, K, Mn and Na (Trüby 1989) were determined by ICP (emission spectrometry), exchangeable acidity by automatic titration (Trüby 1989), and pH-KCl and pH-H_2O following standard procedures with KCl-electrodes. Concentrations were expressed as oven-dried weights (determined after 48h at 105°C). Cation Exchange Capacity (CEC) was defined as the sum of exchangeable Mn, Mg, Ca, Na, K, plus titrable Al^{3+} and H^+ (Espiau and Pedro 1980). Base saturation was defined as the proportion of exchangeable Mn, Mg, Ca, Na and K in relation to total CEC. Soil solution analysis was performed by ICP (S, Mn, Mg, Al, Ca, Na, K) and colorimetry (Technicon Autoanalyzer) for nitrate and ammonium. Foliage samples were pretreated with hydrogen-peroxide (H_2O_2), then mineralized with $HClO_4$ and analysed by ICP for N, S, P, K, Mg, Ca and Mn.

Data analysis

All statistics were calculated with Unistat 4.0 software (Unistat Ltd 1995). Distribution was tested for normality and wherever necessary values were log transformed to improve the distribution. Soil and solution parameters were tested for treatment, season and soil depth effects by ANOVA, mainly on the total set of data (all periods), and the Student-Newman-Keuls test was used to separate group means. Only June 1994 permitted also individual analyses of significance for the soil data (4 replicates). The total set of data was compiled by merging the individual data-sets (number of sample replicates 2 to 4 for soil and soil solution per layer and treatment) to obtain a larger number of replicates (8 to 14 according to

treatment; some treatments not sampled at each period). Foliar composition and tree growth were evaluated similarly for treatment effects but for individual periods.

Results

Soil chemical properties

The soil chemical properties showed variations throughout the study period (June 1994 - March 1996). These seasonal variations were most pronounced in top soil and were similar in all treatments (data not shown). Alltogether, besides these seasonal variations, concentrations of exchangeable elements in the soil were fairly stable throughout the study period and similar to those described for an adjacent site (Belkacem and Nys 1997). Analysis of variance, applied to the total of all periods, showed that liming had a greater impact on the soil than gypsum. In the old trial, lime increased CEC by 50% in the 0 to 5 cm layer compared to a 20% increase for the gypsum treatment. Base saturation was increased from 19% to 60 - 75% for lime, and to 40% for gypsum and the mixed treatment. The new trials finally had the same effect on the soil as the old trials, relative to the control. The gypsum treatments had the fastest downward reaction but the liming treatments had a longer lasting reaction, the mixed treatments being intermediate. Table 1 illustrates these changes in soil chemistry for September 1995. The analyses of variance for all periods are summarized below.

Table 1 Description of soil chemistry for September 1995, five years after application of 1.4 t ha^{-1} of CaO as $CaCO_3$ ($CaCO_3$-old) or as $CaSO_4$ ($CaSO_4$-old), and one year after application of 1.4 t ha^{-1} of CaO as $CaCO_3$ ($CaCO_3$-new), as $CaSO_4$ ($CaSO_4$-new) or as a mixture of 80 % $CaCO_3$ and 20 % $CaSO_4$. CEC = Sum of 0.5 M NH_4Cl exchangeable Mn^{2+}, Mg^{2+}, Ca^{2+}, Na^+, K^+ plus titrable Al^{3+} and H^+ . BS= Base saturation of CEC. Layers are standard depths of 0-5 cm (A11), 5-15 cm (A1(B)), 15-30 cm (B) and 30-45 cm (B). (means of 2 values with standard errors in italic).

Treat-ment	Depth cm	pH (H_2O)		Mg^{2+}		Ca^{2+}		Al^{3+}		H^+		CEC	BS (%)	Ca/Al^{3+}
				$cmol_c\ kg^{-1}$										
Control	0-5	3.77	*0.01*	0.28	*0.05*	0.61	*0.16*	5.43	*0.20*	1.60	*0.10*	8.2	14.1	0.17
	5-15	4.06	*0.17*	0.09	*0.02*	0.12	*0.02*	5.42	*0.08*	0.73	*0.28*	6.6	7.0	0.03
	15-30	4.34	*0.08*	0.04	*0.02*	0.10	*0.05*	3.37	*0.12*	0.18	*0.01*	3.9	8.3	0.05
	30-45	4.39	*0.02*	0.03	*0.01*	0.08	*0.03*	2.91	*0.46*	0.12	*0.03*	3.3	8.5	0.05
$CaCO_3$	0-5	4.78	*0.31*	0.86	*0.07*	15.7	*1.91*	0.48	*0.35*	0.21	*0.21*	18.0	96.2	49.1
old	5-15	4.36	*0.01*	0.16	*0.01*	2.38	*0.83*	4.95	*0.75*	0.65	*0.02*	8.4	33.5	0.72
	15-30	4.48	*0.04*	0.04	*0.01*	0.18	*0.03*	3.57	*0.46*	0.15	*0.02*	4.1	8.8	0.08
	30-45	4.47	*0.02*	0.03	*0.01*	0.11	*0.03*	2.67	*0.12*	0.13	*0.03*	3.1	8.2	0.06
$CaSO_4$	0-5	3.90	*0.08*	0.45	*0.08*	3.45	*0.48*	3.17	*0.01*	0.92	*0.75*	8.7	52.9	1.63
old	5-15	3.80	*0.09*	0.16	*0.06*	0.91	*0.06*	5.04	*0.00*	1.50	*0.29*	7.9	17.0	0.24
	15-30	4.30	*0.07*	0.03	*0.01*	0.27	*0.03*	3.42	*0.15*	0.21	*0.02*	4.1	10.8	0.12
	30-45	4.34	*0.06*	0.02	*0.01*	0.14	*0.01*	2.74	*0.09*	0.14	*0.02*	3.2	9.2	0.08
$CaCO_3$	0-5	3.80	*0.15*	0.45	*0.13*	2.74	*0.60*	8.67	*3.53*	1.89	*0.20*	14.5	27	0.48
new	5-15	4.02	*0.14*	0.08	*0.02*	0.21	*0.00*	6.46	*2.04*	0.58	*0.38*	7.6	6.9	0.05
	15-30	4.31	*0.08*	0.03	*0.01*	0.06	*0.00*	3.16	*0.08*	0.14	*0.03*	3.5	6.0	0.03
	30-45	4.40	*0.07*	0.01	*0.00*	0.03	*0.01*	2.32	*0.73*	0.14	*0.04*	2.6	5.0	0.02
$CaSO_4$	0-5	3.77	*0.02*	0.47	*0.22*	4.51	*0.45*	5.51	*2.19*	2.12	*0.25*	13.4	43.2	1.23
new	5-15	3.85	*0.10*	0.25	*0.14*	1.73	*0.51*	5.70	*0.54*	1.40	*0.35*	9.6	25.7	0.45
	15-30	4.16	*0.04*	0.05	*0.00*	0.22	*0.07*	4.72	*0.52*	0.39	*0.08*	5.6	8.1	0.08
	30-45	4.36	*0.03*	0.04	*0.01*	0.20	*0.10*	2.66	*0.97*	0.13	*0.04*	3.1	11.2	0.12
mix	0-5	4.01	*0.12*	0.25	*0.09*	3.23	*0.17*	4.09	*0.24*	1.26	*0.38*	9.3	42.5	1.20
80/20	5-15	4.05	*0.09*	0.11	*0.00*	0.68	*0.03*	5.34	*0.04*	0.87	*0.25*	7.3	14.9	0.20
	15-30	4.43	*0.07*	0.03	*0.00*	0.09	*0.03*	3.16	*0.79*	0.19	*0.06*	3.7	9.5	0.05
	30-45	4.40	*0.06*	0.02	*0.01*	0.08	*0.01*	2.27	*0.34*	0.12	*0.02*	2.7	12.5	0.06

In the mineral soil, increases in CEC were about 20% in 5-15 cm (both lime and gypsum), 10% in 15-30 cm and not significant below 30 cm. In contrast to this pattern, base saturation in the 5-15 cm layer featured important increases in the order of 60 to 270% (new versus old lime), 90% (gypsum) and 40% (mixed treatment), respectively. Below 15 cm the effects were very different relative to time. For the old trials both lime and gypsum increased base saturation by 10 to 30% in 15-45 cm layer, whereas in the new trials only gypsum caused a small increase of 5% for the 15-45 cm layer. More generally the effects of lime and gypsum may be summarized as being greater and having a longer lasting effect in the lime-applied plots, but a faster and deeper reacting effect for the gypsum-applied plots. The difference in reactivity between the different products related to their solubility, agrees with the work of Ponette *et al.* (1997).

The treatments had no effect on exchangeable Mn (0.01 to 0.15 $cmol_c\ kg^{-1}$), Na (0.02 to 0.10 $cmol_c\ kg^{-1}$) and K (0.10 to 0.60 $cmol_c\ kg^{-1}$) concentrations in the soil, although liming seemed to increase their concentrations in the 0 to 5 cm layer (significant in one period for Na). pH-H_2O values were significantly increased by the old lime application in the upper 5 or 15 cm, whereas they were not significantly affected (0 to 5 cm) or even decreased at 5 to 15 cm (significant at $p<0.05$) for the old gypsum treatment. The effect was lower for the new trials and intermediate for the mixed application. Exchangeable Ca (significant at $p<0.01$) increased considerably and also Mg to a lesser extent (sign. at $p< 0.05$), in both lime and gypsum treatments in the top 0 to 5 or 0 to 15 cm layer, contrasting with a decrease in Al ($p<0.001$) and H^+ ($p<0.05$). Ca/Al molar ratio increased significantly in top 0 to 5 cm after liming (Table 1) and this was significant down to 45 cm in June 1994.

Soil solution composition

Soil solution composition varied between the seasons, but the old treatment effects were consistent throughout all seasons, while the effects of the new treatments increased with time. Table 2 shows the main characteristics of the soil solution for March 1995, which may be considered as representative for the treatment effects, despite slightly lower pH values and the inversed importance of Ca and Al in June and September. Consequently, Ca/Al ratios were lower in June and September than in March. The solution is dominated by nitrate and sulphate (not shown), with important contributions in some months for Ca in March and Al in June and September (data not shown).

Analysis of variance was applied to all of the periods. It revealed that Mn (0.01-0.05 $mmol_c\ l^{-1}$), Mg (0.03-0.10 $mmol_c\ l^{-1}$) Na (0.05 to 0.20 $mmol_c\ l^{-1}$), K (0.02-0.10 $mmol_c\ l^{-1}$) and NH_4^+ (0.00 to 0.03 $mmol_c\ l^{-1}$) showed no consistently significant treatment response (data not shown), and no seasonal pattern, although there was a tendency towards a decrease in the treated plots as compared to the control for Mn, Na and NH_4^+, which was only significant at the 0.05 level in September. Increase of S was only significant in the treatments containing sulphate, and increase of Ca was significant for the mix 80/20 and old lime treatment, as compared to the control. Overall solution Al concentrations tended to decrease in all treatments as compared to the control, but this was significant only in September. As a result, overall Ca/Al molar ratios of the soil solution, ranging from 0.17 to 0.45 at some depths in June and September in the control, were enhanced by the treatments for all depths. This increase was significant for the old gypsum, old lime and mix 80/20 treatments. Nitrate appeared significantly lower on an overall basis for old lime, old gypsum and the mix 80/20 treatment as compared to the control. The pH value of the soil solution was only increased significantly by the lime treatments as compared to the control.

Table 2 Description of soil solution for March 1995, five years after application of 1.4 t ha^{-1} of CaO as $CaCO_3$ ($CaCO_3$-old) or as $CaSO_4$ ($CaSO_4$-old), and one year after application of 1.4 t ha^{-1} of CaO as $CaCO_3$ ($CaCO_3$-new), as $CaSO_4$ ($CaSO_4$-new) or as a mixture of 80 % $CaCO_3$ and 20 % $CaSO_4$. Samples taken in the middle of soil layers at 3 cm (A11). 10 cm (A1(B)), 20 cm (B) and 35 cm (B) (means of 4 values with standard error in italic).

	Depth	pH	Ca		Al		NO_3^-		Ca/Al	
	cm	(H_2O)	$mmol_c\ l^{-1}$		$mmol_c\ l^{-1}$		$mmol_c\ l^{-1}$		molar ratio	
Control	0-5	4.66	0.12	0.03	0.07	0.03	0.20	0.14	2.6	0.63
	5-15	5.28	0.21	0.05	0.06	0.00	0.17	0.04	5.3	1.4
	15-30	5.35	0.19	0.07	0.05	0.02	0.18	0.08	5.7	4.6
	30-45	5.24	0.15	0.03	0.03	0.01	0.08	0.01	7.5	7.5
$CaCO_3$	0-5	5.58	0.34	0.10	0.07	0.02	0.10	0.03	7.4	1.3
old	5-15	5.75	0.20	0.02	0.04	0.00	0.09	0.02	7.5	0.35
	15-30	5.79	0.18	0.02	0.03	0.01	0.08	0.02	9.0	2.6
	30-45	5.70	0.20	0.02	0.01	0.01	0.05	0.02	30	2.4
$CaSO_4$	0-5	4.64	0.20	0.03	0.03	0.00	0.03	0.02	10	2.4
old	5-15	5.59	0.23	0.04	0.06	0.01	0.08	0.01	5.7	0.72
	15-30	5.51	0.30	0.06	0.03	0.00	0.10	0.03	15	3.1
	30-45	5.14	0.29	0.07	0.06	0.05	0.06	0.00	7.2	10
$CaCO_3$	0-5	5.48	0.24	0.10	0.05	0.01	0.19	0.14	7.2	3.9
new	5-15	5.13	0.12	0.02	0.11	0.04	0.19	0.07	1.7	1.1
	15-30	5.28	0.16	0.01	0.10	0.03	0.22	0.06	2.4	1.1
	30-45	5.43	0.18	0.01	0.06	0.02	0.15	0.05	4.5	1.8
$CaSO_4$	0-5	5.04	0.17	0.04	0.06	0.02	0.06	0.02	4.2	2.4
new	5-15	4.98	0.30	0.11	0.04	0.00	0.03	-	11	5.8
	15-30	4.78	0.42	0.02	0.12	0.01	0.16	0.01	5.3	0.68
	30-45	5.00	0.28	0.05	0.07	0.04	0.14	0.00	6.0	2.8
mix	0-5	5.09	0.29	0.10	0.03	0.01	0.04	-	15	6.7
80/20	5-15	5.06	0.18	0.04	0.04	0.01	0.09	0.06	6.8	1.1
	15-30	4.95	0.24	0.04	0.08	0.04	0.10	0.05	4.5	3.4
	30-45	4.72	0.27	0.03	0.04	0.01	0.07	0.03	10	4.2

Stand growth

The results expressed in 'radial increment index %' (Ic %) showing the radial growth, are presented in Figure 1. The period of 1970 - 1989 was used to adjust the three curves. The figure shows an almost immediate significant increase in radial growth after both $CaCO_3$ and $CaSO_4$ applications as compared to the control. These increases relative to the control were significant for both treatments at the 5% level (at times1%) throughout the 1991-1996 period. As an average over 1991-1996 as compared to the control, this gain of radial growth (relative value) was 39% for the carbonate and 44% for the gypsum application.

Foliar nutrition

The analyses of 1992 indicate increases in S, P, Mn, Mg and N contents for the gypsum application as compared to the control and the lime application (Table 3), although no analysis of significance could be performed. Analyses after 3 years (1993) for the old treatments revealed no significant treatment effects for any of the elements analyzed, although differences in Ca content were close ($P = 0.052$). Foliar analysis in 1996 confirmed this Ca effect in the old plots, where the concentration in the control (2.8 ± 0.3 g kg^{-1}) is low and not even half that of

the old $CaCO_3$ and $CaSO_4$ treatments (6.0 to 6.7 g kg^{-1}). In the new plots, no significant effects appeared, showing that the effects on Ca nutrition were delayed.

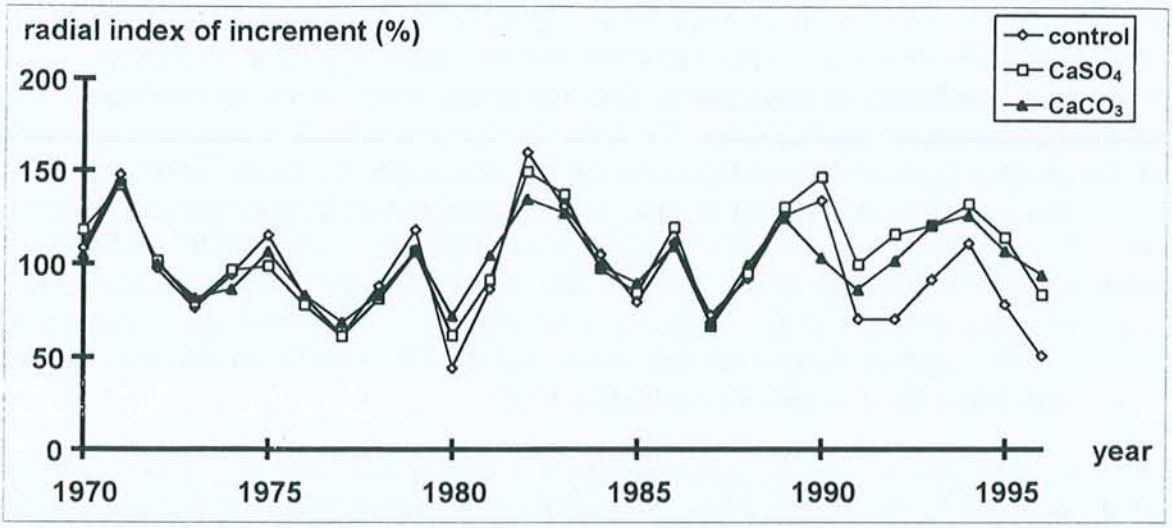


Figure 1 Tree growth: radial increment of *Quercus petraea* based on relative index values (%)

Table 3 Foliar composition in 1992, 1993 and 1996, 2 to 6 years after the applications (1990 for old; 1994 for new), replicated twice. Values are means of two blocks of pooled samples of 5 trees each. The mean is of one block for 1992 (no statistics) and of two blocks plus st. error (italic figures) in 1993 and 1996 (significant differences at $p<0.05$ level indicated by different letters).

treatment	year	1 *M* $HClO_4$ mineralized elements (g kg^{-1})						
		N	S	P	K	Ca	Mg	Mn
Control	1992	17	1.4	1.6	5.2	3.9	0.68	0.60
$CaCO_3$-old	1992	13	1.2	1.0	4.3	5.6	0.95	1.1
$CaSO_4$-old	1992	23	1.7	1.9	4.9	6.7	2.1	2.7
Control	1993	23	1.4	1.5	7.1	2.8	0.84	0.94
		0.88	*0.01*	*0.03*	*0.34*	*0.87*	*0.10*	*0.65*
$CaCO_3$-old	1993	22	1.4	1.3	7.2	4.3	0.86	0.82
		0.62	*0.06*	*0.17*	*0.45*	*0.28*	*0.14*	*0.10*
$CaSO_4$-old	1993	22	1.4	1.5	8.3	6.1	0.86	1.2
		1.2	*0.14*	*0.16*	*0.38*	*0.13*	*0.03*	*0.48*
Control	1996	26a	1.5	1.6	7.3	2.8b	0.92	0.76
		0.45	*0.05*	*0.11*	*0.08*	*0.30*	*0.08*	*0.47*
$CaCO_3$-old	1996	24ab	1.4	1.4	8.3	6.7a	1.0	0.53
		0.58	*0.03*	*0.10*	*0.39*	*0.66*	*0.19*	*0.03*
$CaSO_4$-old	1996	26a	1.6	1.6	8.4	6.0a	1.0	1.0
		1.20	*0.08*	*0.09*	*0.53*	*0.80*	*0.10*	*0.23*
$CaCO_3$-new	1996	23b	1.4	1.5	6.0	3.9b	1.3	0.77
		0.65	*0.03*	*0.07*	*1.3*	*0.53*	*0.11*	*0.39*
$CaSO_4$-new	1996	26a	1.5	1.8	7.0	4.6b	1.0	0.94
		0.93	*0.05*	*0.09*	*1.7*	*0.16*	*0.26*	*0.53*
Mix 80/20	1996	24ab	1.5	1.8	8.0	4.7b	1.1	0.67
		0.85	*0.12*	*0.02*	*0.37*	*0.67*	*0.06*	*0.08*

Discussion

Soil chemistry

The increase in CEC after liming or gypsum addition may be related to the pH-dependent character of the CEC (Pavan *et al.* 1984; Shamshuddin *et al.* 1991). It could also be the result of an accumulation of organic matter (Derome 1990/91) related to a short term decrease in N-mineralization, additions of dead plants from the forest floor, or to an interference with undissolved lime and gypsum particles. The latter possibility is unlikely in this study due to the fact that the increase in CEC is smaller in the new trial as compared with the old trial (Table 1). An increase of organic matter (higher litter fall, accumulation of humus) was not observed, either. On the contrary, the increases in pH-H_2O and base saturation, and the stimulation of mineralization in the litter and humus layers, as indicated by the higher nitrate concentrations in the soil solutions, after lime in this study and in another study on the same site (Belkacem and Nys 1995, 1997), support the concept that the increase of CEC is due to an increase in pH and the related dissociation of organic matter (André 1976).

The observed increases in exchangeable Mg and Ca, due to both lime and gypsum, together with decreases of Al, H^+ and Mn agree well with those of Haynes and Ludecke (1981), Reiter *et al.* (1986), Andersson and Persson (1988), Ranger *et al.* (1994) and Belkacem and Nys (1997). Affinity of soil exchange sites for the different cations (Haynes and Ludecke 1981) increases in the order Al < Ca < Mg < K < Na. Therefore, with time and for increasing lime rate, 'overliming stress' may cause exchangeable Mg, K and Na to decrease (Edmeades and Judd 1980; Haynes and Ludecke 1981; Grove and Sumner 1985; Myers *et al.* 1988; Belkacem and Nys 1997; Hüttl and Zöttl 1993). This time and dose dependent effect will differ according to soil depth and also depends on the dissolution rate of the product, which can be considerably lowered if applied on top of the humus layers (Derome 1990/91). In the present work, such an effect of the humus and litter layers on the dissolution rate of the products seems of minor importance, as these were only a few centimeters thick. Some elements can leach from top layers to accumulate in subsoil layers. Especially when liming induces increased N-mineralization, nitrate will be linked with the mobilization of cations into the mineral soil or subsoil horizons (Curtin and Smillie 1983; Hüttl and Zöttl 1993). However, such nitrate leaching was not observed in trials in the Ardennes and Vosges (Laudelout 1993; Ranger *et al.* 1994), nor in this study. Presumably, this is related to soil type (filtering effect) and the increased uptake by the above-ground biomass. Derome (1990/91) reports that lime affected the tree growth less on coarse substrates. Hüttl and Zöttl (1993) observed that in damaged stands, higher leaching losses occurred after lime application than in healthy stands where the elements liberated by liming were taken up by the trees.

Soil solution concentrations

Nitrate values were lower in the lime and gypsum plots as compared to the control. Leaching of nitrate after liming as observed by Matzner *et al.* (1983), Schierl and Kreutzer (1989) and Hüttl (1989), does not seem to occur for our site and lime conditions. If we compare the Ca/Al concentrations in the soil solution with values at which roots are damaged by Al (Cronan and Grigal 1995), it appears that in this study only the values in the control (Ca/Al ratios down to 0.24 and 0.50 in June and September) are in the range of the suggested toxicity limits of 0.2 to 0.5 commonly accepted (Rost-Siebert 1985; Cronan and Grigal 1995). However, toxicity maybe for certain species better related to absolute Al^{3+} concentrations or even to protons (Rost-Siebert 1985) and the Ca/Al ratio is poorly performing in many cases in predicting actual root mortality (Boudot et al. 1994). A more correct Al toxiticy index should comprise the

different forms and ionic strenghts of all the forms of Al and also incorporate the beneficial effects of other basic cations as Mg (Boudot et al. 1994). Tree species are more tolerant to Al than plant species (Keltjens and van Loenen 1989). Also, the relatively high pH values (at least in March) suggest that Al in the soil solution is not present in its most toxic forms. So, given the range of Ca/Al ratio and considering that other Al forms and cations are not accounted for, direct damage by Al to roots, may be possible in the control, but is improbable in the liming or gypsum treatments. Nevertheless, the slight increases of S (sulphate) and nitrate in the deeper soil horizons after liming and gypsum applications, together with a higher Al concentration, suggest that the applications resulted in some downward transport of Al in presence of sulphate and nitrate (Hendershot *et al.* 1991; Robinson 1994).

Effects on tree growth

The measurements of circumference (inventories 1995 and 1997) did not appear to be very sensitive when evaluating whether lime stimulated diameter growth. Therefore, a dendrochronogical approach was used instead. This corer based method of growth comparison provided a far better evaluation of the treatment responses and revealed that growth stimulation by the treatments based on annual increment (growth rings) was significant from the first year after application. It would probably have taken years for this effect to be shown as significant if circumference alone had been considered. Thus, it is possible that the effects in the new treatments - not sampled as growth responses were not expected yet - are already detectable. Such an increase of tree growth is more generally recorded, but does often occur after a few years (Derome 1990/91; Staaf et al. 1996). However, growth evaluations based on diameter measurements are far less accurate than dendrochronological measurements.

Mineral nutrition

An increase in foliar Ca and Mg after liming - especially if containing both Ca and Mg - may be expected (Hüttl and Zöttl 1993; Bonneau 1995) and a reduction in Mn, whereas effects on K, N and P seem variable. The relative increases found in 1992 but absent in 1993, suggest that the effect of gypsum was relatively fast but not lasting. The significant difference in N content between the $CaCO_3$ treatment and the others, either old or new, shows the effect of liming on organic matter mineralization (Hüttl and Zöttl 1993; Belkacem and Nys 1995). Our values compared with the critical levels (Bonneau 1995) of foliar content suggest that the supply of N, P, Mn and K is satisfactory and that Mg is poor in all trials, whereas the supply of Ca is poor for the control plots, but sufficient for the plots with lime or gypsum. This relative richness in P and poorness in Mg and Ca agrees with the nutritional status of the soil material, as stated previously.

Conclusions

The lime, gypsum or mixed applications resulted in an increase in CEC down to 30 cm, in base saturation down to 45 cm, increases in soil pH and soil exchangeable Ca at the surface and decreases in Al in the surface layers. Soil solution concentrations mainly showed increases in Ca and pH and decreases in Al and nitrate after treatments. Effects on solute sulphate were related to the sulphate applications and Mg concentrations were higher in the old than in the new plots (block effect rather than treatment response). Although there was no clear leaching of nitrate after the treatments, soil solution concentrations of sulphate, nitrate and Al suggest that the excess of Ca in the top soil causes ion exhange and subsequently some transport of Al to deeper horizons together with sulphate and nitrate. Ca/Al molar ratios indicating Al toxicity, were reached in the control but were alleviated by the doses applied in this study, and no overliming stress (decrease of other cations) was observed. Tree nutrition was improved for

Ca, but the poor Mg nutrition was not resolved. Tree growth was increased by about 40% as a result of old lime and old gypsum amendments; the extent to which this is similar for the new amendments is not yet known. The difference between the old and new trials seems to be merely a question of time, since the tendencies in the new trials are similar.

The question, whether increased tree growth and foliar biomass is due to an increased fine root biomass or an increased efficiency of the fine root biomass, will be dealt with in Part II.

Acknowledgments

We would like thank Jacques Ranger and several anonymous reviewers for their useful comments on earlier versions of this manuscript. Serge Didier is acknowledged for his technical assistance in the field. This research was supported by grants of INRA Paris and the Dutch Ministry of Agriculture, Nature Management and Fisheries, Directorate of Science and Knowledge Dissemination.

References

Andersson F and Persson T 1988 Liming as a measure to improve soil and tree conditions in areas affected by air pollution: results and experiences of ongoing research programme. Naturvårdsverket Report 3518, Sweden.131 p.

André J P 1976 Les propriétés d'échangeur cationique de la tourbe de sphaignes: échanges bicationiques entre le proton et un cation métallique. Ann. Agron. 27, 17-31.

Belkacem S and Nys C 1995 Consequences of liming and gypsum top-dressing on nitrogen and carbon dynamics in acid forest soils with different humus forms. Plant Soil 173, 79-88.

Belkacem S and Nys C 1997 Effects of liming and gypsum regimes on chemical characteristics of an acid forest soil and its leachates. Ann. Sci. For. 54, 169-180.

Bonneau M 1995 Fertilisation des forêts dans les pays tempérés. Théorie, bases du diagnostic, conseils pratiques, réalisations expérimentales. ENGREF, Nancy. 366 p.

Bouchon J, Nys C and Ranger J 1985 Cubage, biomasse et minéralomasse: comparaison de trois taillis simples des Ardennes primaires. Acta Oecologica/Oecol. Plant. 6, 53-72.

Boudot J P, Becquer T, Merlet D and Rouiller J 1994 Aluminium toxicity in declining forests: a general overview with a seasonal assessment in a silver fir forest in the Vosges mountains (France). Ann. Sci. For. 51, 27-51.

Clemensson-Lindell A and Persson H 1993 Long-term effects of liming on the fine-root standing crop of *Picea abies* and *Pinus sylvestris* in relation to chemical changes in the soil. Scan. J. For. Res. 8, 384-394.

Cronan C S and Grigal D F 1995 Use of calcium/aluminum ratios as indicators of stress in forest ecosystems. J. Environ. Qual. 24, 209-226.

Curtin D and Smillie G W 1983 Soil solution composition as affected by liming and incubation. Soil Sci. Soc. Am. J. 47, 701-707.

Derome J 1990/91 Effects of forest liming on the nutrient status of podzolic soils in Finland. Water Air Soil Pollut. 54, 337-350.

Edmeades D C and Judd M J 1980 The effects of lime on the magnesium status and equilibria in some new Zealand topsoils. Soil Sci. 129, 156-161.

Ericsson T, Göransson A, Van Oene H and Gobran G 1995 Interactions between aluminium, calcium and magnesium - Impacts on nutrition and growth of forest trees. Ecol. Bull. 44, 191-196.

Espiau P and Pedro G 1980 Caractérisation du complexe d'échange des sols acides. Le taux d'acidité d'échange et sa signification pédogénètique sous climat tempéré. Ann. Agron. 31, 363-383.

Fehlen N and Picard J-F 1994 Influence de la fertilisation sur la végétation spontanée et la croissance radiale de l'épicéa commun (*Picea abies* L. [Karst.]) dans une plantation adulte des Ardennes Françaises. Ann. Sci. For. 51, 569-580.

Glatzel G, Kazda M and Sieghardt M 1986 Zur Frage der Melioration versauerter Boden aus schadstoffbelasteten Buchenwäldern durch Zufuhr von Kalk oder halbgebranntem Dolomit. Ein Gefassversuch mit Rotbuche (*Fagus sylvatica*). Z. Pflanzernähr. Bodenk. 149, 658-667.

Godbold D L, Dictus K and Hüttermann A 1988 Influence of aluminium and nitrate on root growth and mineral nutrition of Norway spruce (*Picea abies*) seedlings. Can. J. For. Res. 18, 1167-1171.

Göransson A and Eldhuset T D 1987 Effects of aluminum on growth and nutrient uptake of *Betula pendula* seedlings. Physiol. Plant. 69, 193-199.

Grove J H and Sumner M E 1985 Lime-induced magnesium stress in corn: Impact on magnesium and phosphorus availability. Soil Sci. Soc. Am. J. 49, 1192-1996.

Haynes R J and Ludecke T E 1981 Effects of lime and phosphorus applications on concentrations of available nutrients and on P, Al and Mn uptake by two pasture legumes in an acid soil. Plant Soil 62, 117-128.

Heilman P and Ekman G 1973 Response of Douglas-fir and Western Hemlock seedlings to lime. For. Sci. 19, 220-224.

Hendershot W H, Warfvinge P, Courchesne F and Sverdrup H U 1991 The mobile anion concept - Time of a reappraisal? J. Environ. Qual. 20, 505-509.

Hüttl R F 1989 Liming and fertilization as mitigating tools in declining forest ecosystems. Water Air Soil Pollut. 44, 93-118.

Hüttl R F and Zöttl H W 1993 Liming as a mitigation tool in Germany's declining forests - reviewing results from former and recent trials. For Ecol. Manage. 61, 325-338.

Joslin J D and Wolfe M H 1989 Aluminum effects on northern red oak seedling growth in six amended forest soil horizons. Soil Sci. Soc. Am. J. 53, 274-285.

Keltjens W G and van Loenen E 1989 Effects of aluminium and mineral nutrition on growth and chemical composition of hydroponically grown seedlings of five different forest tree species. Plant Soil 119, 39-50.

Kestemont P 1975 Biomasse, nécromasse et productivités aériennes ligneuses de quelques peuplements forestiers en Belgique. PhD Thesis, Université Libre de Bruxelles. 334 p.

Laudelout H 1993 Chemical and microbiological effects of soil liming in a broad-leaved forest ecosystem. For. Ecol. Manage. 61, 247-261.

Ljungström M and Nihlgård B 1995 Effects of lime and phosphate additions on nutrient status and growth of beech (*Fagus sylvatica* L.) seedlings. For. Ecol. Manage. 74, 133-148.

Matzner E, Khanna P K, Meiwes K-J and Ulrich B 1983 Effects of fertilization on the fluxes of chemical elements through different forest ecosystems. Plant Soil 74, 343-358.

Myers J A, McLean E O and Bingham J M 1988 Reductions in exchangeable magnesium with liming of acid Ohio soils. Soil Sci. Soc. Am. J. 52, 131-136.

Pavan M A, Bingham F T and Pratt F J 1984 Redistribution of exchangeable calcium, magnesium and aluminum following lime or gypsum applications to a Brazilian Oxisol. Soil Sci. Soc. Am. J. 48, 33-38.

Ponette Q, Dufey J E and Weissen F 1997 Downward movement of dolomite, kieserite or a mixture of $CaCO_3$ and kieserite through the upper layers of an acid forest soil. Water Air Soil Pollut. 95, 353-379.

Ranger J, Daldoum M A and Gelhaye D 1994 Effet d'un amendement calco-magnésien associé ou non à une fertilisation, sur le cycle biogéochimique des éléments nutritifs dans une

plantation d'épicéa commun (*Picea abies* Karst) dépérissante dans les Vosges. Ann. Sci. For. 51, 455-475.

Ranger J, Nys C and Ranger D 1981 Etude comparative de deux écosystèmes forestiers feuillus et résineux dans les Ardennes primaires françaises. I. Biomasse aérienne des taillis-sous-futaie. Ann Sci. For. 38, 259-282.

Reiter H, Bittersohl J, Schierl R and Kreutzer K 1986 Einfluß von saurer Beregnung und Kalkung auf auftauschbare und gelöste Ionen im Boden. Forstwiss. Cbl. 105, 300-309.

Robinson D 1994 The responses of plants to non-uniform supplies of nutrients. New Phytol. 127, 635-674.

Roelofs J E M, Kemper A J, Houdijk A L F M and Jansen J 1985 The effect of air-borne ammonium-sulphate on *Pinus nigra* var. maritima in the Netherlands. Plant Soil 84, 45 - 56.

Rost-Siebert K 1985 Untersuchungen zur H- und Al-Toxizität an Keimpflanzen von Fichte (*Picea abies* Karst.) und Buche (*Fagus sylvatica* L.) in Lösungskultur. Berichte Forschungszentrum Waldökosysteme, Universität Göttingen 12, 1-219.

Schierl R and Kreutzer K 1989 Dolomitische Kalkung eines Fichtenbestandes auf saurer Parabraunerde: Auswirkungen auf Bodenchemie und Vegetation. Kali-Briefe (Büntehof) 19, 417-423.

Shamshuddin J, Chefauziah I and Sharifuddin H A H 1991 Effects of limestone and gypsum applications to a Malaysian Ultisol on soil solution composition and yields of maize and groundnut. Plant Soil 134, 45-52.

Staaf H, Persson T and Bertills U (Eds.) 1996 Skogsmarkskalkning. Resultat och slutsatser från Naturvårdsverkets försöksverksamhet. Naturvärdsverket rapport 4559. Tryck Gotab, Stockholm.

Trüby P 1989 Eine Titrationsmethode zur simultanen Bestimmung von H^+ und Aluminium in NH_4Cl-Bodenextrakten. Z. Pflanzenernaehr. Bodenk. 152, 297-300.

Unistat Ltd 1995 Unistat version 4.0 for Windows.

Weissen F, van Praag H J, Marechal P, Delecour F and Fracy C 1988 Les causes de dégradation sanitaire de forêts en Wallonie: le point de la situation. Bull. Soc. Roy. de Belgique 95, 57-68.

Annexe A (Paper II) : *Plant and Soil* **00**: 1-13, 1998
Reçu le 25 mai 1998 ; accepté en version révisée le 15 septembre 1998.
Repris dans cet oeuvre avec la permission de l'editeur Kluwer academic publishers.

The effect of lime and gypsum applications on a sessile oak (*Quercus petraea* (M.) Liebl.) stand at La Croix-Scaille (French Ardennes) II. Fine root dynamics.

M.R. Bakker

Abstract
Fine root distribution, quantities, dynamics and composition were studied in a sessile oak coppice stand in the French Ardennes on an acidic soil (< pH-H_2O 4.5), 1 to 5 years after lime or gypsum applications. Fine root biomass and length increased and specific root length decreased after lime or gypsum treatments. The treatment responses were strongest four to five years after the applications, but the tendencies after one year were similar. The effects were pronounced in the top 15 cm but also at 30-45 cm four to five years after liming. The latter effect suggests an indirect positive feedback from the aerial parts of the trees into the deeper soil layers. Sequential sampling for two years revealed large differences in total fine root length between the years, and also indicated that fine root turnover was lower after liming or gypsum applications than in the control. This seemed to be related to a lower fine root mortality and higher longevity rather than to increased fine root production. The improved nutrient status of the fine roots corroborates this and coincides with improved foliar nutrition and tree growth. Moderate doses of lime and gypsum appeared effective in enhancing root system uptake function, resulting in increased above ground growth.

Key-words: fine root biomass, fine root dynamics, fine root length, gypsum, lime, *Quercus petraea*.

Introduction

Fine roots with the function of nutrient and water uptake can fluctuate considerably in biomass throughout the season or between years, according to site events (Persson 1983; Olsthoorn 1991). Although uptake of water and Mg (Dieffenbach *et al.* 1997) is of importance in the suberised parts of fine roots, most of the nutrient uptake seems to occur in new roots in the zone immediately behind the apex of the root tips. Hence the need for continuous renewal, as suberization and nutrient depletion around the roots occur fairly quickly (Persson 1983). Consequently, fine root parameters are useful for the evaluation of site conditions (Squire *et al.* 1978; Clemensson-Lindell and Persson 1993) and for the understanding of their role in nutrient cycles in forest ecosystems.

Fine root biomass and fine root length density are highest in the top 15 cm of mineral soil or in the litter and humus, reflecting both the better physical environment and higher nutrient availability there (Deans 1979; Vogt *et al.* 1981). Fine roots in deeper horizons are far less numerous, but can be of importance for uptake, especially in dry periods. Fine root growth is often greatest in spring and early summer (Deans 1979; Van Praag et *al.* 1988; Kummerow *et al.* 1990), but climatic events like summer drought may lead to substantial differences between seasons or years (Persson 1983; Olsthoorn 1991).

Highly acidic and poor site conditions can limit fine root growth and acidification related to excess nitrogen or Al toxicity may lead to changes in root branching, root elongation and specific root length (Rost-Siebert 1985; Matzner *et al.* 1986; Fiskesjö 1989; Kruger and Sucoff

1989; Raspe 1992). Liming can counteract these effects, but acts slowly. Gypsum is more soluble and has an effect further down into the profile, but since a larger part of the product is transported downward in soil, the effects on pH and Ca availability in the surface layers are more limited and often do not last as long as those of liming.

This study focuses on a coppiced oak (*Quercus petraea*) stand on a nutrient poor acidic brown forest soil. The soil has a loamy texture and pH-H_2O values range from 3.6 in top soil layers about 4.4 to 4.7 in subsoil layers. Base saturation is generally below 10 % and levels of exchangeable K are low and of exchangeable Ca and Mg extremely low. The effects of liming on stand growth, foliar nutrition, soil and soil solution were detailed in Part 1. The effects of liming on below-ground phytomass (biomass and necromass) and nutrient availability are discussed in this paper. The aim of this study was to determine the effects of liming on fine root biomass, length, distribution, and the development of these effects with time. The hypothesis was that both liming and gypsum treatments would increase base saturation (and percentage occupation of the CEC by Ca and Mg) with a concomittant increase in base cation concentrations in the soil solutions, stimulating fine root development, biological acitivity (mineralization) and thereby improving tree growth and nutrition. The effect of gypsum would be faster and penetrate deeper into the soil layers than that of liming, related to the higher solubility of gypsum.

Methods

Experimental treatments

Treatments consisted of a control, and additions of 1.4 $t.ha^{-1}$ CaO as $CaCO_3$ (lime), 1.4 $t.ha^{-1}$ CaO as $CaSO_4$ (gypsum) and a mix of 1.4 $t.ha^{-1}$ CaO as $CaCO_3$ (80 %) and $CaSO_4$ (20 %). The old trial (established 1990) consisted of 2 blocks with each one control, one lime (old lime), and one gypsum (old gypsum) treatment (2 replicate blocks in total). The new trial (established in 1994) consisted of two blocks with each one lime (new lime), one gypsum (new gypsum) and one mix (mix 80/20) treatment (2 replicate blocks in total). The control of the old trial was shared by the new trial. More details are to be found in Part 1. Sampling of roots was carried out in June and September 1994, March, June and September 1995 and March 1996. Thus, the root data cover two growing seasons: 1994 and 1995.

Sampling procedure

Root samples were gathered by sequential core sampling using either small soil density cylinders (Ø 6.4 cm) hammered into the soil (1994) or a soil corer (Ø 8.0 cm) in 1995 and 1996, avoiding zones with abundant vegetation and the proximity of stems of oak trees. This was done to obtain comparable samples and to facilitate processing : close to the stem rooting is often too dense and separation of other than oak roots is not always easy and costs more effort. Each profile sampled was stratified into 5 layers per core: 0-5, 5-15, 15-30, 30-45 and 45-55 cm, corresponding to the soil profile (see also part I). Due to the low rooting intensity and higher stoniness, regular sampling was limited to 45 cm and few samples were taken at 45-55 cm (for description). Roots in the litter and humus were only sampled once (September 1995) on four areas of 0.10 m^2 per treatment.

Sample processing and measurements

In the laboratory the root core samples were wet sieved with tap water through 4 and 2 mm sieves and root length was estimated by counting intersections (Tennant 1975). One series of samples per block was processed within three days. On this series length and weight of dead roots were determined to estimate the proportion of root necromass. A sub-sample of the living

fine roots was cleaned more thoroughly and handled faster. After moderate drying, a second cleaning was performed with brushes, then the roots were further dried and used for total chemical analysis. These sub-samples were pre-treated with H_2O_2 and wet-digested by 1*N* $HClO_4$ (ratio 1/20 : g of root DW / ml of perchloric acid), then the aqueous solution was analysed by ICP. Dead roots were separated from living roots using general visible criteria: resilience, brittleness, colour of bark and xylem. This was calibrated and confirmed by observations under a binocular microscope. The very fine fraction of roots (<0.5 mm) was counted on only a small number of samples. Root dry weight was assessed after drying at 105 °C to constant weight. The rest of the samples not processed immediately, were stored at +1°C for a maximum of 2-3 months until being processed.

Sample number

The number of samples needed statistically per treatment is a function of soil conditions and management history, and is site-specific (Vogt & Persson 1991). Olsthoorn (1991) used 55 core-samples for Douglas-fir for calibration and found that below 10 samples, standard error increased fairly sharply. In June 1994, 30 fine root length samples per treatment and layer were taken to calibrate the following periods. Minimum sample number within 10 % of the arithmetic mean (Millier *et al.* 1986) per treatment and layer appeared to range from 8 to 12 in nearly all cases. Therefore, from September 1994, 12 samples per treatment and per horizon were taken, comparable to the number of 10 to 13 calculated in other studies (Vogt *et al.* 1986; Olsthoorn 1991; Burke and Raynal 1994).

Correction factors

Processing fine root samples induces losses of weight and smaller parts of roots. Van Noordwijk and Floris (1979) estimated this loss to be 20 to 48 %. Therefore, in this study, five correction factors accounting for both losses and overestimates (due to pollution with soil particles), were established on the basis of a series of tests carried out in 1994 and 1995.

(1) Losses through sieveing were estimated using very fine sieves under the two regular sieves in order to collect the mud with lost fine root particles and to separate these particles from the mud by washing small fractions of the effluent very carefully. Estimates were based on samples from all soil horizons and regardless of the amount of roots in the sample, the loss appeared to be a fairly constant proportion of the total sample. Weight and length losses of this type for fine roots were in the order of just over 10 % and 26.5 % respectively (for 28 samples).

(2) Loss of weight by washing and floating and (3) loss during average storage was evaluated on 15 samples of clean fine roots obtained from a nursery experiment. Three series of five samples were subjected to different treatments; immediate drying at 105°C to constant weight, average washing (washing 2 min., floating 10 min.) and then drying at 105°C to constant weight, or average storage and washing (storage at + 1°C for in soil for an average of 1.5 months) and then drying at 105°C to constant weight. These tests revealed that the loss by pure washing and floating during normal handling time was nearly negligible, but that storage and then washing of the roots caused losses in the order of 10 % as compared to immediate handling.

(4) A correction for adhering soil particles was assessed by comparing the ash-free content of clean roots and roots of regular samples after loss on ignition up to 650°C (Vogt & Persson 1991). The difference in content was attributed to the weight of the adhering soil particles, which formed the percentage of overestimation. Overestimates of this type (based on 18

samples) appeared to be 1% of weight. (5) Counts of the occupation of apices by mycorrhizas under magnification revealed small quantities of dead root tips. Five soil samples from different depths on which dead and live roots had been separated according to normal procedure, were taken for observation under a binocular microscope and dead roots were removed from the living sample and vice versa. It appeared that the net inclusion of dead roots accounted for only 0.4 % of weight and 1.5 % of length of fine roots. Clearly, the occurrence of dead root tips was not limited to dead roots, but was also observed on parts of live roots.

Final correction terms were evaluated at + 20 % for weight of living fine roots (< 2 mm in diameter) , + 10 % for weight of dead fine roots (no storage losses accounted for as the determination of root necromass proportion was carried out upon return from the field) and + 25 % for length of both dead and living fine roots.

Data processing

Bulk values of weight and length, standardized to 10 cm layers, were converted - including the estimated correction terms - into fine root biomass (kg ha^{-1}), fine root length (10^6 m ha^{-1}), fine root density (cm cm^{-3}), and specific root length (SRL in m g^{-1} dry matter). Results after chemical analyses of root contents were calculated relative to 105° C oven-dry weights (Burke and Raynal 1994). The parameters were tested for treatment, season and soil depth effects by ANOVA, and the Student-Newman-Keuls test (Unistat 4.0) was used to separate the group means. Of the six complete data sets of both seasons, only the most representative and complete data-sets of June 1994 and September 1995 are presented. It was judged that June 1994 was better than September 1994, since number of replicates (30) was higher than that of September (12). Logically, these data compare better with data from the same season (June or September 1995) than of another season (March 1995 or 1996). Since September 1995 comprised all treatments (old and new trials entirely sampled), the data-set of September 1995 was preferred.

Calculation of fine root turnover

Estimates of fine root production in forests are generally derived from comparisons of changes between live or both live and dead fine roots, sampled periodically throughout at least 1 year (Santantonio *et al.* 1977; Keyes and Grier 1981, McClaugherty & Aber 1982; Fogel 1983; Persson 1983; Nadelhoffer *et al.* 1985), and limited sampling is considered sufficient (McClaugherty and Aber 1982; Vogt *et al.* 1986) in case of a unimodal peak of root biomass as shown for the Belgian Ardennes (Van Praag *et al.* 1988). Fine root production (P) was defined as the fine root biomass formed during the interval; mortality (M) as the dead root biomass formed during the interval; and decomposition (D) as the shift of root material to the organic matter pools. These values were calculated on the basis of all increments and decrements of both live and dead fine root matter (McClaugherty and Aber 1982). Turnover rate (Tr) was expressed as the ratio of ((P + M)/2) / (mean live pool).

Results

Fine root distribution

In the control plots about 60 % of total fine root biomass for the profile down to 55 cm, occurred in the top 15 cm with only about 7 % below 45 cm (Figure 1). Fine root matter in humus and litter layers (September 1995 data) was not taken into consideration in this figure, as it appeared negligible: 11 to 56 kg ha^{-1} with a length of 0.2 to 0.5 10^6 m ha^{-1}, corresponding to a maximum of 2% of total fine root matter.

Table 1 Fine root biomass (FRB in kg ha^{-1}), fine root length density (FRLD in cm cm^{-3}), specific root length (SRL in m g^{-1}) and fine root length (FRL in 10^6 m ha^{-1}) of Oak (Quercus petraea) in June 1994 and September 1995 (st.error in italic and significant differences on basis of ANOVA and Student-Newman-Keuls test at $p<0.05$ level indicated with different letters; statistics applied to 0-45 cm only)

		FRB		FRLD		SRL	
		June '94	Sep '95	June '94	Sep '95	June '94	Sep '95
depth cm	treatment	kg ha^{-1} n = 30	kg ha^{-1} n = 12	cm cm^{-3} n = 30	cm cm^{-3} n = 12	m g^{-1} n = 30	m g^{-1} n = 12
0-5	Control	799 *87*	990 *120*	3,22 *0,28*	1,64 *0,21*	23,5 *1,52* **a**	8,66 *0,74*
	$CaCO_3$-old	1142 *153*	987 *147*	3,32 *0,31*	2,06 *0,32*	18,1 *1,43* **b**	11,3 *1,24*
	$CaSO_4$-old	942 *67*	1283 *255* **a**	3,68 *0,20*	2,33 *0,32* **a**	20,8 *1,03*	11,3 *1,39*
	$CaCO_3$-new		572 *76* **a**		1,13 *0,13* **b**		11,4 *1,74*
	$CaSO_4$-new		653 *140*		1,38 *0,19*		12,6 *1,77*
	Mix 80/20		938 *161*		1,82 *0,22*		12,6 *1,94*
5-15	Control	1046 *105* **b**	755 *59*	1,67 *0,14* **b**	0,54 *0,06*	18,4 *1,63*	7,16 *0,54*
	$CaCO_3$-old	975 *102*	508 *87*	1,34 *0,11* **b**	0,46 *0,08*	16,2 *1,24*	9,6 *1,19*
	$CaSO_4$-old	1370 *121* **a**	642 *136*	2,25 *0,15* **a**	0,58 *0,10*	18,0 *1,23*	10,2 *0,90*
	$CaCO_3$-new		797 *136*		0,52 *0,08*		7,25 *0,99*
	$CaSO_4$-new		544 *117*		0,68 *0,16*		23,3 *11,9*
	Mix 80/20		933 *189*		0,58 *0,08*		8,69 *1,46*
15-30	Control	854 *78*	544 *118*	1,19 *0,07*	0,45 *0,07*	24,0 *1,86*	15,3 *2,35*
	$CaCO_3$-old	1093 *144*	572 *107*	1,28 *0,12*	0,51 *0,13*	22,6 *1,62*	14,4 *1,71*
	$CaSO_4$-old	1102 *209*	547 *114*	1,27 *0,09*	0,45 *0,07*	22,6 *1,85*	15,1 *1,91*
	$CaCO_3$-new		675 *165*		0,46 *0,07*		14,9 *2,42*
	$CaSO_4$-new		814 *117*		0,53 *0,07*		10,6 *1,00*
	Mix 80/20		794 *183*		0,52 *0,11*		11,0 *1,22*
30-45	Control	487 *55* **b**	224 *62* **c**	0,68 *0,04*	0,23 *0,05* **b**	26,1 *2,09* **a**	19,2 *2,45* **a**
	$CaCO_3$-old	738 *90* **a**	734 *160* **a**	0,83 *0,07*	0,56 *0,10* **a**	19,0 *1,07* **b**	13,5 *1,29*
	$CaSO_4$-old	556 *40*	413 *86* **bc**	0,82 *0,04*	0,38 *0,05*	24,8 *1,59* **a**	17,7 *2,10*
	$CaCO_3$-new		374 *73*		0,24 *0,03*		11,7 *1,52* **b**
	$CaSO_4$-new		500 *112*		0,42 *0,09*		16,8 *2,81*
	Mix 80/20		657 *99* **ab**		0,40 *0,07*		10,4 *1,53* **b**
45-55	Control	269 *162*	228 *101*	0,72 *0,41*	0,30 *0,02*	29,1 *4,16*	16,8 *8,14*
	$CaCO_3$-old	251 *84*	528 *380*	0,46 *0,10*	0,43 *0,11*	22,0 *3,83*	13,9 *8,00*
	$CaSO_4$-old	215 *116*	242 *51*	0,48 *0,19*	0,49 *0,01*	39,4 *14,8*	21,3 *4,26*
	$CaCO_3$-new		377 *217*		0,23 *0,08*		7,51 *2,25*
	$CaSO_4$-new		828 *191*		0,58 *0,09*		7,67 *2,87*
	Mix 80/20		101 *60*		0,21 *0,06*		26,2 *9,57*

	Totals:	FRB		FRL	
		kg ha^{-1}	kg ha^{-1}	10^6 m ha^{-1}	10^6 m ha^{-1}
0-55	Control	3455	2741	68,0	26.8
	$CaCO_3$-old	4199	3329	66.3	35.2
	$CaSO_4$-old	4185	3127	77.1	34.9
	$CaCO_3$-new		2795		23.6
	$CaSO_4$-new		3339		33.9
	Mix 80/20		3423		30.7

UNIVERSITÉ NANCY 1 BIBLIOTHÈQUE SCIENCES

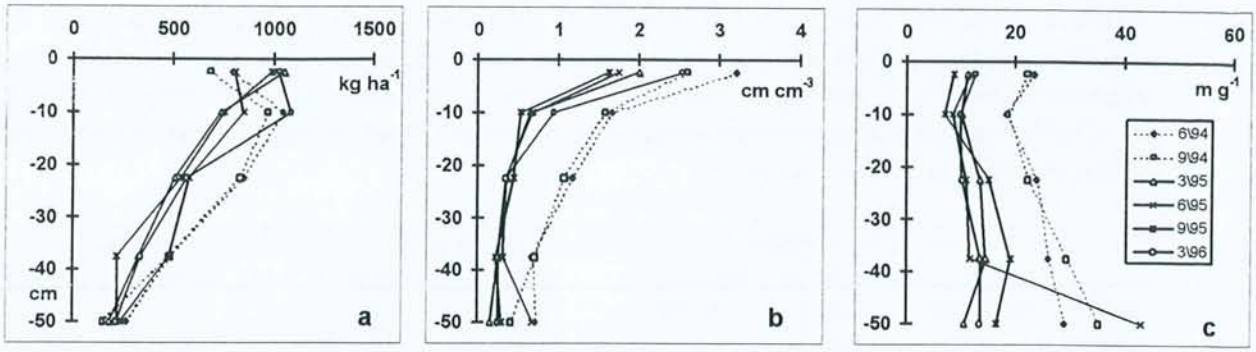


Figure 1 Distribution in the control of fine root biomass in kg ha^{-1} (a), fine root length density in cm cm^{-3} (b) and specific root length in m g^{-1} (c) through the profile for all six sampling periods (June 1994 to March 1996)

Fine root changes within and between seasons

Fine root biomass and length in the control down to 55 cm totalled 3.1 to 3.5 t ha^{-1} and 60 to 68 10^6 m ha^{-1} from June (Table 1, Figure 2) to September 1994. Total fine root biomass in March 1995, when the water-table reached sub-surface layers in some areas by the end of the winter, fell non-significantly to nearly 2.8 t ha^{-1}, whereas total fine root length showed a significant decrease and was only 28 10^6 m ha^{-1} (Figure 2). After the spring growth of 1995, total fine root biomass and length were higher in June 1995, but the mid-summer drought caused another non-significant decrease in fine roots from June to September (Table 1 and Figure 2). Finally, autumn rain and a moderate winter enabled fine root production, increasing the total fine root biomass and fine root length from September 1995 to March 1996. Specific root length (SRL) was in the order of 20-25 in 1994 for the top 30 cm, significantly increasing to 30 to 40 towards the 45-55 cm layer (Figure 1). The SRL values were significantly lower in '95 and '96 (10-15 for the upper 30 cm and 10-20 for 30-55 cm), with slight but significant increases in September 1995 in the deepest layer.

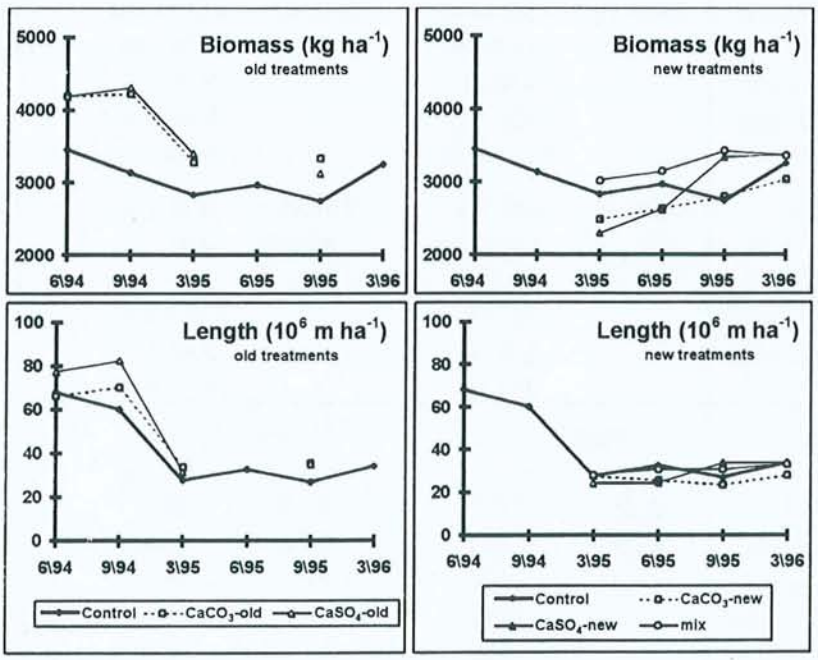


Figure 2 Total fine root biomass (kg ha^{-1}) and fine root length (10^6 m ha^{-1}) for old (left side) and new treatments (right side) from June 1994 to March 1996.

Effect of lime and gypsum on fine roots

Both lime and gypsum stimulated fine root amount four to five years after application (Table 1), although this was significant only in some layers and not in all six periods. The old lime treatment stimulated total fine root biomass and length down to 55 cm by 24 and 17 %, respectively (Figure 2), as compared to the control for the growing seasons of 1994 and 1995. Similarly, old gypsum increased both total fine root biomass and length by 23 % on average, but the gain decreased for 1995 as compared to 1994. This gain in fine root matter by the old treatments occurred mainly at two depths: at 0-5 and 30-45 cm for the limed trees and at 5-30 cm for the gypsum plots (Figure 3). In the upper 5 cm fine root biomass increased and SRL decreased in the old liming treatment as compared to the control; the old gypsum treatment showing intermediate values. For 5-30 cm, the old gypsum treatment showed a significantly higher fine root biomass and fine root length density as compared to the other treatments; this is in accordance with its higher solubility. In the subsoil 30-45 cm, only the old liming treatment showed significantly higher fine root biomass, without an increase in root length, so that SRL decreased (Figure 3). The percentage of fine root biomass below 30 cm in the old lime treatment was 24 to 38 % of the total fine root biomass, which is higher than in the control (16 to 22 %) and the old gypsum (19 to 23%) treatments.

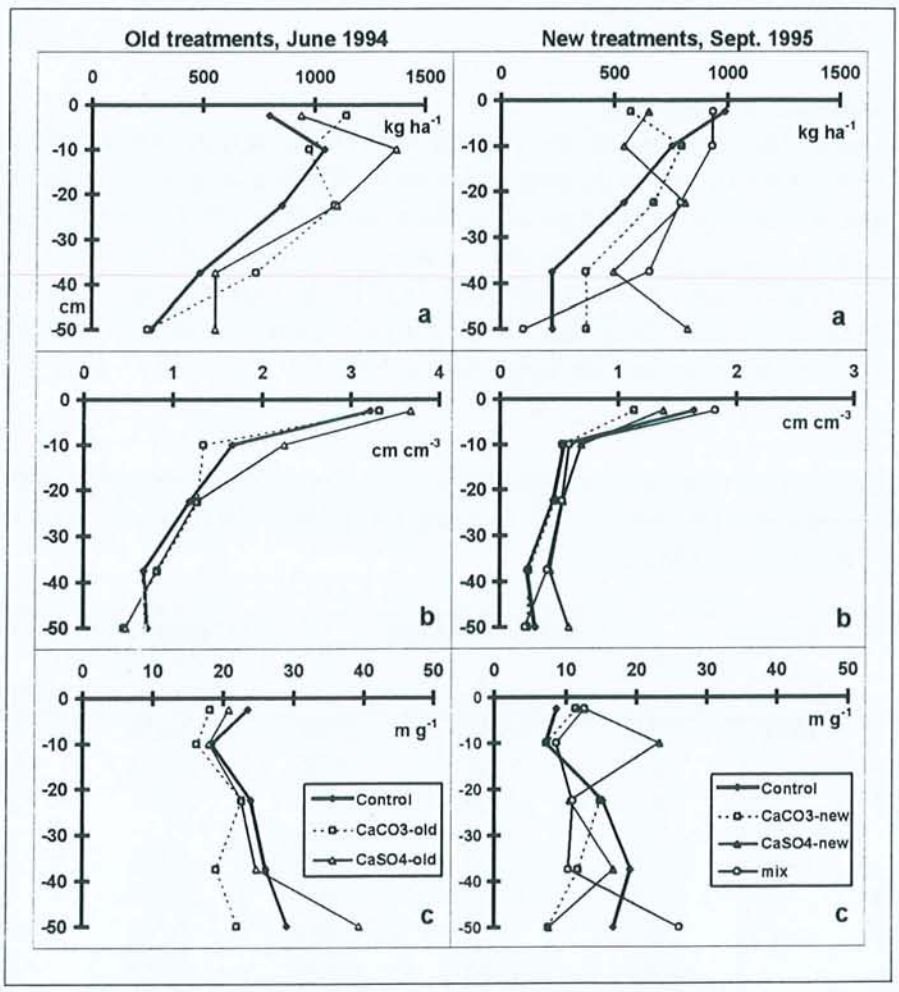


Figure 3 Fine root biomass in kg ha^{-1} (a), fine root length density in cm cm^{-3} (b) and specific root length in m g^{-1} (c) in old (4 years) and new (one year since application) treatments

Before the treatments were applied in the new trial, fine root biomass and length were similar to control values (June 1994). The initial effects of the new treatments were not significant in March 1995, but appeared to increase fine root biomass and to a lesser degree fine root length in the period March 1995 to March 1996. In September 1995 these increases, relative to the control, were between 22 to 25 % for fine root biomass and 15 to 26 % for fine root length for the new gypsum and mix 80/20, respectively. This was only significant for the mix 80/20 treatment and not for the new gypsum, whereas the new lime treatment remained unaffected. This reflects the difference in reactivity in the short term between the treatments containing more solube gypsum as compared to the liming treatment. This suggests, that more consistent and positive effects will occur in the mid-term for all new treatments, similar to the effects observed in the old trial (Figure 2 and 3).

Fine root necropools

Total fine root necromass ranges from 0.6 to 1.9 t ha^{-1} and fine root necrolength from 11 to 39 10^6 m ha^{-1}. Fine root necromass is a more or less stable proportion of total live root matter, fluctuating with time, showing no clear treatment effects between 1994-1996. Compared to live pools, the proportion of dead root matter to total phytomass was 15 to 40 %, being 25 to 55 % of total phytolength. In half of the plots live to dead ratios increased in September 1995 in the deepest horizons.

Fine root dynamics and turnover

Table 2 presents the estimates of fine root production, turnover, decomposition and turnover rate. The 1994 growing season suggests a lower mortality and turnover rate for the old liming and old gypsum treatments as compared to the control. The 1995 growing season, affected by summer drought, indicates slightly higher production figures and turnover rates for the three new treatments and again a lower turnover rate in the old treatments as compared to the control. Averaging both growing seasons, fine root production on this site ranges from 0.3 to 2.1 t.ha^{-1}.yr^{-1}, and the turnover rate from 0.24 to 0.90.

Table 2 Fine root dynamics: production (P), mortality (M) and decomposition (D) estimates and the comparison with the pool of live roots (turnover rate) by the average of P and M divided by mean live standing crop

treatment	year	Fine root dynamics			average pool of live roots	turnover rate
		P	M	D		
		kg ha^{-1} yr^{-1}	kg ha^{-1} yr^{-1}	kg ha^{-1} yr^{-1}	kg ha^{-1}	times yr^{-1}
Control	1994	1532	4252	5208	3208	0.90
$CaCO_3$-old		388	3250	2696	3752	0.48
$CaSO_4$-old		1962	2328	2850	3621	0.59
Control	1995	1576	1188	1190	2727	0.51
$CaCO_3$-old		1018	1182	986	2842	0.39
$CaSO_4$-old		286	1224	1584	3120	0.24
$CaCO_3$-new		1600	1197	1498	2572	0.54
$CaSO_4$-new		2149	1238	1335	2587	0.65
Mix		1874	1671	1972	3058	0.58

Fine root composition

Table 3 shows that the treatments significantly affected only Mn, Mg and Ca content and the Ca/Al molar ratio of the fine roots. Mean contents (g kg^{-1}) for S (1.5), P (0.6), Al (6.5) and K (3.5) and molar Mg/Al ratio (0.15) were not significantly affected by liming. P and Ca content of fine roots and the ratios Ca/Al and Mg/Al were significantly higher in the top soil and decreased with depth. whilst conversely the Al content increased significantly with depth. As can be seen in Table 3, liming essentially decreased the Mn content of fine roots, while increasing the Ca content. The differences in total mineral pools in fine roots between the treatments were greater (Table 4), since biomass acted as a multiplier. This is especially pronounced for Ca with almost twice the amount stored in the old lime plot as compared to the control, and to a lesser extent the same applies for Mg, Al and K.

Table 3 Fine root composition in g kg^{-1} of mass for the 0-45 cm layers of 1995 (3 periods) pooled (with st. error between brackets and significant differences based on ANOVA and Student-Newman-Keuls test indicated by different letters).

treatment	sample n	g kg^{-1} Mg	g kg^{-1} Ca	g kg^{-1} Mn	molar Ca/Al
Control	24	0.9 (0.1)	2.1 (0.2) **b**	0.3 (0.0) **a**	0.28 (0.05)
$CaCO_3$-new	24	0.8 (0.1) **b**	2.5 (0.2) **b**	0.2 (0.0) **b**	0.30 (0.08)
$CaCO_3$-old	16	1.0 (0.0)	3.8 (0.7) **a**	0.1 (0.0) **bc**	0.46 (0.12) **a**
$CaSO_4$-new	24	0.8 (0.0)	2.7 (0.3) **b**	0.2 (0.0) **b**	0.23 (0.03) **b**
$CaSO_4$-old	15	1.0 (0.1) **a**	2.7 (0.2) **b**	0.3 (0.0) **a**	0.35 (0.15)
Mix 80/20	24	0.9 (0.1)	2.4 (0.2) **b**	0.1 (0.0) **c**	0.29 (0.05)

Table 4 Average amount of minerals in live fine roots in kg/ha in 1995

	S	P	Mn	Mg	Al	Ca	K
Control	4.50	1.49	0.69	2.42	16.36	5.68	8.62
$CaCO_3$-old	3.78	1.31	0.24	2.73	18.02	10.40	9.85
$CaSO_4$-old	4.15	1.75	0.85	3.19	25.66	8.32	13.13
$CaCO_3$-new	4.32	1.25	0.42	1.93	18.43	6.28	8.76
$CaSO_4$-new	3.65	1.49	0.46	2.01	17.70	6.80	9.38
Mix	4.97	2.09	0.28	2.69	16.36	7.99	9.96

Discussion

Fine root distribution and total biomass

The vertical fine root distribution pattern observed in this study matches those stated generally (Meyer 1967; Vogt *et al.* 1981; Olsthoorn 1991), although some authors (Büttner and Leuschner 1994) reported a much shallower root system with half of all fine roots in the litter and humus layers in a mixed beech - oak forest on a very acid soil. Hence, the relative importance of the humus layer for fine roots in this study is rather limited. Specific root length was lowest in the 5-15 cm layer, possibly related to the fact that the 5-15 cm layer is a transition zone from the A to the B horizon (impeding easy penetration). The increasing SRL with increasing soil depth suggests either root proliferation from early spring onward (growth of small roots), or a different textural environment. In accordance with this, Makkonen (1995) differentiated fine root growth

of Scots pine per soil layer and found root amount to peak earlier at 0-10 cm (in July) than at 10-20 cm (September), indicating growth of fine roots out into the profile during the growing season. In 'cold-temperate' climates root length growth of perennial plants may occur also during the winter, provided soil is not frozen.

The total fine root biomass of this study compares fairly well with 1.45 t/ha for sessile oak and 4.09 t/ha for European beech in a mixed Oak-Beech forest (Büttner and Leuschner 1994), 6 t/ha for *Quercus robur* stand (Santantonio *et al.* 1977) and values ranging generally between 1 and 6 t/ha for several forest species or ecosystems (McClaugherty and Aber 1982; Santantonio and Hermann 1985; Van Praag et al. 1988; Burke and Raynal 1994). The much lower amount of fine root matter in the second year corresponds with observations on drought-induced summer mortality (Deans 1979; Olsthoorn 1991). This variation between the two seasons emphasizes the importance of multiple rather than single observations. The slight increases in SRL observed in the deepest layers in September 1995 is due to the period of drought in summer 1995, leading to fine root mortality in the topsoil and an increase of the fraction of fine root biomass below 30 cm (from around 15-24 % toward 16-40 %), suggesting stimulation of root growth for water uptake.

Effects of lime and gypsum on fine roots

In the short term, the effects of lime on fine root development are reported to be positive (Safford 1974; Squire *et al.* 1978; Gehrmann 1984; Rost-Siebert 1985; Murach and Schünemann 1985; Matzner *et al.* 1986; Glatzel *et al.* 1986; Persson and Ahlström 1991; Schüler and Zwick 1992; Raspe 1992; Clemensson-Lindell and Persson 1993). However, liming may induce deficiencies of other elements (K, Zn, P, B, Mg) in aerial parts of the tree due to antagonistic interactions in uptake or dilution effects on sites where the soil is already relatively poor in these elements (Glatzel *et al.* 1986; Derome 1991).

As the percentage of fine root biomass below 30 cm in this study is higher in the limed than in the control treatment, these results contradict reports of root shallowing after liming (Murach and Schünemann 1985; Hüttl and Zöttl 1993). This would suggest a sufficient downward distribution of the applied material, e.g. highly pulverized lime or more water-soluble or liquid fertilizers (Schüler and Zwick 1992; Hüttl and Zöttl 1993; Persson *et al.* 1995; Majdi and Nylund 1996), or an indirect fertilizer response (Raspe 1992). Majdi and Nylund (1996) reported that due to liquid fertilization, fine root production increased at a depth of 41-85 cm, leading to an increase in above ground production of 57%, in spite of a decline in fine root production at 0-20 cm. Raspe (1992) describes this phenomenon in terms of direct and indirect fertilizer response, eg. a direct chemotropic impulse of fine root growth by dissolution of Mg fertilizer dependent on its depth followed by an indirect root stimulation by higher photosynthetic production and translocation of assimilates. The latter would then correspond to the observed stimulation of fine root growth in deeper layers in this study.

Persson and Ahlström (1991) and Clemensson-Lindell and Persson (1993) showed an increase in fine root development for Norway Spruce and Scots pine 2 - 3 years after application of moderate doses of crushed dolomite (1.55 t ha^{-1}), and a tendency towards an increased SRL (thinner fine roots) 5-18 years after the application. However, 8 to 10 years after the application, effects of liming on fine root development decreased of disappeared in their study. Also, higher doses of lime did not enhance fine root development, and there were negative effects of liming in combination with high N deposition. Squire *et al.* (1978) postulated that reduced root elongation and thickening of fine roots may occur, resulting in an overall decrease of fine roots. In this study

the treatments seem to have no effect or a positive effect on fine root length, but a significant positive effect on fine root biomass. As a result, SRL decreased (thicker roots). Thus, the fine roots in the lime or gypsum treatments were in the thicker fraction within the size class of fine roots (< 2 mm). This suggests more storage of photosynthates and nutrients and corroborates the observation of increased longevity (lower turnover) in the liming and gypsum treatments as compared to the control. In the control, the trees need to invest more in root proliferation, developing a lot of very fine roots. Such an investment (in very fine roots) in the control plots could be related to toxic or mechanical constraints. It can also be seen as an adaptation to soil exploration. Mou *et al.* (1997) showed that fine roots adapt to local nutrient patches by producing thinner fine roots and increasing root elongation. Compared to the old treatments, the new treatments show the same tendencies, and are expected to give the same result after some years. The faster reaction of the treatments containing gypsum compared to lime only, reflects its higher solubility.

Fine root necropools

In unhealthy stands in case of root damage, the live/dead ratio may be expected lower than in healthy stands (Persson and Ahlström 1991; Clemensson-Lindell and Persson 1995; Persson *et al.* 1995). Liming is reported to increase the live/dead ratio (Matzner *et al.* 1986; Schüler and Zwick 1992) and to decrease fine root mortality (Murach and Schünemann 1985). This study featured no marked differences in live/dead root ratio between the treatments. In general, in this study, dead fine root pools were lower than live fine root pools, but in the deeper horizons where decay and mineralization processes are slower than at the soil surface, dead root pools were of the same order or even larger than live pools. In half of the plots increases in live to dead ratios were observed in September 1995 in the deepest horizons, suggesting a relationship between drought and roots exploring the soil for water.

Fine root turnover

In agreement with McClaugerty and Aber (1982) and Fogel (1983), estimates were based on all increments and decrements of fine root biomass, considering that only in case of frequent sampling statistical tests are needed to distinguish between random variations and real changes (Vogt *et al.* 1986). The estimated fine root production and turnover are in the lower range when compared with other studies. For oak species estimates ranged from 2 to 6 $t.ha^{-1}.yr^{-1}$ (Nadelhoffer *et al.* 1985; Joslin and Henderson 1987; Kummerow *et al.* 1990; Vogt *et al.* 1996). Turnover rates for deciduous species ranged from 0.8 to 2.2 (McClaugherty and Aber 1982; Nadelhoffer *et al.* 1985; Van Praag *et al.* 1988; Burke and Raynal 1994). The low values in this study can be explained at least partly by the size class of fine roots (< 2 mm compared to < 5 mm in some of the cited studies) and the limited sampling scheme, generally leading to underestimates (Kurz and Kimmins 1987; Publicover and Vogt 1993; Majdi and Nylund 1996).

Turnover rate is lower in the old lime and old gypsum treatments as compared with the control and this was more pronounced in 1994 than in 1995. Such a lower turnover rate is in agreement with the observations of Matzner *et al.* (1986) that the percentage of dead roots in ingrowth cores was only 25% in limed as compared to 60-70% in unlimed soil, indicating that longevity was higher and turnover rate lower. Murach and Schünemann (1985) found accumulation of Al in fine roots of unlimed stands, leading to unfavourable Ca/Al ratios (Cronan and Grigal 1995) in the fine roots followed by higher fine root mortality (lower longevity) in these stands. Such a high Al accumulation was hypothesized to increase root senescence and root turnover (Vogt *et al.* 1987). Eissenstat (1991) described an investment in opportunistic root growth of lower tissue density and higher specific root length on nutrient-

poor sites, to explore the soil patches rich in water and nutrients. According to his work, these fast growing small diameter roots would have a higher turnover, but they would be more successful for competition of limited resources. However, the costs of construction may be substantial. Depending on the trade-off between these extra costs and the improved accessibility of soil resources, a higher turnover can be a good adaptation for successful competition for limited soil resources. Others (Keyes and Grier 1981; Eissenstat and Yanai 1997) also observed higher fine root production on lower quality sites.

The new treatments may have a turnover rate which is slightly higher than the control treatment in 1995. This agrees well with the relative increment of fine root biomass in the new treatments (Figure 2) as a short-term response to lime-induced changes in soil fertility.

Element contents of fine roots

The mean concentrations of elements in fine roots in this study are within the range of concentrations reported (Gehrmann 1984; Murach and Schünemann 1985; Kelly and Joslin 1989; Raspe 1992; Persson *et al.* 1995; George *et al.* 1997). The effect of lime and gypsum applications on the fine root concentrations of Mn, Ca, Mg and Ca/Al ratio are comparable with those described by Safford (1974), Gehrmann (1984) and Murach and Schünemann (1985), although effects on Mg and Ca/Al ratio are significant only in few cases. Ca/Al ratios were close to the range for which a 50 % risk of Al stress is likely (Cronan and Grigal 1995) and these ratios were in general higher in the lime treatments than in the control. George *et al.* (1997) pointed out that as a response to local nutrient enrichment, fine root biomass or length increased and seemed to be better indicators of pre-existing nutrient deficiencies than increases in root nutrient concentrations.

The total mineral pools in fine roots (Table 4) are comparable with those stated by Raspe (1992), with the exception of P which was lower in this study. Safford (1974), Kelly and Joslin (1989), Vogt *et al.* (1987) report much higher mineral pools in fine roots, but this is due to the definition of 'fine roots' (including roots > 2 mm) and thus a higher root biomass. Ca/Al ratios in the fine roots increased slightly as a result of liming, but less than Ca/Al ratios in the soil solutions (see part I). This phenomenon has been described by Murach and Schünemann (1985), who suggest a stronger selectivity for Al by the acid components of the outer cell structures of fine roots. In consequence, with a lime-induced increase of fine root longevity, the Al content also increases in these fine roots, leading in time to a smaller increase of Ca/Al ratio in fine roots as compared to the soil solution. In spite of low Ca/Al molar ratios in the fine roots in the control, which occurred in the deeper soil layers throughout most of the study period, no direct root damage related to Al toxicity could be observed. However, the higher fine root mortality and turnover observed in the control treatments, leading to the formation of new roots, may obscure such visual root damage.

Conclusions

On this type of poor forest soil, the doses of lime and gypsum applied increased fine root biomass and length four to five years after its application. The initial effects follow the same trend but are less apparent one year after the application. The effects are less marked in the winter season. The difference in effect between lime and gypsum on fine roots at these doses is limited to a faster and deeper effect of the more soluble gypsum in the short term. Lime stimulated fine root growth both at 0-5 and as deep as 30-45 cm, so that vertical fine root distribution was not negatively affected. The observed increase in tree growth, suggests that this stimulation of root growth in the deeper layers is an indirect response to increased

photosynthesis. Lime and gypsum decreased the specific root length significantly four to five years after application. The tendency was the same in the new treatments. This is not due to root thickening in relation to a hostile rooting environment, but an effect of storage within these roots related to a longer longevity than in the control. Liming reduced fine root turnover rate, although it initially stimulated fine root production, leading to a higher live fine root pool. Then, fine root production, but especially mortality and turnover rate, decreased. As a consequence, root necromass was only a small proportion of total root mass and the higher amount of fine root biomass in the limed plots in the mid-term are a result of lower fine root mortality rather than higher fine root production. The effects of lime on soil and soil solution chemistry led to a concomitant amelioration of fine root composition, and thus an improved nutritional status and a stimulation of tree growth. Both the enhancement of the root system function and the size of the root system seemed to be responsible for this growth stimulation, at least in the short term.

Acknowledgements

I would like to acknowledge C. Nys and J. Ranger for their useful comments on earlier versions of this manuscript and S. Didier for his technical assistance in the field. This research was supported by grants of INRA Paris, the Dutch Ministry of Agriculture, Nature Management and Fisheries, Directorate of Science and Knowledge Dissemination, and the MEAC company.

Literature cited

Burke M K and Raynal D J 1994 Fine root growth phenology, production, and turnover in a northern hardwood forest ecosystem. Plant Soil 162, 135-146.

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

Clemensson-Lindell A and Persson H 1993 Long-term effects of liming on the fine-root standing crop of *Picea abies* and *Pinus sylvestris* in relation to chemical changes in the soil. Scand. J. For. Res. 8, 384-394.

Clemensson-Lindell A and Persson H 1995 Fine-root vitality in a Norway spruce stand subjected to various nutrient supplies. Plant Soil 168-169, 167-172.

Cronan S and Grigal D F 1995 Use of calcium/aluminum ratios as indicators of stress in forest ecosystems. J. Environ. Qual. 24: 209-226.

Deans J D 1979 Fluctuations of the soil environment and fine root growth in a young Sitka spruce plantation. Plant Soil 52, 195-208.

Derome J 1991 Effects of forest liming on the nutrient status of podzolic soils in Finland. Water Air Soil Pollut. 54, 337-350.

Dieffenbach A, Göttlein A and Matzner E 1997 In-situ soil solution chemistry in an acid forest soil as influenced by growing roots of Norway spruce (*Picea abies* [L.] Karst.) Plant Soil 192, 57-61.

Eissenstat D M 1991 On the relationship between specific root length and the rate of root proliferation: a field study using citrus rootstocks. New Phytol. 118, 63-68.

Eissenstat D M and Yanai R D 1997 The ecology of root lifespan. Adv. Ecol. Res. vol 27, 1-60.

Fiskesjö G 1989 Aluminium toxicity in root tips of *Picea abies* L. Karst., *Fagus sylvatica* L. and *Quercus robur* L. Hereditas 111, 149-157.

Fogel R 1983 Root turnover and productivity of coniferous forests. Plant Soil 71, 75-85.

Gehrmann J 1984 Einfluß von Bodenversauerung und Kalkung auf die Entwicklung von Buchenverjüngungen (*Fagus sylvatica* L.) im Wald. Berichte des Forschungszentrum Waldökosysteme/Waldsterben Göttingen, Band 1.

George E, Seith B, Schaeffer C and Marschner H 1997 Responses of Picea, Pinus and Pseudotsuga roots to heterogeneous nutrient distribution in soil. Tree Physiol. 17, 39-45.

Glatzel G, Kazda M and Sieghardt M 1986 Zur Frage der Melioration versauerter Boden aus schadstoffbelasteten Buchenwäldern durch Zufuhr von Kalk oder halbgebranntem Dolomit. Ein Gefassversuch mit Rotbuche (*Fagus sylvatica*). Z. Bodenk. Pflanzernähr. 149, 658-667.

Hüttl R F and Zöttl H W 1993 Liming as a mitigation tool in Germany's declining forests - reviewing results from former and recent trials. For Ecol. Manage. 61, 325-338.

Joslin J D and Henderson G S 1987 Organic matter and nutrients associated with fine root turnover in a white oak stand. For. Sci. 33, 330-346.

Kelly J M and Joslin J D 1989 Mass and chemical composition of roots in two second-growth Oak forests in Eastern Tennessee. For. Ecol. Manage. 27, 87-92.

Keyes M R and Grier C C 1981 Above- and below-ground net production in 40-year old Douglas-fir stands on low and high productivity sites. Can. J. For. Res. 11, 599-605.

Kruger E and Sucoff E 1989 Growth and nutrient status of *Quercus rubra* L. in response to Al and Ca. J. Exp. Bot. 40, 653-658.

Kummerow J, Kummerow M and Trabaud L 1990 Root biomass, root distribution and the fine root growth dynamics of *Quercus coccifera* L. in the garrigue of southern France. Vegetatio 87, 37-44.

Kurz W A and Kimmins J P 1987 Analysis of some sources of error in methods used to determine fine root production in forest ecosystems: a simulation approach. Can. J. For. Res. 17, 909-912.

Majdi H and Nylund J-E 1996 Does liquid fertilization affect fine root dynamics and lifespan of mycorrhizal short roots? Plant Soil 185, 305-309.

Makkonen K 1995 Seasonal variation of fine-root biomass in *Pinus sylvestris* (L) stand. In Roots, mycorrhizas and rhizosphere microbes. Eds. H-S Helmisaari, A Smolander and A Suokas. pp 89-94. The Finnish Forest Research Institute, Research papers 537.

Matzner E, Murach D and Fortmann H 1986 Soil acidity and its relationship to root growth in declining forest stands in Germany. Water Air Soil Pollut. 31, 273-282.

McClaugherty C A and Aber J D 1982 The role of fine roots in the organic matter and nitrogen budgets of two forested ecosystems. Ecology 66, 1377-1390.

Meyer F H 1967 Feinwurzelverteilung bei Waldbäumen in Abhängigkeit vom Substrat. Forstarchiv 38, 286-290.

Millier C, Nys C and Ranger J 1986 L'échantillonnage dans l'étude de la minéralomasse forestière: l'example des taillis ardennais. Ann. Sci. For. 43, 165-178.

Mou P, Mitchell R J and Jones R H 1997 Root distribution of two tree species under a heterogeneous nutrient environment. J. Applied Ecol. 34, 645-656.

Murach D and Schünemann E 1985 Reaktion der Feinwurzeln von Fichten auf Kalkungsmassnahmen. Allgemeine Forstzeitschrift 40, 1151-1154.

Nadelhoffer K J, Aber J D and Melillo J M 1985 Fine roots, net primary production, and soil nitrogen availability: a new hypothesis. Ecology 66, 1377-1390.

Noordwijk M van and Floris J 1979 Loss of dry weight during washing and storage of root samples. Plant Soil 53, 239-243.

Olsthoorn A F M 1991 Fine root density and root biomass of two Douglas-fir stands on sandy soils in the Netherlands. 1. Root biomass in early summer. Neth. J. Agric. Sci. 39, 49-60.

Persson H 1983 The distribution and productivity of fine roots in boreal forests. Plant Soil 71, 87-101.

Persson H and Ahlström K 1991 The effects of forest liming and fertilization on fine-root growth. Water Air Soil Pollut. 54, 363-375.

Persson H, Majdi H and Clemensson-Lindell A 1995 Effects of acid deposition on tree roots. Ecol. Bull. 44, 158-167.

Praag H J van, Sougnez-Remy S, Weissen F and Carletti G 1988 Root turnover in a beech and spruce stand of the Belgian Ardennes. Plant Soil 105, 87-103.

Publicover D A and Vogt K A 1993 A comparison of methods for estimating forest fine root production with respect to sources of error. Can. J. For. Res. 23, 1179-1186.

Raspe S 1992 Biomasse und Mineralstoffgehalte der Wurzeln von Fichtenbeständen (*Picea abies* Karst.) des Schwarzwaldes und Veränderungen nach Düngung. Freiburger Bodenkld. Abh. 29, 1-197.

Rost-Siebert K 1985 Untersuchungen zur H- und Al-Toxizität an Keimpflanzen von Fichte (*Picea abies* Karst.) und Buche (*Fagus sylvatica* L.) in Lösungskultur. Berichte Forschungszentrum Waldökosteme, Universität Göttingen 12, 1-219.

Safford L O 1974 Effect of fertilization on biomass and nutrient content of fine roots in a beech-birch-maple stand. Plant Soil 40, 349-363.

Santantonio D, Hermann R K and Overton W S 1977 Root biomass studies in forest eocsystems. Pedobiologia 17, 1-31.

Santantonio D Hermann R K 1985 Standing crop, production and turnover of fine roots on dry, moderate, and wet sites of mature Douglas-fir in western Oregon. Ann. Sci. For. 42, 13-142.

Schüler G and Zwick N 1992 Die Beeinflussung von Feinwurzelmasse und -vitalität eines Kiefernbestandes (*Pinus sylvestris* L.) mit unterständiger Buche (*Fagus sylvatica* L.) durch pflanzenverfügbare Elemente, sowie Veränderungen nach unterschiedlichen Kalkungsmaßnahmen. Mitt. Forst. Versuchsanstalt Rheinland-Pfalz 21, 69-98.

Squire R O, Marks G C and Craig F G 1978 Root development in a *Pinus radiata* D. Don plantation in relation to site index, fertilizing and soil bulk density. Austr. For. Res. 8, 103-114.

Tennant D 1975 A test of a modified line intersect method of estimating root length. J. Ecol. 63, 995-1001.

Vogt K A, Edmonds R L and Grier C C 1981 Seasonal changes in biomass and vertical distribution of mycorrhizal and fibrous-textured conifere fine roots in 23 and 180 years old subalpine *Abies amabilis* stands. Can. J. For. Res. 11, 223-229.

Vogt K A, Grier C C, Gower S T, Sprugel D G and Vogt D J 1986 Overestimation of net root production: a real or imaginary problem? Ecology 67, 577-579.

Vogt K A, Dahlgren R, Ugolini F, Zabowski D, Moore E E and Zasoski R 1987 Aluminium, Fe, Ca, Mg, K, Mn, Cu, Zn and P in above- and belowground biomass. II. Pools and circulation in a subalpine *Abies amabilis* stand. Biogeochemistry 4, 295-311.

Vogt K A and Persson H 1991 Measuring growth and development of roots. *In* Techniques and approaches in forest tree ecophysiology. Ed. J P Lassoie and T M Hinckley. pp 477-502. CRC Press, Boca Raton.

Vogt K A, Vogt D J, Palmiotto P A, Boon P, O'Hara J and Asbjornsen H 1996 Review of root dynamics in forest ecosystems grouped by climate, climatic forest type and species. Plant Soil 187, 159-219.

Annexe A (Paper III) : *For. Ecol. Manage.* à apparaître

Reçu 20 novembre 1997 ; accepté en version révisée le 28 octobre 1998
Repris dans cet oeuvre avec la permission de l'editeur Elsevier Science.

Fine-root parameters as indicators of sustainability of forest ecosystems

Mark R Bakker

Abstract

The potential of fine-roots as indicators of forest sustainability is discussed. In ten oak (*Quercus petraea*, *Q. robur*) trials where moderate doses of lime had been applied up to 27 years ago, the effects on soil, root and foliar chemical parameters were compared with above- and below-ground growth. The effects of liming on growth appeared positive and sustained for about 25 years after application, whereas effects on soil, root, and foliar chemical parameters only lasted for 10 to 25 years. Fine-root biomass or length appeared to be significantly increased by liming and comparable to the effects on above-ground tree growth, but were considered too time-consuming for use as indicators of ecosystem function. A combination of soil and root chemical parameters predicted fine-root mass and length best, and thus tree growth, with foliar chemical parameters being of minor importance. When this best fitting linear regression model was applied, separately for both the lime treatment and the control, the contribution of root chemical parameters in the model decreased in the lime treatment as compared to the control, while that of foliar chemical parameters increased. Consequently, root as well as soil chemical parameters appeared to be more sensitive to changes in the chemical status of the site.

In general it is recommended, that studies aiming to define useful indicators, should start with a feasibility study (e.g. comparing the utility of soil, root and foliar chemical parameters) before defining a smaller set of most sensitive parameters. For the sites examined, a combination of parameters such as fine-root Ca, Al, Mg, Ca/Al, Mg/Al, soil exchageable Ca, Al, and Mg gave a good insight into the actual uptake capacity of roots or constraints on that capacity.

key-words: fine-roots, soil chemistry, fine-root chemical contents, foliar nutrition, indicators, liming, oak, *Quercus petraea*, *Quercus robur*

Introduction:

Recently, there have been important international efforts (eg. Montreal Process 1995) to define social, economic and environmental criteria for ecologically sustainable forest management and the indicators to evaluate these criteria (Raison *et al.* 1997). However, at present, much work still needs to be carried out on the choice of proper indicators, as they are site-dependent and may vary according to the scale at which the criteria are to be evaluated.

For the purpose of forest productivity and vitality, and their relationship with soil resources, the interface between soil nutrient pools and tree roots as uptake organs to sustain above-ground growth, is of utmost importance. Foliar analysis may detect deficiencies for certain elements, but only if these deficiencies are major (Helmisaari 1997), and the element concentrations in fine-roots may be better indicators of nutritional conditions (Persson *et al.* 1995). Soil analysis can describe growth potential, especially if a proper speciation of chemical forms is carried out, distinguishing forms free for uptake from those that are bound structurally. However, uptake of Mg^{2+} or Ca^{2+} can be strongly depressed by other cations such as K^+, NH_4^+, Al^{3+} or H^+ (Raspe

1997), so that there may not be uptake of all the potentially available soil nutrients by tree roots (Rost-Siebert 1985). It is relevant to evaluate the usefulness of root parameters as indicators of growth potential and actual nutrient acquisition.

This work focuses on the soil and rooting environment. In 10 oak stands, ranging in age from 15 to 80 years, lime was applied up to 27 years ago. Generally these stands were situated on relatively poor soil substrates and showed deficiencies for one or more base cations. Consequently, it was assumed that, in terms of nutrient cycling and tree growth, these sites were unsustainable, i.e. under current forestry practice some nutrients are deficient in the nutrient balance and forest productivity is declining (Nys 1989). In this situation, liming can be seen as a 'compensation amendment' restoring the sustainability and productivity of the system, whereas the untreated control sites represent an unsustainable situation. This paper does not describe the effects of lime on soils, roots or foliage in detail. It discusses the impact of lime relative to the control in terms of its effect on soil and plant parameters that are sensitive indicators of productivity, focusing mainly on the potential use of fine-root parameters as indicators.

Material and methods:

Between June 1994 and March 1996 a total of 10 different oak (*Quercus petraea* M. Liebl. and *Q. robur* L.) sites were sampled for soil, fine-root, foliage and above ground growth parameters (Tables 1 and 2). Eight of these stands are situated in France and two are in the southeast of the Netherlands (sites 9 and 10). After a detailed study of sites 1 and 2 (Bakker 1998), it was shown that humus and litter layers contained negligible proportions of fine-roots and were not further included in this study. In the soil, soil and fine-roots were sampled with a soil corer (length 15 cm, ∅ 8.0 cm) down to a maximum of 75 cm (Tables 1 and 2) and different soil layers were separated on sampling and processed independently. Generally, this resulted in a separation into 0 to 5 cm and 5 to 15 cm layers for the first core, whereas the subsequent cores were processed entirely (15 to 30 cm etc.). Foliage was sampled in August close to the top of the crown of five dominant trees in each experiment plot and above ground tree growth was evaluated by means of diameter measurements and analysis of ring width on stem wood cores.

Table 1 Characteristics of the 10 limed oak stands

Site	Site	Species	Stand age (year)	Soil texture	Eq CaO dose (t. ha^{-1})	Time since liming (years)	Soil profile (cm)
Ardennes-old	1	Q. petraea	48	silty clay	1.4	4	0-55
Ardennes-new	2	Q. petraea	48	silty clay	1.4	1	0-55
Fontainebleau	3	Q. petraea	25	sand	1.25	25	0-75
Trembles	4	Q. petraea	76	silt	1.5	26	0-75
Gaie Mariée	5	Q. petraea	55	silt	1.5	27	0-75
Rond du May	6	Q. petraea	50	sandy silt	1.5	27	0-75
Bertranges	7	Q. petraea	24	silt	1.25	24	0-45
Tronçais	8	Q. petraea	44	silty sand	0.8	14	0-60
St. Anthonis 35c	9	Q. robur	42	sand	1.6	7	0-75
St. Anthonis 46a	10	Q. robur	15	sand	1.6	7	0-75

Soil samples were air-dried and then sieved (< 2 mm). Soils were extracted with 0.5 *M* NH_4Cl and exchangeable Al, Ca, Mg, K, Mn and Na (Trüby 1989) were determined by ICP (emission spectrometry), exchangeable acidity by automatic titration (Trüby 1989), and pH-KCl and pH-H_2O following standard procedures with KCl-electrodes. Concentrations were expressed on an oven-dried (105°C) weight basis. Prior to processing, fine-root core samples were stored for ≤ 3 months at + 1°C. The fine-roots (< 2 mm in diameter) were separated from the soil by wet

sieving over 4 and 2 mm sieves followed by short flotation to clean the roots. Dead roots were separated from living roots using general visible criteria: resilience, brittleness, colour of bark

Table 2 Soil characteristics of the 10 limed oak stands

Site	Site	CEC ($cmol_c\ kg^{-1}$) 0-5 cm	BS (%) 0-5 cm	pH-H_2O 0-5 cm	CEC ($cmol_c\ kg^{-1}$) 30-45 cm	BS (%) 30-45 cm	pH-H_2O 30-45 cm
Ardennes-old	1	7.60	14	3.99	2.43	13	4.48
Ardennes-new	2	8.20	14	3.77	3.30	9	4.39
Fontainebleau	3	7.66	100	6.36	11.07	100	7.08
Trembles	4	5.55	43	3.73	3.00	15	4.40
Gaie Mariée	5	5.45	56	3.92	4.91	20	4.47
Rond du May	6	5.03	25	3.97	3.21	11	4.44
Bertranges	7	5.75	81	4.97	-	-	-
Tronçais	8	2.13	34	4.84	2.33	41	4.72
St. Anthonis 35c	9	2.86	38	4.07	1.94	12	4.14
St. Anthonis 46a	10	4.85	28	3.74	2.85	4	4.05

and xylem (Vogt and Persson 1991), the reliability of which was confirmed by observations under a binocular microcope. Length and weight of live roots were assessed for all samples and for dead roots only on a small number of samples. Root length was estimated 'manually' by counts of intersections of roots and lines (Tennant 1975). The fine-root biomass (dry weight) was obtained by drying at 105°C to a constant weight. This 'manual' procedure for assessing root weight and length was corrected for five sources of error and these error terms appeared to be a fairly constant proportion of total weight (net loss of 20%) and length (net loss of 25%) for the manual processing method applied, regardless of the site. The five sources of error accounted for, were: losses of root particles through the sieve by washing, losses of weight by washing and floating for average handling time, losses of weight during average storing time, overestimates of weight due to incomplete cleaning, and bias related to incorrect identification of live and dead roots by verification under magnification (Bakker 1998). For the chemical analyses of foliage and live fine-roots, subsamples were pretreated with peroxide (H_2O_2), then mineralized with $HClO_4$ and analysed by ICP.

Fine-root biomass and length were expressed as kg ha^{-1} and 10^6 m ha^{-1}, respectively. They were summed as totals for the whole soil depth sampled (0-45 or 0-75 cm), so that they could be compared more directly with foliar and above ground growth data. Specific root length (SRL, m/g), soil chemical data and the chemical contents of fine-roots, were expressed separately for each layer. Means per stratum were calculated using Unistat 4.0 software (Unistat Ltd 1995). Fine-root biomass, fine-root length, specific root length, fine-root chemistry and soil chemistry parameters were tested for treatment, season and soil depth effects using ANOVA, and the Student-Newman-Keuls test was used to separate the means. For foliar and above ground growth data, treatment effects were tested using ANOVA. The effects of lime were evaluated for four groups of parameters: 1) root properties (fine-root biomass, fine-root length, specific root length, ratio live/dead of fine-roots); 2) soil chemistry (exchangeable Al, Ca, Mg, K, Mn, Na, titrable Al^{3+} and H^+, ratios of Ca/Al^{3+} and Mg/Al^{3+} , pH-H_2O and pH-KCl); 3) fine-root chemistry (total content of S, P, Mn, Mg, Al, Ca, and K and Ca/Al ratio); and 4) foliar chemistry (total content of N, S, P, Mn, Mg, Ca, and K). These effects are discussed in relation to the time since liming. After logtransformations on some of the parameters to normalize their distributions, linear regressions were calculated to illustrate the relations between the sets of parameters and the impact of lime on these relationships in order to estimate the importance of the parameters considered.

Table 3 Effects of lime as compared to the control on above-ground tree growth (average of height and diameter growth; * sign. at least at p<0.05 level), fine root biomass (FRB), fine root length (FRL), specific root length (SRL) and live/dead ratio of fine-roots (L/D) based on weight or length for the total profile (symbols indicating significant increases (+) and decreases (-) (when not significant between brackets) of values after liming)

Site nr	Above-ground growth (%)	FRB	FRL	SRL	L/D Weight	L/D Length
1	+ 39 *	+	(-)	-	+	+
2	?	(+)	-	-	-	-
3	+28 *	+	+	-	-	Same
4	+ 10 *	+	(-)	-	-	+
5	+ 12 *	(-)	+	+	-	-
6	+ 23 *	-	-	+	+	Same
7	0	+	+	-	-	-
8	+ 15 *	+	(+)	(-)	-	-
9	- 8	+	+	(-)	+	+
10	+ 32	(+)	+	+	+	+

Results

In Table 3 the effects of lime on above-ground tree growth are presented as averages of effects on heigth and diameter and the figures are expressed as the difference in growth in the limed stands as compared to those in the control stands. It was chosen to present the average effect on height and diameter growth, as height data were lacking for some sites. The 'stand age time scale' appeared far less interesting than the 'time since liming' axis, so that the latter was used throughout the presentation of the data (Figures 1 to 6). Wherever data were present for different soil layers (soil chemistry, specific root length, fine-root chemistry) without the possibility of summing these values eg. for total fine-root biomass, average values were given, one or two parameters selected or the general features were described without presenting all the data.

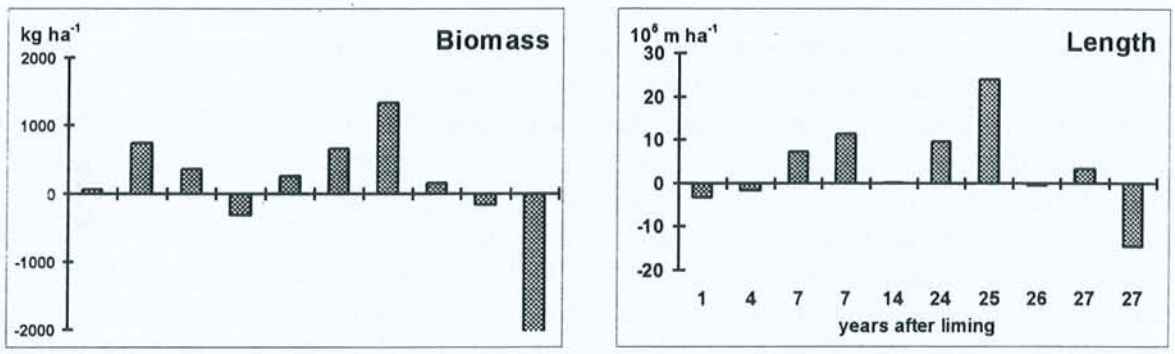


Figure 1 Lime-induced change in total fine-root biomass and length as a function of time since liming.

Effects of liming on total fine-root biomass and total fine-root length were generally positive and still detectable after 20-25 years (Figure 1; Table 3). The effect on weight seems to occur sooner after liming, than that for length. On an overall basis, specific root length decreased as a result of liming, with the exception of two older lime trials and one new lime trial. However, this depends on the soil layer (data not presented separately). Both in surface layers (0 to 15 cm) and in the deeper layers (60 to 75) an increase of SRL was observed, whereas the tendency in between (30 to 60 cm) was towards a decreased SRL. Lime-induced stimulation of fine-root growth was

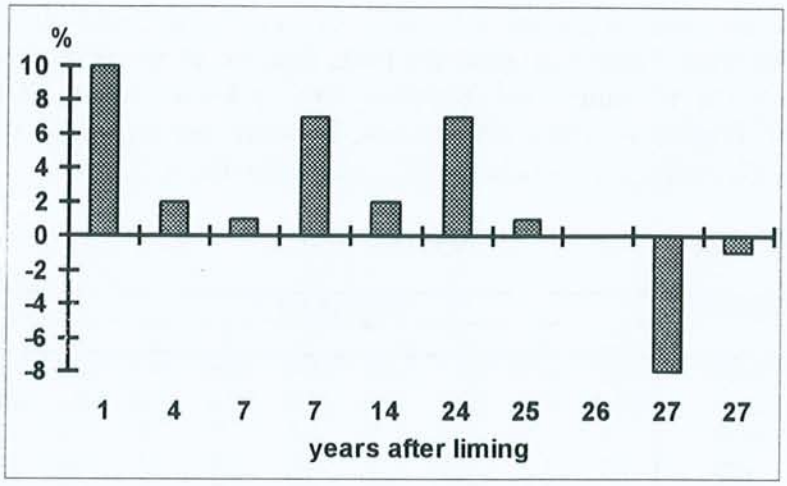


Figure 2 Lime-induced change in percentage of total profile fine-root biomass occurring below 30 cm as a function of time since liming.

greatest in the deeper layers, so that a higher percentage of fine-root mass occurred below 30 cm in the limed plots as compared to the control (Figure 2). The live/dead ratio of fine-roots based on the whole profile was increased by liming in the first few years after liming. The opposite was true in the older trials (Figure 3).

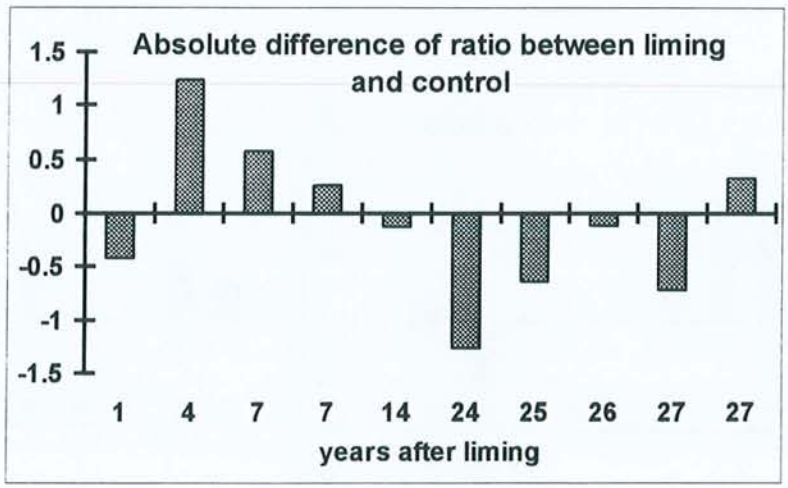


Figure 3 Lime-induced change in live/dead ratio of fine-roots (dry weight basis) as a function of time since liming.

Table 4 Effects of lime on element concentrations in soil ($cmol_c\ kg^{-1}$), fine roots ($g\ kg^{-1}$) and foliage ($g\ kg^{-1}$); data are the averages of all 10 sites for all soil layers (with standard error in brackets); in soil Al^{3+} instead of Al

Sample	Treatment	Mg	Ca	K	Mn	Al	Ca/Al	Mg/Al
Soil	Control	0.20 (0.03)	0.33 (0.04)	0.15 (0.01)	0.07 (0.01)	3.91 (0.22)	0.22 (0.05)	0.11 (0.02)
	Lime	0.22 (0.02)	0.88 (0.15)	0.13 (0.01)	0.08 (0.01)	3.11 (0.18)	1.06 (0.49)	0.22 (0.08)
Fine-root	Control	0.95 (0.04)	2.3 (0.22)	0.93 (0.06)	0.10 (0.01)	5.5 (0.36)	0.53 (0.08)	0.27 (0.03)
	Lime	0.98 (0.03)	2.6 (0.27)	0.87 (0.05)	0.10 (0.01)	5.8 (0.54)	0.63 (0.09)	0.28 (0.03)
Foliage	Control	1.6 (0.08)	6.3 (0.39)	7.6 (0.24)	2.8 (0.39)			
	Lime	1.7 (0.08)	7.6 (0.33)	7.5 (0.26)	2.4 (0.37)			

Table 4 shows the most important soil, fine-root, and foliar chemical changes presented as means of the ten sites. Table 5 presents the foliar data for all ten sites. Overall, lime increased exchangeable Ca, Ca/Al^{3+} ratio, base saturation, CEC, pH-H_2O and pH-KCl, but decreased soil Na, Al^{3+} and H^+ (Figure 4). These effects were, however, not significant on all sites, nor in all layers. Most of the changes were only significantly detectable in top soil.

Table 5 Foliar composition (g kg^{-1}) in control and limed stands (¤ = missing data)

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

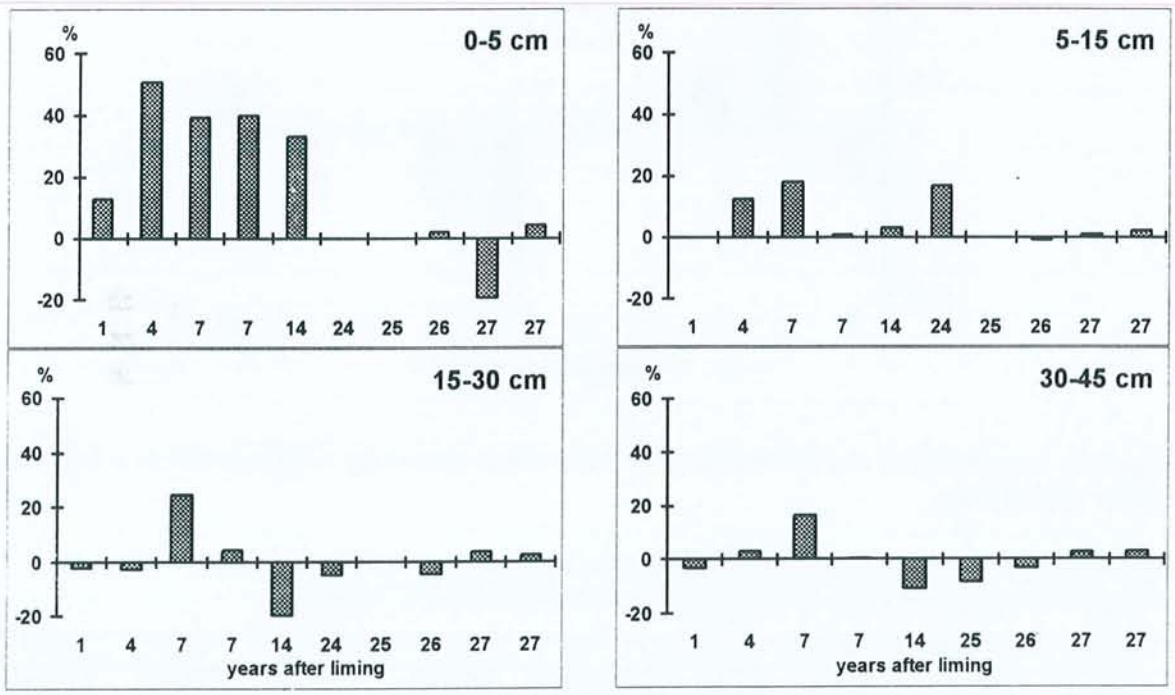


Figure 4 Lime-induced change (absolute difference) in base saturation in different soil layers as a function of time since liming.

Analysis of total fine-root content indicated that concentrations decreased in the order Al>Ca>Mg>K>S>P>Mn (5.6, 2.4, 0.97, 0.90, 0.80, 0.51 and 0.10 g kg^{-1} biomass, respectively) and these concentrations compare well with those given by Persson and Ahlström (1994). Liming had significant effects on the Ca content (2.6 versus 2.3 g kg^{-1} for liming and control, respectively), the Ca/Al molar ratio, but no significant effects on the other elements (data not further shown). Liming significantly enhanced Ca/Al ratio in most of the stands and for most of the soil profile, but was most consistent for the 15-30 cm layer (Figure 5).

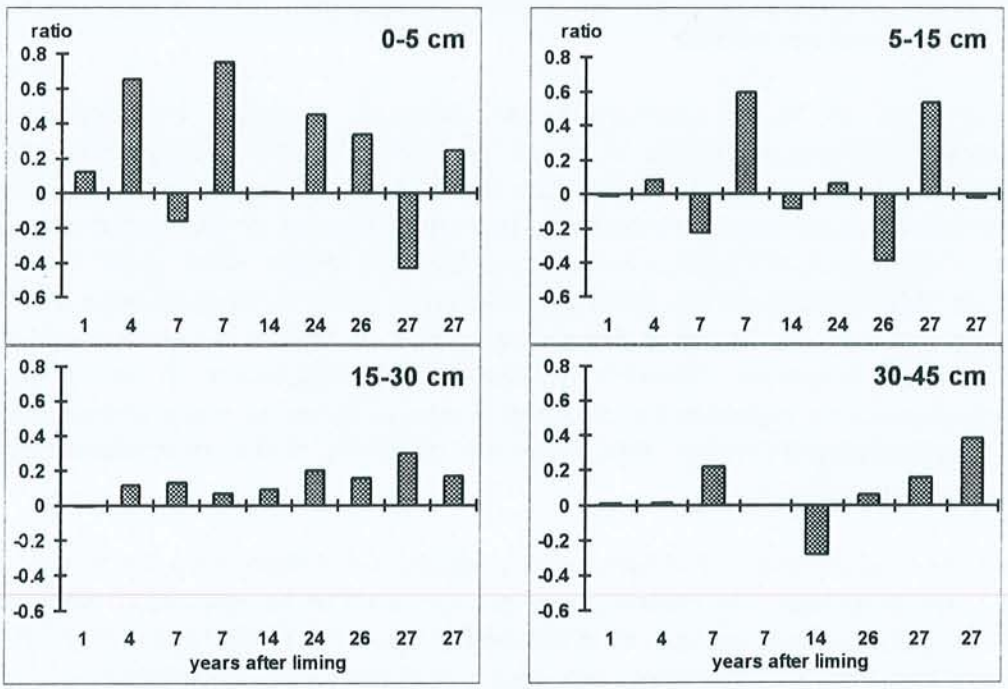


Figure 5 Lime-induced change (absolute difference) in Ca/Al molar ratio of fine- roots at four soil depths as a function of time since liming.

Foliar analysis showed that liming significantly increased foliar Ca and Mg content, and decreased foliar P and Mn content, but the latter was not significant (Table 5; Figure 6). Furthermore, liming initially decreased foliar N, but this then increased over time. The other elements (data not shown), were not significantly affected by liming.

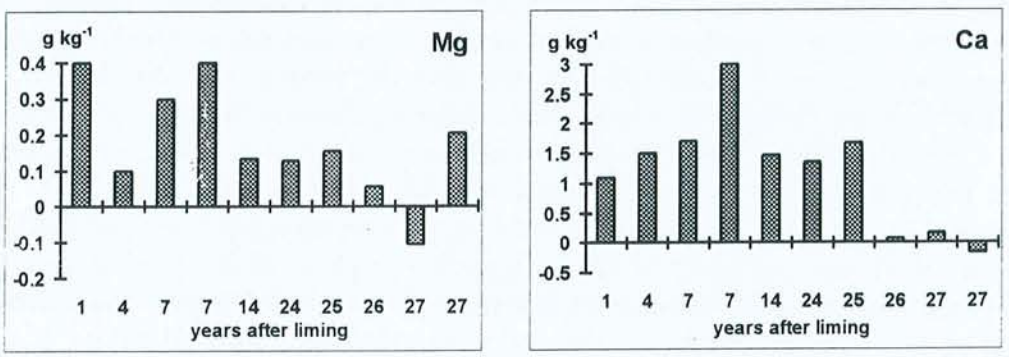


Figure 6 Lime-induced change (absolute difference) in foliar Mg and Ca content as a function of time since liming.

Discussion

Although the procedure of growth appraisal based on diameter measurements (most sites) is not as robust and sensitive as the dendrochronological method applied at Site 1, the comparison in statistical terms revealed significant increases for six sites. For Site 2 an evaluation based on diameter measurements was judged to be too early, 1 year after sampling, but growth increase is expected to be similar to that observed at site 1, since the sites are very close to each other. At Site 9 frost caused dieback of topshoots, and site 10 was not clearly interpretable when compared with the effects of other (higher) lime doses (Van den Burg 1994). So, in 6 sites (but probably 9) the effects on above-ground growth seem positive, which justifies the comparison with the other parameters studied.

For a parameter to be of relevance as an indicator, it should be scientifically sound (interpretable), sufficiently sensitive to detect the effects of forest management, and be fairly simple to apply (Raison *et al.* 1997). The data for ten sites indicate that lime has had a positive effect on above-ground tree growth. Here, this stimulation of above-ground tree growth is related to a stimulation of fine-root biomass and fine-root length, which lasted for 20-25 years after liming. Other parameters like specific root length, rooting depth distribution, live/dead ratio of fine-roots and fine-root chemistry also showed consistent responses to liming, and are thus all potentially good indicators. However, a lime-induced stimulation of tree growth is not necessarily linked to a higher fine root development as shown in many Scandinavian studies (Clemensson-Lindell and Persson 1993; Persson *et al.* 1995), so that such relationships need to be established for each site.

Assessing the total amount of fine-roots is very laborious and from this point of view cannot be used as a simple indicator. In addition, root changes need to be assessed to considerable soil depth, as liming increased root growth in the deeper layers. Also, the total amount of fine-roots present in a forest stand did not vary very clearly with the confounding effects of stand age or soil fertility. For situations where root growth is hampered by acidification of the mineral soil - e.g. a Mg or Ca deficiency - an improvement of fertility and alkalinity (by lime) may increase fine-root growth (Hüttl 1991), but more generally allocation of assimilates to fine-roots is higher at poor sites (Olsthoorn and Tiktak 1991). With N, P or S deficiency, root growth is stimulated relative to shoot growth by intensified translocation of carbohydrates (Hüttl 1991), so that a stimulation or inhibition of root growth is not, in itself, easily interpretable. Therefore, it is difficult to interprete change in fine-root amount, in isolation, in a given ecosystem.

Specific root length was related to the fine-root biomass distribution. Agreeing well with a decreased SRL ('thicker roots') at 30-60 cm, the vertical root distribution pattern was slightly altered and the relative proportion of total profile fine-root mass below 30 cm was higher in the lime treatments (Figure 2). Although SRL and also the vertical root distribution can be of interest for detecting changes at a local level - here consistently linked to above-ground tree growth - their dependence on soil texture, soil depth and water table induces considerable variation between sites or layers (Clemensson-Lindell and Persson 1993, 1995). Also, both increases in SRL, meaning the necessity to invest in root elongation for nutrient acquisition (Eissenstat 1991), and decreases in SRL, suggesting mechanical or chemical impedance and damage (Rost-Siebert), could indicate an unfavourable root environment. The practical use of SRL and vertical root distribution as indicators with absolute threshold values may, thus, be limited. Similarly to fine-root biomass and length, these data are very difficult to obtain.

The live/dead ratio of fine-roots was increased by liming during the first few years after liming, improving the low live/dead ratios of fine-roots reported for poor or acidified sites (Persson 1993). Here, liming shifted the system towards a somewhat higher live root biomass and lower necromass. This indicates that fine-roots either live longer, are decomposed faster, or both. A detailed study at site 1 and 2 (Bakker 1998) suggests that it is due to higher longevity rather than a faster turnover after liming. In agreement with this (Helmisaari 1997) described increased turnover in response to Al toxicity, and Persson *et al.* (1995) stated that additions of ammonium sulphate increased fine-root production (turnover) while decreasing the life-time of fine-roots. Fertilizers without N had the opposite effect (Persson *et al.* 1995). As a consequence, the live/dead ratio of fine-roots can be a parameter of interest for assessing the way the forest ecosystem functions.

The fine-root chemistry data showed that fine-root content differs from both soil and foliar content for several elements. This means that the overall effect of liming on the soil chemistry is found also in the two other compartments, but can be reinforced or reduced. The size of lime-induced change in concentration is larger in foliage for Mg (+) and Mn (-) than in the soil, while the changes in Ca (+), Al (-) and K(-) are greater in the soil than in foliage. K and Mn show opposite uptake patterns, K being lower in the soil after liming but present in equal concentrations in foliage and Mn being more abundant in soil after liming but lower in foliage. This reflects the difference in uptake and upward transport of the different elements and suggests preferential uptake and allocation to foliage for Mg and K; and the inverse: a retention in fine-roots of Al and Mn, or an uptake below potential (Ca). Also, crown dilution may mask smaller deficiencies that occur if only foliar nutrition is examined.

With increasing Al concentrations in soil solution, Al becomes more important in the exchange complex and competitively reduces the concentration of basic cations at the root CEC and their uptake potential (Rengel 1992). Since basic cations like Ca and Mg may alleviate Al stress, the latter is often expressed in terms of Ca/Al molar ratios in soil solution or fine-root tissue (Rost-Siebert 1985; Cronan and Grigal 1995). The fine-root Ca/Al molar ratio is potentially a good environmental indicator, reflecting Al stress. In this study, toxic Ca/Al ratios of 0.10-0.20 (Puhe *et al.* 1986; Cronan and Grigal 1995) were alleviated by liming down to a depth of 30 or even 45 cm. This Ca/Al molar ratio in the fine-roots was most markedly enhanced in the somewhat deeper layers, corresponding to the relatively 'thicker' roots there (lower SRL), sequestering less toxic Al than the finer roots in the control stands. This is interesting, as the most 'vital' fine-roots according to Ca/Al ratio are usually found in the upper organic soil due to the binding of Al to organic matter (Rost-Siebert 1985). As fine-root element concentrations often reflect concentrations of the soil solution (integrating them more or less), the evaluation of fine-root chemical parameters for several layers (separating top soil from subsoil, often more sensitive to acidification) would offer the possibility of avoiding most of the transitory seasonal effects of soil solute analysis. The Ca/Al molar ratio of fine-roots seems valuable as an indicator because it reflects uptake potential. Other potential parameters like root vitality (Clemensson-Lindell and Persson 1995) or fine-root N content (Persson *et al.* 1995) also merit consideration when evaluating ecosystem functioning, but were not within the scope of this study. It has been demonstrated that fine-root N content especially (ratios of N:cations) gives good additional information on nutrient status and mineral nutrient requirements of forest trees (Persson *et al.* 1995).

A combination of root, soil and foliar parameters predicted fine-root biomass, fine-root length and specific root length best (Table 6). Whereas total adjusted R^2 was similar for the tree root

Table 6 Linear regressions between total fine root biomass (FRB), total fine root length (FRL), mean specific root length (SRL) and root (r), soil (s) and foliar (f) composition parameters in limed and unlimed oak stands

FRB	=	$-1375 - 4154 \cdot \log Al_r - 3196 \cdot Ca/Al_r + 10168 \cdot Mg/Al_r - 3327 \cdot Mg_s + 1783 \cdot \log Ca_s - 5695 \cdot K_s + 5374 \cdot K_f - 3227 \cdot Ca_f + 18268 \cdot Mg_f$ R^2-adjusted: 0.70
FRL	=	$-114 - 93 \cdot \log Ca_r + 141 \cdot Mg/Al_r - 72 \cdot Mg_s - 9 \cdot Al_s + 36 \log Ca_s + 74 \cdot N_f - 359 \cdot P_f$ R^2-adjusted: 0.69
SRL	=	$19 - 161 \cdot Mg_r + 27 \cdot K_r + 7 \cdot Ca/Al_r + 4 \cdot \log Mn_s - 31 \cdot Mg_s + 47 \cdot Na_s + 1 \cdot Al^{3+}{}_s - 3 \cdot \log Ca/Al^{3+}{}_s + 56 \cdot Mg/Al^{3+}{}_s + 10 \cdot N_f - 89 \cdot P_f$ R^2-adjusted: 0.73

parameters tested, the contribution of the different parameters in these models differed. Root chemical parameters explained about a third of the variance for fine-root biomass and soil and foliar parameters also approximately a third. In the model for fine-root length these figures were 32, 43 and 25 %, and for specific root length 25, 58 and 17 %, respectively. When comparing these models for control and lime treatments separately, the fraction of the variance explained by root chemical parameters decreased in all three cases, while as a consequence, the contribution of foliar parameters increased. This shows that as a result of liming the root chemical parameters show the most sensitive reaction. This was confirmed by a comparison of the new versus the old lime trials (less than 20 and more than 20 years ago). In the old lime trials, where the effect of lime has become small or absent, the contribution of root variables is again much higher for all three models.

Conclusions

The above findings suggest, that it would be worthwhile investing effort in the exploration of fine-root based parameters to complement soil and foliar indicators to evaluate site conditions or sustainability (cf Clemensson-Lindell and Persson 1995). An evaluation and definition of threshold values for these parameters is required. Such studies would aid design of cost-effective monitoring approaches, and provide an important basis for interpretating temporal data. For evaluation of soil and fine-roots as indicators of sustainability, a 2-tier approach is advocated. Initially the study should sample a limited number of fine-roots down to 50 or 100 cm (depending on rooting depth), assess the live/dead ratio of these fine roots, conduct analyses of the fine-root chemistry (N, P, K, Ca, Mg, Al, Ca/Al), of foliage (N, P, K, Ca, Mg) and measure tree growth. The relationship between these parameters and forest growth should be explored so as to define the best parameters for future monitoring. This study suggests that fine-root Ca/Al (and maybe P or N) for at least one surface and one subsoil level, together with foliar Ca, Mg, P, K, and Mg are useful indicators of forest nutrition and productivity.

References

Bakker M R, Nys C and Picard J-F 1998 The effects of liming and gypsum applications on a sessile oak (*Quercus petraea* (M.) Liebl.) stand at La Croix-Scaille (French Ardennes) I. Site characteristics, soil chemistry and aerial biomass. Accepted (Plant and Soil **00**, 1-10).

Bakker M R 1998 The effects of liming and gypsum applications on a sessile oak (*Quercus petraea* (M.) Liebl.) stand at La Croix-Scaille (French Ardennes). II Fine root dynamics. Accepted (Plant and Soil **00**, 1-13).

Burg J van den (1994) Verslag van het landelijk bemestingsonderzoek in bossen 1986 t/m 1991. Deelrapport 4. De effecten van bekalking op vitaliteitskenmerken en groei van zes opstanden

in de boswachterij St. Anthonis (1988 t/m 1991). IBN-rapport 104, Instituut voor Bos- en Natuuronderzoek, Wageningen. 89 pp.

Clemensson-Lindell A and Persson H 1993 Long-term effects of liming on the fine-root standing crop of *Picea abies* and *Pinus sylvestris* in relation to chemical changes in the soil. Scand. J. For. Res. 8, 384-394.

Clemensson-Lindell A and Persson H 1995 Fine-root vitality in a Norway spruce stand subjected to various nutrient supplies. Plant and Soil 168-169, 167-172.

Cronan C S and Grigal D F 1995 Use of calcium/aluminium ratios as indicators of stress in forest ecosystems. J. Environ. Qual. 24, 209-226.

Eissenstat D M 1991 On the relationship between specific root length and the rate of root proliferation: a field study using citrus rootstocks. New Phytol. 118, 63-68.

Helmisaari H-S 1997 Vitality of trees and forest ecosystems - concepts and criteria. In: F Andersson, F Braekke and L Hallbäcken (Eds.) Imbalanced forest nutrition - vitality measures. A SNS-project 1993-1996. Final and work report, Section of Systems Ecology, Swedish University of Agricultural Sciences. p 158-175.

Hüttl R F 1991 Die Nährelementversorgung geschädigter Wälder in Europa und Nordamerika. Freib. Bodenkl. Abh. 28. University of Freiburg, Germany. 440 p.

Nys C 1989 Fertilisation, dépérissement et production de l'épicéa commun (*Picea abies*) dans les Ardennes. Revue Forestière Française 41, 336-347.

Olsthoorn A F M and Tiktak A 1991 Fine root density and root biomass of two Douglas-fir stands on sandy soils in the Netherlands. 2. Periodicity of fine root growht and estimation of belowground carbon allocation. Neth. J. Agr. Sci. 39, 61-77.

Persson H 1993 Factors affecting fine root dynamics of trees. Suo 43, 163-172.

Persson H and Ahlström K 1994 The effects of alkalizing compounds on fine-root growth in a Norway spruce stand in southwest Sweden. J. Environ. Sci. Health, A29(4), 803-820.

Persson H, Majdi H and Clemensson-Lindell A 1995 Effects of acid deposition on tree roots. Ecol. Bull. 44, 158-167.

Puhe J, Persson H and Börjesson I 1986 Wurzelwachstum und Wurzelschäden in Skandinavischen Nadelwäldern. Allg. Forst. Zeitschr. 20, 488-492.

Raison R J, McCormack R J, Cork S J, Ryan P J and McKenzie N J 1997 Scientific issues in the assessment of ecologically sustainable forest management, with special reference to the use of indicators. In: E P Bachelard and A G Brown (Eds.) Preparing for the 21st Century: proceedings of the 4th Joint Conference of the Institute of Foresters of Australia and the New Zealand Institute of Forestry, 21-24 April 1997, Canberra ACT Australia.

Raspe S 1997 Fine root development. In: R F Hüttl and W Schaaf. Magnesium deficiency in forest ecosystems. Kluwer Academic Publishers. p 309-332.

Rengel Z 1992 Role of calcium in aluminium toxicity. New Phytol. 121, 499-513.

Rost-Siebert K 1985 Untersuchungen zur H- und Al-Toxizität an Keimpflanzen von Fichte (*Picea abies* Karst.) und Buche (*Fagus sylvatica* L.) in Lösungskultur. Berichte Forschungszentrum Waldökosteme, Universität Göttingen 12, 1-219.

Tennant D 1975 A test of a modified line intersect method of estimating root length. J. Ecol. 63, 995-1001.

Trüby P 1989 Eine Titrationsmethode zur simultanen Bestimmung von H^+ und Aluminium in NH_4Cl-bodenextrakten. Z. Pflanzenernähr. Bodenk. 152, 297-300.

Unistat Ltd 1995. Unistat Version 4 for Windows. London, UK.

Vogt K A and Persson H 1991 Measuring growth and development of roots. *In* Techniques and approaches in forest tree ecophysiology. Ed. J P Lassoie and T M Hinckley. pp 477-501. Boca Raton.

Annexe A (Paper IV) : à soumettre aux Annales des Sciences Forestières

Fine roots and mineral nutrition of Oak in response to lime-induced differences in site fertility

M R Bakker et C Nys

Abstract

Fine roots are a function of both site fertility and the demand of trees for uptake to support growth. Differences between sites may lead either to changes in amount or functioning of fine roots. This study focuses on the effects of liming on site fertility. The objectives are to evaluate what the effects of these lime-induced differences in site-fertility are on fine roots and mineral nutrition. Lime was applied in ten oak (*Quercus petraea* and *Q. robur*) stands, 2 to 27 years before fine root core sampling. All sites but one were situated on acidic soils with low base saturation. They showed deficient nutrient levels according to soil exchangeable nutrient pool, fine root- and foliar composition. Results indicate a higher fine root biomass in the limed stands with a concomitant increase in above-ground standing crop. Fine root distribution was enhanced both in top-soil and in deeper horizons. Overall fertility and nutrition were improved by the lime applications for Ca and Mg. However, the poor nutrition of K and P in a part of the stands was not improved and the higher fine root development may be an adaptation to low levels of these elements. As a conclusion this suggests that liming in moderate doses on acidic sites showing nutrient deficiencies may stimulate the absorbing capacity of the tree root system by enlarging fine root standing crop and thereby improve mineral nutrition and stand growth, but one should keep in mind that resolving a deficiency for some elements may be less favorable for others.

key-words: fine roots, liming, mineral nutrition, *Quercus*, soil

Introduction

For the purpose of evaluating forest productivity, vitality, and soil resources, the interface between soil nutrient pools and tree roots as uptake organs to sustain above-ground growth, is of utmost importance. A sufficient level of nutrient resources in the soil (in plant-available form or liberated by weathering) is needed to ensure a sustained productivity and vitality of the forest stands. Uptake of Mg^{2+} or Ca^{2+} can be strongly depressed by other cations such as K^{+}, NH_4^{+}, Al^{3+} or H^{+} (Raspe 1997), so that due to this antagonistic uptake not all of the potentially available soil nutrients are actually accessible to tree roots (Rost-Siebert 1985). Further, allocation of nutrients to the canopy often is preferential relative to allocation of nutrients to the roots, so that fine roots can be good indicators of nutritional conditions (Persson *et al.* 1995). They can be very useful as stress indicators at an early stage (Vogt *et al.* 1993) before major deficiences can be detected at foliar level (Helmisaari 1997). Ten oak stands situated on poor acidic forest soils were included in this study. They featured deficiencies for one or more nutrients (amongst which in general Ca). Lime as a 'compensation amendment' was expected to increase fertility and productivity of these stands. In a previous paper (Bakker 1998) the effects of liming on soil chemistry, element concentrations in roots and foliage, fine root development and stand growth were described. Here the focus is more on general site fertility and nutrition. The objective of this paper is to: « Determine the lime-induced changes in soil fertility and total mineral nutrition and their relation with fine root development ».

Materials and methods

Between June 1994 and March 1996 a total of 10 different sites with Oak (*Quercus petraea* and *Q. robur*) were sampled for soil-, fine root-, foliage- and above ground growth parameters. For two of the trials, sampling was sequential over a 21 month period. Eight of the trials are situated in France and two in the southeast of the Netherlands (site 9 and 10). Soil and fine roots were sampled by soil coring down to 75 cm at maximum (Table 1). Foliage was sampled in August close to the top of the crown of five dominant trees per experimental plot and above ground tree growth was evaluated by means of height, Dbh and analyses of ring width on wood cores.

Table 1 Site characteristics of 10 limed oak stands

site nr	age of stand yr	year since liming	soil profile cm	eq CaO dose t. ha^{-1}	Quercus species	soil texture	BS % 0-5 cm	pH-H_2O 0-5 cm	BS % 30-45 cm	pH-H_2O 30-45 cm
1	c. 48	4	0-55	1.4	petraea	silty clay	13.9	3.99	12.8	4.48
2	c. 48	1	0-55	1.4	petraea	silty clay	14.1	3.77	8.5	4.39
3	25	25	0-75	1.25	petraea	sand	100	6.36	100	7.08
4	c. 76	26	0-75	1.5	petraea	silt	42.9	3.73	15.0	4.40
5	c. 55	27	0-75	1.5	petraea	silt	55.6	3.92	20.2	4.47
6	c. 50	27	0-75	1.5	petraea	sandy silt	24.7	3.97	10.9	4.44
7	24	24	0-45	1.25	petraea	silt	80.9	4.97	-	-
8	44	14	0-60	0.8	petraea	silty sand	33.8	4.84	40.8	4.72
9	42	7	0-75	1.6	robur	sand	38.1	4.07	12.4	4.14
10	15	7	0-75	1.6	robur	sand	27.8	3.74	4.2	4.05

1 = Croix-Scaille ancient; 2 = Croix-Scaille recent; 3 = Fontainebleau; 4 = Trembles; 5 = Gaie Mariée; 6 = Rond du May; 7 = Bertranges; 8 = Tronçais; 9 = St. Anthonis 35c ; 10 = St. Anthonis 46a.

Soil samples were air-dried and then sieved at 2 mm. 0.5 *M* NH_4Cl-exchangeable Al, Ca, Mg, K, Mn and Na (Trüby 1989) were determined by ICP (emission spectrometry), exchangeable acidity by automatic titration (Trüby 1989), and pH-KCl and pH-H_2O following standard procedures with KCl-electrodes. Concentrations were expressed at an oven-dried (105°C) weight basis. The fine roots (< 2 mm in diameter) were separated from the soil by wet sieving above a 4 and 2 mm sieve followed by short flotation to rinse the roots and root length was estimated by the line intersection method (Tennant 1975). The fine root biomass was obtained by drying at 105°C until constant weight. Correction factors for losses due to stocking, passing through the sieve and so on were established and evaluated at +20% for biomass and at +25% for length. For the chemical analyses of foliage and fine roots, subsamples were pretreated with peroxyde (H_2O_2), then mineralized with $HClO_4$ and analysed by ICP. Mycorrhizae were characterized by counting and classifying apices with ectomycorrhizae over main ectomycorrhizal morphotypes (Bakker *et al.* 1999). For more information on the methods used see also Bakker (1998).

The amounts of exchangeable nutrients in the soil were calculated by multiplying the concentration determined on soil samples by the average soil density of the layer. These soil densities were either known or estimated using general site characteristics like texture and soil density values for similar sites in the RENECOFOR sites (Brêthes & Ulrich 1997). The amounts of nutrients in fine roots were calculated by multiplying the concentrations of these nutrients in the fine roots by the mass of fine roots per soil layer, before summing these values to a hectare and profile basis. As the deepest layer was sampled only in limited number, the calculated summed values were not tested for treatment effects. In stead, treatment effects

were established by analysis of variance within individual horizons. The Student-Newman-Keuls test was used to establish significant differences between group means with Unistat 4.0 software (Unistat Ltd 1995).

Table 2 Amounts of exchangeable elements in kg ha^{-1} ; soil fertility evaluated as poor or very poor for Ca (< 600 and < 415 kg CaO ha^{-1} resp.), for Mg (< 220 and < 150 kg MgO ha^{-1} resp.), for K (< 400 and < 290 kg K_2O ha^{-1} resp.) and for P (< 760 and < 280 kg P_2O_5 ha^{-1} resp.); values are sums of the profile (* = limed stands not assessed for P) and threshold values are derived from Bonneau (1995).

site	CaO		MgO		K_2O		P_2O_5	
	Control	Liming	Control	Liming	Control	Liming	Control	Liming
1	303	1233	113	127	551	505	875	*
2	294	422	94	75	515	433	875	*
3	22440	13252	385	563	283	268	*	*
4	362	414	614	535	632	564	231	*
5	2058	1187	1691	1479	626	650	720	*
6	269	252	300	622	370	331	254	*
7	1869	1757	583	491	695	602	561	*
8	598	529	554	260	839	488	611	*
9	360	1341	78	191	108	210	324	*
10	298	701	28	81	157	165	206	*

Results

The quantities of exchangeable elements are presented in Table 2 and Figure 1. These show that the quantity of exchangeable Ca and Mg have been increased by liming, but this is noticeable only in the most recently limed stands. All together, based on individual horizons, this increase in Ca is significant for the most recently limed stands. An apparent decrease of exchangeable Ca at sites 3 and 5 is due to a lime rich layer in the the subsoil, explaining the high sum values of Ca in the control fields; in the toplayers liming increased the total amount of Ca. Effects on K were less clear; maybe that the total amount of K is slightly declining as a result of liming. Data on P were incomplete to evaluate the effect of liming. As compared with the threshold levels (Bonneau 1995)for soil fertility, 7 stands were poor or very poor in Ca, 4 stands were very poor in Mg, 4 poor or very poor in K and 6 (probably 7) poor or very poor in P. Liming improved this clearly for Ca (4 sites with a poor nutrition in Ca left after liming) and a little bit for Mg.

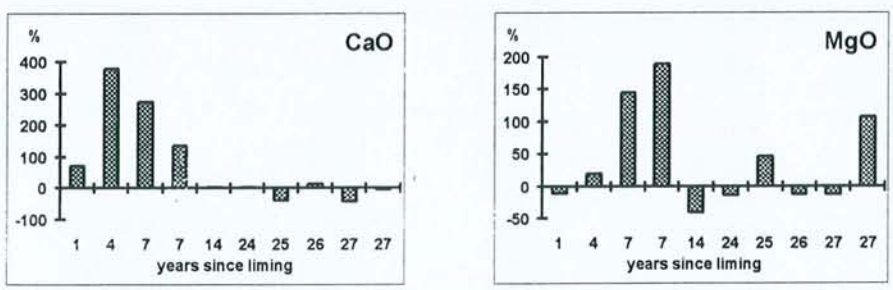


Figure 1 Lime-induced change (in %) of soil Ca or Mg (expressed in kg CaO or MgO ha^{-1} as a function of time since liming (sum of profile).

The amounts of nutrients in the fine roots are presented in Table 3. The total amount of Mg and Ca in the fine roots was increased in a general way (for 7 out of 10 sites higher values), although this failed a significant level in most stands due to the limited sample number; effects

Table 3 Total amount of four macroelements in the fine roots as a function of liming; values are sums for the total profile (kg ha^{-1})

site	Ca		Mg		K		P	
	Control	Lime	Control	Lime	Control	Lime	Control	Lime
1	14.86	11.17	4.89	5.41	5.63	6.51	2.98	1.34
2	3.65	4.47	2.49	2.53	3.46	2.95	2.15	1.89
3	29.81	57.11	3.69	5.47	1.91	7.13	0.50	0.51
4	4.77	5.36	3.44	3.52	2.80	2.80	1.43	2.15
5	4.46	7.98	3.25	3.09	2.42	2.18	1.02	1.24
6	9.69	9.20	8.08	5.94	7.98	5.08	2.90	1.89
7	5.48	9.35	2.75	4.11	1.98	2.14	1.06	1.04
8	8.53	7.80	5.08	4.79	5.08	5.11	1.79	3.44
9	11.38	16.95	4.62	5.91	3.67	3.23	4.53	5.45
10	10.94	11.18	3.41	4.28	3.07	2.69	3.44	2.98

on P and K were not conclusive. The concentrations of these elements in the fine roots showed to be increased marginally as shown by the overall mean values (± standard errors) for Ca (2.3 ±0.22 and 2.6 ±0.27 g kg^{-1} dry weight for control and liming, respectively), whereas concentrations of Mg (0.95 ±0.04 and 0.98 ±0.03), of K (0.93 ±0.03 and 0.87 ±0.05) and P (0.51 ±0.03 and 0.51 ±0.03) were not clearly affected (Bakker 1998). The root function, that is root health and thus uptake potential, may be best evaluated on the basis of Ca/Al ratio in the tissue of fine roots (Cronan and Grigal 1995; Bakker 1998); Ca/Al ratios below the threshold levels indicating potential toxicity and physiological disturbance. The parts below these thresholds in the control and lime treatments and the net effects of liming are presented in Table 4. It shows that in most of the sites fine root Ca/Al ratios occur in at least a part of the soil profile that are in the critical range (Cronan and Grigal 1995), and that liming increased this Ca/Al ratio in many soil layers.

Table 4 Fine root tissue Ca/Al molar ratios as a function of liming: presented are the soil horizons in cm where these ratios are below the general toxicity threshold levels < 0.2 and < 0.5; the treatment effects are summarized in italic in the two colums at the right (* = missing data).

site nr	part below threshold in the control		part below threshold in the lime treatment		net positive effect	net negative effect
	root Ca/Al < 0.2	root Ca/Al 0.2-0.5	root Ca/Al < 0.2	root Ca/Al 0.2-0.5	on root Ca/Al	on root Ca/Al
1	5-55	0-5	5-55	-	*0-30*	
2	5-55	0-5	5-55	0-5	*0-5*	
3	*	*	*	*	*	*
4	15-60	5-15	5-15/30-60	15-30	*15-45*	*5-15/45-60*
5	15-30/45-60	5-15/30-45	-	15-45	*0-60*	
6	15-60	5-15	45-60	5-45	*0-5/15-60*	
7	0-5	5-30	-	0-30	*0-30*	
8	-	0-45	30-45	0-30	*15-30*	*30-45*
9	30-60	5-30	45-60	5-45	*15-60*	*0-15*
10	15-60	5-15	30-60	15-30	*0-30*	

The deficiencies according to foliar analysis and foliar concentrations relative to N are presented in Table 5. It shows that according to absolute nutrient levels (Bonneau 1995; Van den Burg & Olsthoorn 1996), liming only succeeded in improving foliar nutrition out of the critical range for Ca, and more occasionally for Mg. Such a lime-induced increase in foliar Ca and Mg was shown to be consistent throughout all liming trials, only slightly lowered for the

Table 5 Deficiencies and alleviation by liming according to foliar composition thresholds (poor = < 2 % N, < 0.13% P for *petraea* and < 0.14% for *robur*, < 0.60% K, < 0.30% Ca for *petraea* and < 0.50% for *robur*, and <0.15% Mg for *petraea* and <0.16% for *robur*; based on Bonneau 1995 and on Van den Burg & Olsthoorn 1996); further expressed relative to nitrogen (100 x nutrient %DW/N % DW)

site	foliage	foliage	Ca:N		Mg:N		K:N		P:N	
nr	Control	Lime	Control	Lime	Control	Lime	Control	Lime	Control	Lime
1	Ca,Mg	Mg	12.3	18.9	3.5	4.0	31.3	31.7	6.6	5.7
2	Ca,Mg	Mg	10.8	15.1	3.5	5.0	28.2	23.2	6.2	5.8
3	Mg,P,K	P,K	37.9	46.0	7.2	7.9	27.4	28.4	4.0	3.7
4	N,P	N,P	40.3	40.7	8.4	8.7	40.6	36.2	6.0	5.2
5	N,P	P	34.2	35.1	8.7	8.2	35.3	37.3	5.2	4.8
6	Mg,N,P	P	34.9	34.1	7.3	8.4	46.1	36.3	5.2	4.9
7	N,P	P	37.6	44.4	8.6	9.3	42.1	46.2	5.9	6.1
8	-	-	33.5	40.2	7.9	8.5	40.9	40.2	6.1	7.8
9	-	-	19.9	26.0	6.8	7.8	28.8	29.9	6.4	6.4
10	P	P	26.7	41.0	9.5	11.4	33.8	31.9	6.2	5.7

sites with the greatest time lapse since liming. This picture is very similar for the values relative to nitrogen: the Ca:N and Mg:N values show the same lime-induced stimulation and consistency over time. However, for P and K, the values relative to N were less positive than were absolute foliar levels. Absolute levels showed some decrease of P level (6 sites decrease, 1 increase, 3 no effect) and no clear effect on K (5 sites increase, 5 sites decrease). The values relative to N indicated a decrease in 8 out of 10 for P:N and some changes in K:N ratios for in particularly the oldest lime trials. For one of the sites were an increase in P:N occurred, P was also supplied together with the lime treatment. Compared to the values given by Boxman *et al.* (1994), most of the values relative to N are normal (Mg:N $\geq$ 5, K:N $\geq$ 25 and P:N $\geq$ 5) or close to normal with low values at site 3 (P:N) and 1 and 2 (Mg:N).

Table 6 Ratios of root elements:foliar N (100 x nutrient % DW of root / N % DW of foliage); root element values are average values of all soil layers (standard errors in italic).

site	Ca:N		Mg:N		K:N		P:N	
	Control	Lime	Control	Lime	Control	Lime	Control	Lime
1	19.1 (*1.8*)	12.4 (*0.6*)	6.5 (*0.5*)	6.6 (*0.9*)	8.0 (*1.2*)	7.8 (*0.3*)	4.2 (*0.7*)	1.3 (*0.3*)
2	4.9 (*0.5*)	7.2 (*0.9*)	3.5 (*0.1*)	4.0 (*0.2*)	4.9 (*0.4*)	4.6 (*1.7*)	2.8 (*0.7*)	3.0 (*0.2*)
3	41.5 (*9.5*)	56.2 (*8.8*)	4.8 (*0.5*)	5.3 (*0.7*)	2.7 (*0.5*)	7.0 (*0.2*)	0.5 (*0.4*)	0.6 (*0.4*)
4	5.3 (*0.8*)	5.4 (*1.1*)	3.9 (*0.4*)	3.8 (*0.2*)	3.4 (*0.2*)	3.2 (*0.8*)	1.5 (*0.3*)	2.4 (*0.8*)
5	6.7 (*0.9*)	11.0 (*0.3*)	4.6 (*0.3*)	4.3 (*0.3*)	3.7 (*0.2*)	3.1 (*0.2*)	1.4 (*0.2*)	1.6 (*0.3*)
6	6.7 (*1.1*)	9.0 (*0.8*)	5.9 (*0.4*)	5.7 (*0.2*)	5.9 (*0.5*)	5.1 (*0.1*)	2.1 (*0.2*)	1.8 (*0.2*)
7	9.8 (*1.1*)	12.4 (*1.3*)	5.1 (*0.3*)	5.4 (*0.2*)	3.7 (*0.4*)	2.8 (*0.2*)	2.0 (*0.2*)	1.4 (*0.1*)
8	10.8 (*1.0*)	8.8 (*0.9*)	6.4 (*0.2*)	5.4 (*0.2*)	6.5 (*0.5*)	5.7 (*0.2*)	2.3 (*0.1*)	3.8 (*0.3*)
9	6.1 (*1.1*)	8.5 (*0.8*)	2.5 (*0.3*)	3.0 (*0.2*)	2.0 (*0.1*)	1.6 (*0.2*)	2.4 (*0.2*)	2.8 (*0.4*)
10	7.6 (*2.0*)	8.7 (*2.6*)	2.5 (*0.5*)	3.5 (*0.8*)	2.6 (*0.3*)	2.5 (*0.8*)	2.9 (*0.2*)	2.7 (*0.2*)

The fine root concentrations relative to foliar N are presented in Table 6, as the dataset for root N was not complete. Such a comparison of root to foliar levels might indicate early deficiency levels (Vogt *et al.* 1993). Here the values are in general positive for root Ca and Mg as compared to foliar N (increase by liming), showing no nutritional disturbances (Vogt *et al.* 1993, Boxman *et al.* 1994). The decrease in Ca:N and Mg:N ratios for site 8 perhaps is due to the fact that N was also added on that particular site. So, the effect of lime on the values of root Ca and root Mg : foliar N closely ressemble those for the ratios of foliar:foliar levels (Tab. 5). For the P:N and K:N ratios this was different (Figure 2). As can be seen in this Figure, for

the P:N ratios, the effect of liming (expressed as nutrient level relative to N) is not much affected in the fine roots (no clear tendency), but in the foliage the P:N ratios (indicated by the symbols) tend to decrease after liming. This can indicate a retention of P in the fine roots, rather than transport to the foliage, relative to N. For the K:N ratios the opposite is true: the foliar:foliar ratio is not clearly affected by liming (indicated by the symbols), while the root:foliar ratios tend to decrease. This would indicate a preferential transport to the foliage relative to N.

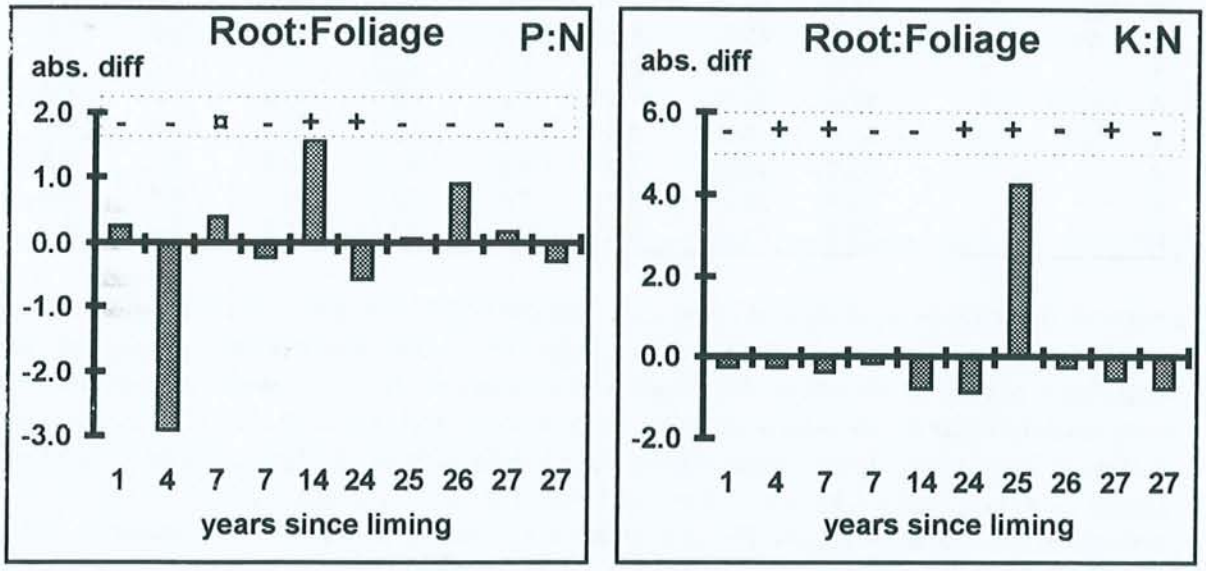


Figure 2 Lime-induced change (absolute difference) of nutrition ratios of root P and K : foliar N as a function of time since liming; the symbols in the upper part of the figure present the effects of lime on the foliar P:N and K:N nutrient ratios (+ = lime increased this value; - = lime decreased this value and ¤ = lime did not change this value).

Discussion

The adaptation of root systems to acidic soils can be achieved either by a highly efficient uptake, or utilization of nutrients or both (Marschner 1995). At poor sites allocation of assimilates to fine roots in general is higher (Olsthoorn and Tiktak 1991), for example when N, P or S are deficient (Hüttl 1991). Conversely, when subsoil acidification enhances a Mg or Ca deficiency due to imbalanced uptake, an improvement of fertility and alkalinity (by lime) may increase fine root growth (Hüttl 1991). In the ten oak stands included in this work, liming generally stimulated fine root development and stand growth and these effects were detectable at least until 20-25 years after the lime treatments (Bakker 1998). Whether this stimulation is the result of a resolved deficiency or on the contrary an investment optimizing uptake of nutrients that are most deficient (Eissenstat and Yanai 1997), depends on the general soil fertility and the way these nutrients are transported to the roots (Yin *et al.* 1991).

The soil chemical status was improved by liming, as described more in detail in a previous paper (Bakker 1998). Liming increased exchangeable Ca, Ca/Al^{3+} ratio, base saturation, CEC, pH-H_2O and pH-KCl, and inversely decreased soil Na, Al^{3+} and H^+; effects on Mg, K, S and Mn were negligible. When considering the total amount of exchangeable elements (sum of profile) as presented in Tab 2 and Fig 1, the poor availability of Ca and Mg appears to be improved the first years after liming, but availability of K (poor on 4 sites) and of P (poor on 7

sites) was not improved. Of course, observations on total P availability were incomplete, but were infered by the foliar analyses (Tab. 5).

Root health appeared to be improved by liming, as was shown by the increase of Ca/Al ratio (Cronan and Grigal 1995), a higher live/dead ratio of fine roots in the first years after liming and indications of a higher root lifespan (Bakker 1998). The Ca/Al molar ratio in the fine roots can express the ability or inability to take up nutrients, due to presence or absence of Al-stress. In this study toxic Ca/Al ratios of 0.10-0.20 (Puhe *et al.* 1986; Cronan and Grigal 1995) were alleviated by liming down to a depth of 30 or even 45 cm, and concomittantly root growth was not only stimulated in topsoil but also in the deeper layers.

So, the higher Ca availability improved fine root health, amount of fine roots, tree growth and Ca nutrition (in fine root tissue and in foliage), whereas Mg was also stimulated to a smaller extent. Effects on N nutrition were a decrease of foliar N by lime at first, followed by and increase over time. Contents of P showed a decrease in fine roots in the most recently limed plots and a general decrease in foliage. To evaluate disequilibria in nutrition, values should be expressed relative to nitrogen (Boxman *et al.* 1994) and the comparison of foliar to root levels is another means of detecting potential stress (Vogt *et al.* 1993). Changes in root concentrations may occur before those in foliage, so that fine root chemical analyses may be powerful indicators of mineral deficiencies at an early stage. These comparisons showed no nutritional desequilibria for Ca or Mg after liming (Tables 5 and 6), but in contrast indicated that P and K nutrition may become deficient in term (Tables 5 and 6, Fig. 2). P seems to be retained more in the fine roots whereas K was transported preferentially to the leaves (measured in top of the crown), suggesting that a part of the crown and the root system may be low already on K, possibly due to dilution effects.

Since Ca and Mg are less limiting now, the observed higher fine root mass after liming could be an adaptation to low P and K levels. Accidently, these are both elements that are principally transported by diffusion processes, so that an increase of the soil volume explored by fine roots is directly related with a higher access to P and K sources (Yin *et al.* 1991). In accordance with this, Ca is important for cell extension (Marschner 1995), so that a resolved deficiency for this element may explain the higher ability for fine root growth. Also, a shift of ectomorphological morphotypes towards hairy morphotypes was observed (Bakker *et al.* 1999), which can be related to the fact that mycorrhizal associations have proven to be an important adaptation to acid mineral soils with low phosphorus availability (Marschner 1995), which is the case in most of the sites.

Conclusions

In the fertility range of sites subject of this study, moderate doses of lime resulted in a higher overall site fertility and nutritional status of the fine roots and leaves of oak. However, it is possible that the higher fine root amount observed in the limed stands is not necessarily an expression of a higher longevity and improved fine root health (as indicated by higher live/dead and Ca/Al ratios of fine roots). It could also be a response to low P and K levels, as shown by low total levels of these elements in the soil and the nutrient ratios in foliage:foliage and foliage:root relative to N.

References

Bakker M R 1998 Fine-root parameters as indicators of sustainability of forest ecosystems. Accepted for For. Ecol. Manage.

Bakker M R, Garbaye J and Nys C 1999 Effect of liming on the ectomycorrhizal status of oak. Accepted for For. Ecol. Manage.

Bonneau M 1995 Fertilisation des forêts dans les pays tempérés. Théorie, bases du diagnostic, conseils pratiques, réalisations expérimentales. ENGREF, Nancy. 366 p.

Boxman A W, Cobben P L W and Roelofs J G M 1994 Does (K+Mg+Ca+P) fertilization lead to recovery of tree health in a nitrogen stressed *Quercus rubra* L. stand? Environ. Pollut. 85, 297-303.

Brêthes A and Ulrich E 1997 RENECOFOR - Caractéristiques pédologiques des 102 peuplements du réseau. Office National des Forêts, Dép. Recherches Techniques. 573 pp.

Cronan C S and Grigal D F 1995 Use of calcium/aluminium ratios as indicators of stress in forest ecosystems. J. Environ. Qual. 24, 209-226.

Eissenstat D M and Yanai R D 1997 The ecology of root lifespan. Avances in Ecological Research 27, 1-60.

Helmisaari H-S 1997 Vitality of trees and forest ecosystems - concepts and criteria. In: F Andersson, F Braekke and L Hallbäcken (Eds.) Imbalanced forest nutrition - vitality measures. A SNS-project 1993-1996. Final and work report, Section of Systems Ecology, Swedish University of Agricultural Sciences. p 158-175.

Hüttl R F 1991 Die Nährelementversorgung geschädigter Wälder in Europa und Nordamerika. Freib. Bodenkl. Abh. 28. University of Freiburg, Germany. 440 p.

Marschner, H 1995 Mineral nutrition of higher plants. 2nd ed. Academic Press, London.

Olsthoorn A F M and Tiktak A 1991 Fine root density and root biomass of two Douglas-fir stands on sandy soils in the Netherlands. 2. Periodicity of fine root growth and estimation of belowground carbon allocation. Neth. J. Agr. Sci. 39, 61-77.

Persson, H 1993 Factors affecting fine root dynamics of trees. Suo 43, 163-172.

Persson H, Majdi H and Clemensson-Lindell A 1995 Effects of acid deposition on tree roots. Ecol. Bull. 44, 158-167.

Puhe J, Persson H and Börjesson I 1986 Wurzelwachstum und Wurzelschäden in Skandinavischen Nadelwäldern. Allg. Forst. Zeitschr. 20, 488-492.

Raspe S 1997 Fine root development. In: R F Hüttl and W Schaaf. Magnesium deficiency in forest ecosystems. Kluwer Academic Publishers. p 309-332.

Rost-Siebert K 1985 Untersuchungen zur H- und Al-Toxizität an Keimpflanzen von Fichte (*Picea abies* Karst.) und Buche (*Fagus sylvatica* L.) in Lösungskultur. Berichte Forschungszentrum Waldökosteme, Universität Göttingen 12, 1-219.

Shortle W C and Smith, K T 1988 Aluminium-induced calcium deficiency syndrome in declining red spruce. Science 240, 1017-1018.

Tennant D 1975 A test of a modified line intersect method of estimating root length. J. Ecol. 63, 995-1001.

Trüby P 1989 Eine Titrationsmethode zur simultanen Bestimmung von H^+ und Aluminium in NH_4Cl-bodenextrakten. Z. Pflanzenernähr. Bodenk. 152, 297-300.

Unistat Ltd 1995 Unistat Version 4 for Windows.

Van den Burg J, Olsthoorn A F M 1996 National research project on forest fertilisation. 1985/86 - 1991-92. IBN Research Report 96/10. IBN-DLO, Wageningen, The Netherlands. 43 p.

Vogt K A, Publicover D A, Bloomfield J, Perez J M, Vogt D J and Silver W L 1993 Belowground responses as indicators of environmental change. Envir. Exp. Bot. 33, 189-205.

Yin X, Perry J A and Dixon R K 1991 Temporal changes in nutrient concentrations and contents of fine roots in a *Quercus* forest. For. Ecol. Manage. 44, 175-184.

Annexe A (paper V) : *Neth. J. Agr. Sci.* **46**: 213-226, (1998)
Reçu le 2 février 1998 ; accepté le 1 juin 1998.
Repris dans cet oeuvre avec la permission de l'éditeur en chef de *Netherlands Journal of Agricultural Science* ; veuillez-bien utiliser la référence ci-dessus en cas de citation.

Fine roots of pedunculate oak (*Quercus robur* L.) in the Netherlands seven years after liming

M.R. Bakker

Abstract

Liming of poor and acidic forest stands has often proved to improve soil chemical status, to alleviate nutritional imbalances and as a result, to improve health and growth of the forest stand. In this study, an equivalent dosis of 1.6 t ha^{-1} CaO was applied to a young and an old *Quercus robur* L. stand on acidic sandy soils in the southeast of the Netherlands. Seven years after the lime application the effects on soil and roots were intensively studied. Prior to liming, the youngest stand suffered from a deficiency in five nutrients, whereas in the older stand only two elements were inadequate. Results indicate a consistent improvement in cation availability and soil pH seven years after lime application. Regarding the roots, the two stands show a different reaction in response to liming. In the young stand, liming increased specific root length and number of apices with mycorrhizae per cm of fine root length in most of the profile, whereas in the old stand, liming stimulated fine root biomass and length, but only in the top soil. The leaf nutrient status was most improved in the youngest and poorest stand, where lime had greatest impact on the soil exploration system (roots, mycorrhizae).

Keywords: $CaCO_3$, fine root biomass, fine root length, liming, pedunculate oak, *Quercus robur* L., roots, specific root length

Introduction

Fine roots are a useful tool for the evaluation of site conditions (Clemensson-Lindell & Persson, 1993). Adverse site conditions can limit fine root growth (Rost-Siebert, 1983; Raspe, 1992), or may result in a higher allocation of total net primary production to fine roots in order to be able to fulfil the needs of the stand in terms of nutrients and water (Olsthoorn & Tiktak, 1991). Soil acidification may lead to changes in root branching, root elongation and specific root length (SRL), the ratio of length per unit root mass in m g^{-1} (Rost-Siebert, 1983; Persson & Ahlström, 1990/1991; Clemensson-Lindell & Persson, 1993) and to avoidance strategies of growing roots. After longer exposure time to severe soil acidification and serious subsoil acidification this can result in shallow root systems and low root biomass (Persson & Ahlström, 1990/1991; Marschner, 1991).

Lime and fertilizer trials were begun in the 1960's and 1970's to improve tree growth on poor sites and interest was renewed in the 1980's, when soil acidification appeared to be an imminent threat to forest vitality. Generally liming has a positive effect on soil chemical properties characterized by increases in topsoil pH, exchangeable Ca and base saturation (Derome, 1990/1991; Belkacem, 1993). Despite the improvement of soil conditions, the effects on fine root development appear to be rather site specific. Effects of liming varied depending on initial stand fertility (principally availability of Ca, Mg, K, P and N) and were time-dependent (Persson & Ahlström, 1990/1991; Hagen, 1992; Raspe, 1992). For the site studied here, Van Den Burg

(1994) did not find very clear treatment responses of soil chemical status and tree growth, but observed some improvement of the leaf nutritional status, three years after liming. A study of the fine roots of Scots pine (Hagen 1992) in the Peel region on a poor sandy soil, showed that moderate liming increased fine root biomass and fine root length density without affecting the root distribution over depth. This beneficial effect of liming was probably related to the initially poor Ca levels in the soil (Hagen, 1992).

This paper describes the effects of liming on soil chemical composition and fine root development in two stands with pedunculate oak in St.Anthonis forest, situated in the Peel region in the southeast of the Netherlands. The goals are to determine the lime-induced modifications of fine root development and to answer the questions (1) how these developped with time and (2) what the influence of stand (age) is. The present two stands had been limed seven years before sampling and have a different age (a young and an old stand).

Site description

Two lime trials were established in 1988 in a young (parcel 46a) and an old stand (35c) of pedunculate oak (*Quercus robur* L.) in the state forest of St.Anthonis in the Peel region in the southeast of the Netherlands. The stands were planted in 1980 and 1953, respectively. The mean heights of the trees prior to liming were 3.4 and 14.7 m. Both stands were on poor acidic (pH-KCl 3.3 and 3.6, respectively, for the top 25 cm) sandy soils suffering from high N deposition (67 kg ha^{-1} yr^{-1}), which was among the highest for the Netherlands. Organic matter ranged from 4.5 to 2.8 %, respectively. Prior to liming, the young stand suffered from deficiencies in N, P, Mg, Zn and Fe and the old stand had low levels of Mg and Zn (Van Den Burg, 1994).

Materials and methods

In 1988 several doses of dolokal (containing 3 % Mg) were used as lime application and were applied to the surface manually (Van Den Burg, 1994). For the present fine root study the 0 (control) and 1.6 t equivalent CaO ha^{-1} (liming) doses were selected and were sampled in early October 1995. The young and old stand have three and two replicate blocks, respectively. The samples for soil chemical composition were collected in the middle: only one sample per replicate block (in total two for the old and three for the young stand) with the objective to link the root observations with the soil chemical status. Per treatment and layer 16 samples were taken for fine roots, distributed as follows: 8 per replicate bloc for the old stand (2 blocs; plot size either 30 x 30 m or 25 x 36 m) and 6, 5, 5 per bloc for the young stand (3 blocs, plot size 20 x 20 m). Sampling was carried out throughout the whole of each single plot, not completely at random, but avoiding the immediate vicinity of the trees (not at < 2 m in the old stand and < 1 m in the young stand) and other localities considered inappropriate (for instance where soil vegetation like heather was abundant or the soil profile clearly disturbed). Both fine root and soil samples were collected using a soil corer (ø 8.0 cm, length 15 cm). The number of 16 samples per treatment and layer was based on pilot study calculations (Bakker, 1998) and was considered sufficient for the 0-5, 5-15, 15-30, 30-45, and 45-60 cm layers. This number is of the same order as those used by Vogt *et al.* (1986), Olsthoorn (1991) and Burke & Raynal (1994). For the 60-75 cm layer only two samples were taken for descriptive purposes (no effects of liming expected; low fine root density). The samples were wrapped in plastic bags and transported to the laboratory.

Soil samples were air-dried and then sieved at 2 mm. 0.5 *M* NH_4Cl-exchangeable Al, Ca, Mg, K, Mn and Na were determined by ICP (emission spectrometry), exchangeable acidity by automatic

titration, and pH-KCl and pH-H_2O on a 1:2.5 dilution basis with pH-electrodes. Concentrations were expressed on oven-dried (105 °C) weight basis. Cation Exchange Capacity (CEC) was defined as the sum of exchangeable Mn, Mg, Ca, Na, K, plus titratable Al^{3+} and H^+. Base saturation was defined as the proportion of exchangeable Mn, Mg, Ca, Na and K in relation to total CEC.

On the 16 field samples for the fine root studies the following parameters were assessed: weight and length of live roots (sample n = 16), mycorrhizae (n = 4) weight and length of dead roots, nutrient element concentrations of live fine roots and fraction very fine roots (one per replicate block, thus n = 2 or 3, respectively, for the old and the young stand). The determination of dead root matter and nutrient element concentrations was always done on samples processed between the first day on return from the field and the third day at the latest. The remainder of the samples were stored at +1 °C for a maximum of 2-3 months until being processed. All 16 root samples were wet sieved with tap water over a 4 and 2 mm sieve and root length was estimated by the line intersect method (Tennant, 1975). Root dry weight was assessed after drying at 105 °C to constant weight.

Dead roots were separated from living roots using general visible criteria: resilience, brittleness, colour of bark and xylem (Vogt & Persson, 1991). This distinction was fairly clear, as confirmed by observations under a binocular microscope, which were used to calibrate the method (Bakker, 1998). From the live fraction of the same individual sample, sub-samples were selected at random and were used for total chemical analysis. These sub-samples were further treated separately and cleaned more intensively with tapwater and small brushes. Pollution by adhering soil particles was considered of negligible importance, as both observations under magnification and one of the tests used for the corrections factors (Bakker, 1998) based on stepwise ignition up to 650 °C (Vogt & Persson, 1991) did not indicate that this would be very important. The chemical analysis consisted of digestion by hydrogen-peroxyde (H_2O_2), then $HClO_4$ and analysis by ICP. The very fine fraction of roots (<0.5 mm) was counted on only a small number of samples as it was very time consuming.

Van Noordwijk & Floris (1979) and Vogt & Persson (1991) stressed the importance of correcting for the losses occurring during processing the root samples as well as potential inclusion of soil particles into the weight calculations. Therefore, a series of tests has been established to account for the most important potential error sources. This was primarily done on basis of material from the Ardennes sites (Bakker, 1998), but it appeared from verifications on several other sites, that the correction needed, depended rather of the processing method than on the site, so that these corrections were applied also for this study. The final corrections used were + 20% for weight of live fine roots (< 2 mm in diameter), + 10% for weight of dead fine roots and + 25% for length of both dead and live fine roots. The measured values of weight and length were corrected and then converted into fine root biomass (kg ha^{-1}), fine root length (10^6 m ha^{-1}), fine root density (cm cm^{-3}), and specific root length (SRL in m g^{-1}).

Counts of apices with mycorrhizae were established on four individual samples (distributed regularly over the replications: 2, 2 for in the old stand and 2, 1, 1 in the young stand). These counts were carried out under a binocular microscope (4 x magnification) after a method developed by Voiry (1981), and a distinction was made between the main ectomycorrhizal morphotypes (Bakker & Garbaye, *in prep.*). This distinction covers two 'hairy' types (A1 and A2) having abundant mycelium, three 'smooth' types (C1, C2-Cenococcum, C2other) having no mycelium or only limited outgrowths and one intermediate type (B) having rhizomorphs

(rounded strings of hyphae together in root-like structures). Such a distinction in morphotypes is relevant, as the influence and importance for uptake by mycorrhizae may vary according to their structure (Voiry 1981, Marschner 1991).

Means are tabulated using the real sampling depth (0-5, 5-15 cm etc.) and in the figures the values corresponding to these real sampling layers are represented in the middle of each single soil layer (at -2.5, -10 cm etc.). Before statistical tests were carried out, values of weight and length were standardized to 10 cm layers in order to enable the comparison of the effect of soil depth on fine roots. For fine root length, specific root length, total number of mycorrhizae and number of mycorrhizal tips per cm of root length, as well as absolute numbers of mycorrhizal morphotypes, no transformation of the values was applied prior to statistics, as these had shown to have a fairly normal distribution. The fine root parameters biomass, length and specific root length were tested for treatment, and soil depth effects by ANOVA, and the Student-Newman-Keuls test (with the statistical package Unistat 4.0) was used to determine the significantly different soil layers. The effect of liming on the relative proportion of ectomycorrhizal morphotypes was tested after arcsinus transformation of the proportion of each morphotype (Dagnélie 1970) and the effect on absolute number ectomycorrhizal morphotypes was tested as for fine roots: by using ANOVA followed by the Student-Newman-Keuls test to separate individual different soil layers. For the other parameters (concentrations in soil and fine roots, dead root matter, very fine root fraction) similar statistical analyses seemed on forehand not appropriate due to a low sample number per layer. It was considered important, however, in order to improve the interpretation of the lime effects on fine root and mycorrhizal development, to discuss the effect of lime on these parameters also. Therefore, for these parameters the overall effect of liming was tested by ANOVA for all soil layers together, and only for soil and fine root concentrations ANOVA was carried out for individual soil layers (with low sample n) to reinforce the general interpretation.

Results

Soil

The soil chemical characteristics in October 1995, 7 years after liming, are presented in Table 1. This table shows that the effect of liming, which was limited to the organic Oh horizon in 1991 (Van Den Burg, 1994), extended to greater depths in October 1995. Although sample number was low, nevertheless, overall significant increases of Mg and Ca concentrations, base saturation, pH-H_2O and pH-KCl occurred in both stands, while H^+ concentrations significantly decreased. These changes were in the whole profile, but reached significant levels only in the top 15 cm (young stand) or 30 cm (old stand), with the exception of some pH effects occurring in the young stand at 30-60 cm. Effects on CEC, Mn, Na and K were minor and limited to some increases in the old stand in the surface layers. To illustrate the effect on CEC: the overall values in the old stand increased from 2.15 in the control to 2.81 $cmol_c\ kg^{-1}$ after liming (top 0-5 cm layer 2.88 to 5.23 $cmol_c\ kg^{-1}$, respectively). Likewise, base saturation increased from 18 to 41% on overall basis (38 to 77% in top 0-5 cm layer). In the young stand this was less proncounced: CEC increased on overall basis from 3.01 to 3.29 $cmol_c\ kg^{-1}$ (4.84 to 6.47 in top 0-5 cm layer) and base saturation from 10 to 22% on overall basis (26 to 72% in the top 0-5 cm layer).

Table 1 Soil composition: Exchangeable cations with 0.5 *M* NH_4Cl ($cmol_c\ kg^{-1}$) in a young and an old oak stand (*Quercus robur* L.) in October 1995, 7 years after application of a 1.6 t ha^{-1} equivalent CaO dosis (small a and b indicate significant differences between the control and lime treatment at $P<0.05$ for a given layer and L and C indicate significant differences on overall basis (total profile: 0-60 cm) with L=lime, C=control and ns = not significant)

Treatment	Depth	pH	pH	Mn	Mg	Ca	Na	K	H^+	Al^{3+}	Ca/Al^{3+}
	cm	H_2O	KCl	$cmol_c\ kg^{-1}$							molar
Young stand											
Control	0-5	3.74	2.59	0.01	0.19a	0.98a	0.06	0.11	2.25	1.25	0.78a
Lime	0-5	4.13	3.18	0.02	0.58b	3.58b	0.08	0.13	1.02	1.06	3.4b
Control	5-15	4.01	2.66	0	0.02	0.15a	0.01	0.04	0.83	1.35	0.11
Lime	5-15	4.03	3.14	0	0.06	0.34b	0.02	0.06	0.86	1.85	0.18
Control	15-30	3.93	3.08	0	0.01	0.15	0.01	0.04	1.04	2.46	0.06
Lime	15-30	4.04	3.34	0	0.04	0.21	0.01	0.04	0.71	2.04	0.10
Control	30-45	4.05	3.50a	0	0.01	0.07	0.01	0.03	0.70	2.03	0.03
Lime	30-45	4.27	3.83b	0	0.01	0.06	0.02	0.03	0.30	2.06	0.03
Control	45-60	4.37a	3.94a	0	0	0.02	0	0.03	0.16b	1.05	0.02
Lime	45-60	4.59b	4.14b	0	0	0.03	0	0.03	0.10a	1.09	0.03
overall effect:		L>C	L>C	ns	L>C	L>C	ns	ns	C>L	ns	L>C
Old stand											
Control	0-5	4.07	3.08	0.03a	0.17	0.77a	0.05	0.07	0.68	1.09	0.71a
Lime	0-5	4.11	3.47	0.10b	0.47	3.33b	0.11	0.05	0.35	0.82	4.1b
Control	5-15	4.00	3.41	0.01a	0.05a	0.18a	0.05	0.03	0.41	1.47	0.12
Lime	5-15	4.13	3.58	0.01b	0.12b	0.56b	0.12	0.10	0.34	1.54	0.36
Control	15-30	4.12	3.71	0.01	0.04a	0.13a	0.05a	0.03	0.26	1.51	0.09
Lime	15-30	4.40	3.94	0.01	0.12b	0.59b	0.09b	0.06	0.17	1.30	0.45
Control	30-45	4.14	3.80	0.00	0.04	0.10	0.08	0.02	0.22	1.48	0.07
Lime	30-45	4.48	3.97	0.01	0.09	0.37	0.09	0.03	0.13	1.32	0.28
Control	45-60	4.27	3.94	0.00	0.03	0.09	0.05	0.02	0.13	1.41	0.06
Lime	45-60	4.68	4.12	0.01	0.06	0.26	0.09	0.04	0.10	1.10	0.24
overall effect:		L>C	L>C	L>C	L>C	L>C	L>C	ns	C>L	ns	L>C

Fine roots

The fine root results are presented in Figure 1. With regards to the effects of liming on fine root matter and distribution, in the young stand total fine root biomass (0-75 cm) ranged from 5360 to 5046 kg ha^{-1} for control and liming, respectively, whereas these figures were 6543 and 6897 kg ha^{-1} in the old stand. Multiple comparisons (Student-Newman-Keuls interval) revealed no significant effect in the young stand, and a significant gain in fine root biomass in the top 0-5 cm (Figure 1) in the old stand. Total fine root length (0-75 cm) was between 67.2 and 78.7 $.10^6$ m ha^{-1} for the control and the lime treatment in the young stand and between 104.9 and 112.2 $.10^6$ m ha^{-1} in the old stand. No significant differences were detected in the young stand, but in the old stand liming significantly enhanced fine root length for the 0-5 cm, whereas values were significantly lower in the 45-60 cm layer after liming. Specific root length increased significantly in the top 30 cm (Figure 1) in the young stand, but no significant effects occurred in the old stand. The fractionation of the fine roots into two size classes (<0.5 mm and 0.5-2.0 mm) was carried out on only two samples per treatment and layer. The results indicate that after liming the proportion of the very fine class, based on mass data, tends to be smaller than in the control. This suggests, that fine roots in the liming treatment are on average thicker than in the control plots.

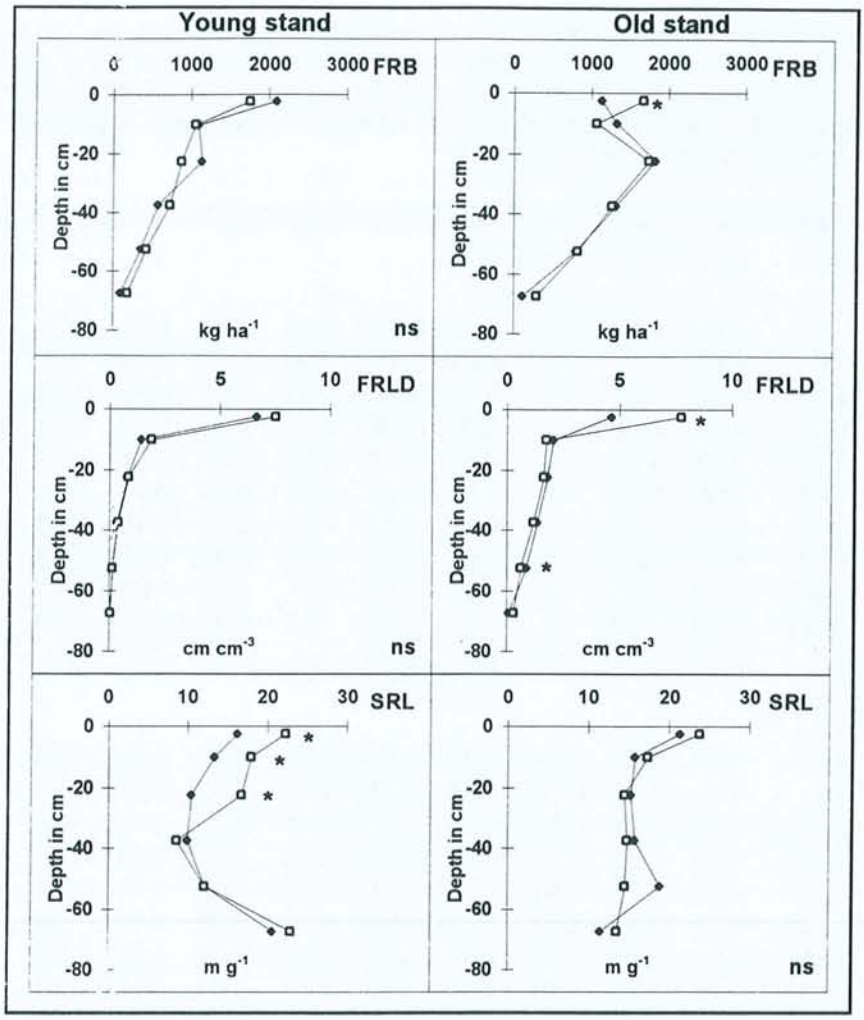


Figure 1 Vertical distribution of fine root biomass (FRB), fine root length density (FRLD), and specific root length (SRL) for the young and old stand. Mean depths of the soil layers were used to represent the values. Filled symbols are for the control and open squares for the lime treatment (sample number = 16, ns = no significant difference, * = significant for this layer at least at $p < 0.05$).

The concentration of some elements in the fine roots as presented in Table 2, was tested statistically on an overal basis (all layers lumped). Tests per layer revealed hardly any significant difference, due to the limited sample number per layer, small absolute differences in concentrations and high variation. The only significant overall effects consisted of increases of Mg (both stands) and Ca (old stand) in the fine roots. This was especially the case in the toplayers. The comparison of the figures suggests no marked effects on S, P, Mn and K concentrations in the roots after liming. The Mn values seem higher in the old stand than in young stand, which was also observed by Van den Burg (1994) for the foliage and attributed to the differences in ground water table and Mn disponibility Al concentrations seem lower in the topsoil and higher in the subsoil in the young stand, whereas in the old stand the differences are small.

Table 2 Mass mineral content (g kg^{-1}) of fine roots of oak (*Quercus robur* L.) in a young and an old stand in October 1995, 7 years after application of a 1.6 t ha^{-1} equivalent CaO dosis (small a and b indicate significant differences between the control and lime treatment at $P<0.05$ for a given layer and L and C indicate significant differences on overall basis (total profile: 0-60 cm) with L=lime, C=control and ns = not significant)

Treatment	Depth	n	S	P	Mn	Mg	Al	Ca	K	Ca/Al
Young stand										
Control	0-5	3	1.5	0.69	0.06	1.0	1.1	5.8	2.3	5.3
Lime	0-5	3	1.4	0.71	0.04	1.5	0.91	6.3	2.1	7.0
Control	5-15	3	1.3	0.68	0.02	0.74a	4.1	4.2	1.7	1.0
Lime	5-15	3	1.1	0.54	0.03	1.1b	2.4	5.6	2.2	2.3
Control	15-30	3	1.1	0.67	0.02	0.63	5.2	3.2	2.9	0.62
Lime	15-30	3	1.1	0.63	0.02	0.83	5.2	3.9	2.1	0.75
Control	30-45	3	1.0	0.61	0.01	0.47	7.3	2.0	2.1	0.27
Lime	30-45	3	1.0	0.56	0.01	0.73	9.1	2.4	2.4	0.26
Control	45-60	3	0.8	0.50	0.01	0.31	8.1	1.0	1.8	0.12
Lime	45-60	3	1.4	0.48	0.00	0.31	11.3	0.38	2.1	0.04
overall effects:			ns	ns	ns	L>C	ns	ns	ns	ns
Old stand										
Control	0-5	2	1.4	0.70	0.14	1.1a	1.1	4.9	2.0	4.5
Lime	0-5	2	1.8	0.95	0.20	1.3b	1.5	6	1.8	4.0
Control	5-15	2	1.5	0.87	0.18	1.0	3.5	4.6	2.0	1.3
Lime	5-15	2	1.3	1.2	0.27	0.92	4.4	3.6	1.7	0.82
Control	15-30	2	1.7	0.80	0.16	0.88	5.1	3.3	2.3	0.65
Lime	15-30	2	1.3	0.80	0.26	1.0	5.0	4.7	2.2	0.94
Control	30-45	2	1.4	0.62	0.13	0.65	4.9	2.6a	2.3	0.53
Lime	30-45	2	1.4	0.71	0.14	1.0	5.5	5.6b	1.8	1.0
Control	45-60	2	1.7	0.49	0.08	0.56a	6.5	1.8	2.4	0.28
Lime	45-60	2	2.1	0.44	0.06	0.83b	8.5	4.0	1.5	0.47
overall effects:			ns	ns	ns	L>C	ns	L>C	ns	ns

Dead root pools

Total fine root necromass for 0-75 cm ranged from 2906 kg ha^{-1} for the liming treatment and 3345 kg ha^{-1} for the control plots in the young stand and from 2691 to 3283 kg ha^{-1} in the old stand. Similarly, total fine dead root length ranged from 39.2 to 40.5 (liming and control plots, respectively, for the young stand) to 65.2 to 80.2 10^6 m ha^{-1} (respectively, in the old stand). Therefore, the amount of fine root necromass or -length, was consistently lower in both trials in the limed treatments as compared with the control plots. Figure 2 presents the live:dead ratio of fine root mass. It shows that the control plots seem to have a somewhat lower live:dead ratio than the lime treatment. This appears most pronounced in the old stand and only for one layer (5-15 cm) in the young stand.

Mycorrhizae

Counts of ectomycorrhizal morphotypes are presented in Figure 3. It illustrates that liming in the old stand did not significantly affect the number of mycorrhizal apices, whereas in the young stand it did. Expressed as number of apices with mycorrhizae or as number per cm root length, liming appears to enhance mycorrhizae fairly consistently down to 30 or even 45 cm in the young stand, although this is significant only at 5-15 cm for the total number of apices due to low sample number and high variation. Concerning the morphotypes, hairy types (A1-A2) seem

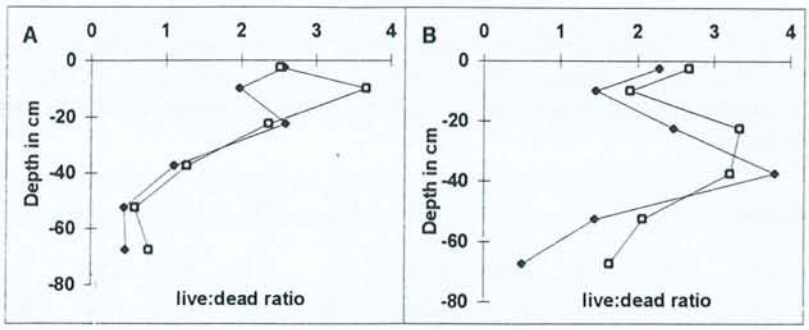


Figure 2 Live:dead ratio of fine root mass for the young (A) and the old stand (B). Mean depths of the soil layers were used to represent the values. Filled symbols are for the control and open squares for the lime treatment (sample number = 2 for the old stand and 3 for the young stand, no statistics applied).

to profit from liming in both stands (not significant increase in relative proportion but significant increase in absolute number), whereas the relative importance of the smooth types as a total (sum of C1, C2-Cenococcum and C2other) significantly decreased (only in the young stand), though not their absolute number. The stands vary between the different morphotypes, type B showing both negative (old stand) and positive (young stand) responses to liming. Furthermore, shifts from the C1 type to the C2-Cenococcum type occurred in the young stand, whereas this was absent in the old stand. Overall effects of liming on mycorrhizae will be dealt with in Bakker & Garbaye (*in prep.*).

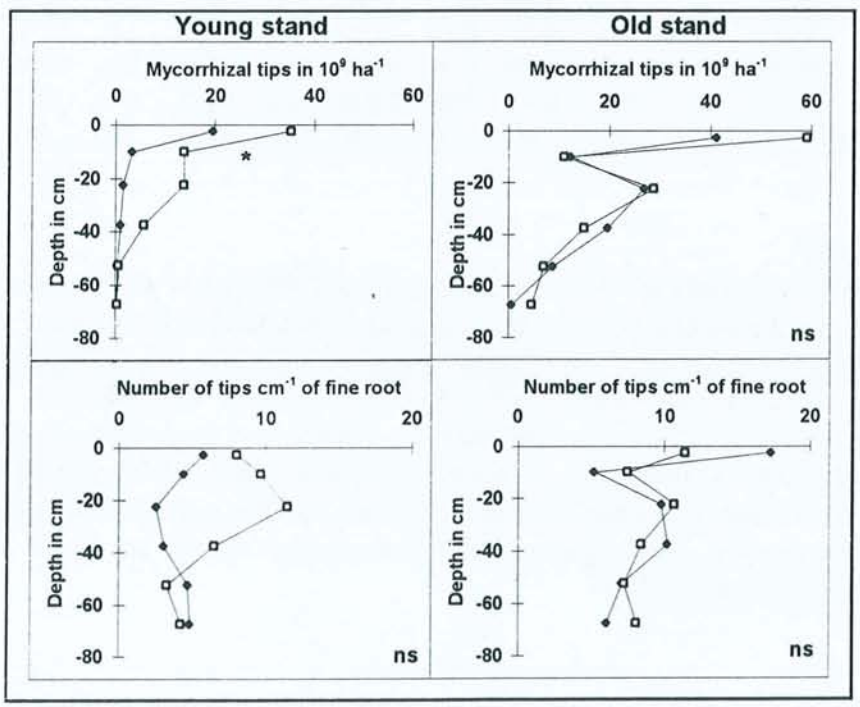


Figure 3 Number of mycorrhizal root tips per ha (upper half) and number of mycorrhizal tips per cm of fine root (lower half) for the young and the old stand. Mean depths of the soil layers were used to represent the values. Filled symbols are for the control and open squares for the lime treatment (sample number = 4, ns = no significant difference, * = significant for this layer at least at $p < 0.05$).

Discussion

Compared to the effects on the mineral horizon (0-25 cm) after three years in 1991 (Van Den Burg, 1994), arithmetical means of the 1995 data for this depth, showed that Mg and Ca concentrations were doubled for the limed plots, whereas the control plots showed slightly lower values. In general, the lime applied on topsoil had reached deeper soil horizons in 1995, 7 years after its application, as compared to 1991. This delay effect of liming probably is related to its solubility (Belkacem, 1993) and to the way the lime has been applied to the soil (dispatching manually on the top of the soil, no labouring of the soil), which avoids a too fast mineralization of the top organic layers (Van Den Burg, 1994).

The slight increase of CEC by liming was also observed in a liming experiment in the French Ardennes (Bakker *et al.*, 1998). This increase in CEC after liming or gypsum addition may be related to the pH-dependent character of the CEC (Shamshuddin *et al.*, 1991). It could also be the result of an accumulation of organic matter (Derome, 1990/91) related to a short term decrease in N-mineralization together with additions of dead plants from the forest floor, or to an interference with undissolved lime and gypsum particles. Generally, however, liming stimulates mineralization of organic matter (Hüttl & Zöttl, 1993). Here, some accumulation seems to be true for the upper 10 cm in the young stand three years after liming according to the study by De Boer *et al.* (1993) in the same stands. Although interference by undissolved lime particles in the correct measurement of the CEC can not be ruled out completely, this has been proven very unlikely in the case of the liming experiment in the French Ardennes, four years after lime application (Bakker *et al.*, 1998).

The fine root responses of the young and old stands to liming appear to be different. In the young stand, where foliar concentrations of some elements (N, P, Mg, Zn, Fe) were insufficient, low or only close to sufficient prior to liming, the tree root system response to liming was an increase in specific root length in the top 30 cm, a higher occupation by mycorrhizae and more apices with mycorrhizae per cm of fine roots in the top 30 to 45 cm, and an increase in the proportion of hairy morphotypes. As all root tips were infected by fungi, the increased number of apices with mycorrhizae per cm of fine root implies a higher fine root branching. In contrast, in the old stand where foliar concentrations were at a more acceptable level (except for Zn), a slight increase of fine root biomass and fine root length occurred after liming in the top layers, without any increase in the number of mycorrhizae. This difference may reflect the slightly more acidic soil in the young stand, which impedes stimulation of root growth, or regulates the absorption surface of the root system by allocating photosynthates to the mycorrhizae. As a result, the leaf nutrient status was most affected in the young stand, where Ca, Mg an Zn levels were significantly improved three years after liming, while Mn decreased (Van Den Burg, 1994). In the old stand the effects were similar but less pronounced.

De Boer *et al.* (1993) carried out a study on nitrogen mineralization in the same stands and found on an overall basis (both control and liming) much lower absolute N concentrations in the top 10 cm in the young stand as compared to the old stand. Liming increased net N mineralization and the relative proportion of NO_3-N in the old stand, whereas in the young stand this was not so. They explained this difference in terms of the effects of liming on bacterial biomass, which immobilized part of the nitrogen. In the young stand where a clear liming effect on net N mineralization was lacking, they expected an increase in bacterial, relative to fungal decomposition. However, the counts of mycorrhizae on root tips in this study, suggest that there was an increase of fungal activity (at least of ectomycorrhizal fungi) in the young stand after liming. This corresponds well with current theory, that fungal relative to bacterial biomass and

respiration are higher for the type of humus and pH range in the young stand (Mangenot, 1980). Therefore, it seems more likely that fine roots and or mycorrhizae are responsible for this difference in N concentrations. It may be expected that due to their abundant mycelium, the hairy types are more beneficial for uptake than the smooth types (Marschner, 1991; Bakker & Garbaye, *in prep.*). Effects of liming on saprophytic fungi and their effect on mineralization, were not accounted for, but probably this is of importance considering the site conditions (Mangenot, 1980).

Solution culture experiments (Keltjens & Van Loenen 1989) showed *Quercus robur* to have an extreme NH_4^+ preference despite an ability to switch instantaneously to NO_3^-. This kind of experiment cannot be generalized to the field (e.g. Olsthoorn *et al.*, 1991), because of differences in mobility in soil between NH_4^+ and NO_3^-. In response to the dominant form of nitrogen uptake by the roots, with NO_3^- resulting in an increase and NH_4^+ in a decrease of rhizosphere pH (Gijsman, 1990), inhibition of cell elongation due to low pH can either be enhanced or alleviated, and as a result specific root length decreases or increases. The lower pH range and lower overall specific root length in the young stand as compared to the old stand, suggest that inhibition of cell elongation caused by soil acidity is of importance there. This would explain why, in response to direct alleviation of this stress (higher bulk soil pH and increased supply of NO_3^-, Ca, Mg) root cell elongation and mycorrhizal infection are stimulated by liming in the young stand. In contrast, in the old stand, which suffers less from soil acidity and root growth inhibition, liming acted as some kind of 'luxury' fertilization, significantly increasing root length and biomass in the top soil, with a tendency towards decreased specific root length in the subsoil layers. There, a lower specific root length would then reflect more storage in the thicker fraction of the fine roots.

Negative effects of liming on the trees, as observed for sites with high N deposition (e.g. Persson & Ahlström, 1990/1991), did not occur in this study. Liming did not cause a shallower rooting profile in either of the two stands. After liming fine root necromass and fine root necrolength were lower than in the control, thus, the live:dead ratio was higher in the liming treatments. Generally necromass was lower than biomass, with the exception of the deepest layers in the young stand, where biological processes are slower than at the surface. The effects of liming on fine root biomass and necromass appear very similar to those observed in the Ardennes study area (cf Bakker, 1998) where subsequent sampling over a two year period permitted to infer that fine root turnover was lower and longevity higher in the liming treatments. The same may apply in this study. A somewhat higher Al concentration in the fine roots corroborates this suggestion, as Al may accumulate during the lifetime of the roots (Murach & Schünemann, 1985).

For increasing site fertility, soil exploration density by roots and mycorrhizae was observed to decrease (Blaise & Garbaye, 1983). Perhaps, the lime-induced stimulation of soil exploration by roots and or mycorrhizae of this study in the young stand, will not last in the long-term and shift to a lower but more efficient soil exploration system. And, whereas the effects on leaf mineral status are positive for the moment, effects on tree growth were not consistent (Van Den Burg, 1994), suggesting that it would worthwhile to resample fine roots, leaf mineral status and tree growth in a few years.

Conclusions

Liming improved soil, fine root and foliar chemical status in both stands and the effects on fine roots and mycorrhizae were the clearest in the young stand with lowest initial pH and where

nutrient conditions were most insufficient. The effect on fine roots in the old stand was limited to some stimulation of fine root biomass and length in the topsoil whereas in the young stand total uptake volume was stimulated (increase in specific root length, number of mycorrhizae per cm root length). Further, in both stands, liming resulted in an increase of the relative proportion of hairy morphotypes. So, the effect of liming on the uptake system was largest in the stand featuring worst nutrient conditions prior to liming.

Acknowledgements

I would like to acknowledge C. Nys and J. Ranger for their useful comments on earlier versions of this manuscript, and S. Didier and D. Gelhaye (all working at INRA Nancy) for their technical assistance in the field. Furthermore, I would like to thank J. Van Den Burg and A.F.M Olsthoorn (IBN-DLO), and A.W.J. Bosman (SBB regio Rivierenland) for their permission to work in the experimental trial at St. Anthonis. This research was supported by grants of INRA Paris, and the Dutch Ministry of Agriculture, Nature Management and Fisheries, Directorate of Science and Knowledge Dissemination.

References

Bakker, M.R., 1998. The effect of lime and gypsum applications on a sessile oak (*Quercus petraea* (M.) Liebl.) stand at La Croix-Scaille (French Ardennes) II. Fine root dynamics. *Plant and Soil (accepted)*.

Bakker, M.R., C. Nys & J.-F., Picard, 1998. The effects of liming and gypsum applications on a sessile oak (*Quercus petraea* (M.) Liebl.) stand at La Croix-Scaille (French Ardennes) I. Site characteristics, soil chemistry and aerial biomass. *Plant and Soil (accepted)*.

Belkacem, S., 1993. Etude de la resaturation des sols acides soumis à de forts apports acides: effet des formes et doses d'amendements sur le fonctionnement d'un sol acide forestier. PhD-Thesis. University Nancy I, Nancy. 188 pp.

Blaise, T. & J. Garbaye, 1983. Effets de la fertilisation minérale sur les ectomycorhizes d'une hêtraie. *Acta Oecologica, Oecologia Plantarum* 4: 165-169.

Burke, M.K. & D.J. Raynal, 1994. Fine root growth phenology, production, and turnover in a northern hardwood forest ecosystem. *Plant and Soil* 162: 135-146.

Clemensson-Lindell, A. & H. Persson, 1993. Long-term effects of liming on the fine-root standing crop of *Picea abies* and *Pinus sylvestris* in relation to chemical changes in the soil. *Scandinavian Journal of Forest Research* 8: 384-394.

Dagnélie, P., 1970. Théorie et méthodes statistiques; applications agronomiques. Volume II Les méthodes de l'inférence statistique. Les presses agronomiques de Gembloux, ASBL; Editions J. Ducolot; S.A, Gembloux, Belgium, 451 pp.

De Boer, W., M.P.J. Hundscheid, J.M.T. Schotman, S.R. Troelstra & H.J. Laanbroek, 1993. In situ net N transformations in pine, fir, and oak stands of different ages on acid sandy soil, 3 years after liming. *Biology and Fertility of Soils* 15: 120-126.

Derome, J., 1990/1991. Effects of forest liming on the nutrient status of podzolic soils in Finland. *Water, Air and Soil Pollution,* 54: 337-350.

Gijsman, A.J., 1990. Nitrogen nutrition and rhizosphere pH of Douglas-fir. PhD-Thesis, Groningen University, Groningen, 132 pp.

Hagen, T., 1992. The effects of mineral supplies on fine root development of scots pine in a reafforestation stand on poor sandy soil (In Dutch). Student Dissertation. Agricultural University Delft (Agr. Hogeschool Delft) and Institute for Forest and Nature Research (IBN-DLO), Wageningen, 35 pp.

Hüttl, R.F. & H.W. Zöttl, 1993. Liming as a mitigation tool in Germany's declining forests - reviewing results from former and recent trials. *Forest Ecology and Management* 61: 325-338.

Keltjens, W.G. & E. Van Loenen, 1989. Effects of aluminium and mineral nutrition on growth and chemical composition of hydroponically grown seedlings of five different forest tree species. *Plant and Soil* 119: 39-50.

Mangenot, F., 1980. Les litières forestières; signification écologique et pédologique. *Revue Forestière Française* 32: 339-356.

Marschner, H., 1991. Mechanisms of adaptation of plants to acid soils. *Plant and Soil* 134: 1-20.

Murach, D. & E. Schünemann, 1985. Reaktion der Feinwurzeln von Fichten auf Kalkungsmassnahmen. *Allgemeine Forstzeitschrift* 40: 1151-1154.

Olsthoorn, A.F.M., 1991. Fine root density and root biomass of two Douglas-fir stands on sandy soils in the Netherlands. 1. Root biomass in early summer. *Netherlands Journal of Agricultural Science* 39: 49-60.

Olsthoorn, A.F.M., W.G. Keltjens, B. Van Baren & M.C.G. Hopman, 1991. Influence of ammonium on fine root development and rhizosphere pH of Douglas-fir seedlings in sand. *Plant and Soil* 133: 75-81.

Olsthoorn, A.F.M. & A. Tiktak, 1991. Fine root density and root biomass of two Douglas-fir stands on sandy soils in the Netherlands. 2. Periodicity of fine root growth and estimation of belowground carbon allocation. *Netherlands Journal of Agricultural Science* 39: 61-77.

Persson, H. & K. Ahlström, 1990/91. The effects of forest liming and fertilization on fine-root growth. *Water, Air and Soil Pollution* 54: 363-375.

Raspe, S., 1992. Biomasse und Mineralstoffgehalte der Wurzeln von Fichtenbeständen (*Picea abies* Karst.) des Schwarzwaldes und Veränderungen nach Düngung. *Freiburger Bodenkundliche Abhandlungen* 29, 197 pp.

Rost-Siebert, K., 1983. Aluminium-Toxizität und -Toleranz an Keimpflanzen von Fichte (*Picea abies* Karst.) und Buche (*Fagus silvatica* L.). *Allgemeine Forstzeitschrift* 38: 686-689.

Shamshuddin, J., I. Chefauziah & H.A.H. Sharifuddin, 1991. Effects of limestone and gypsum applications to a Malaysian Ultisol on soil solution composition and yields of maize and groundnut. *Plant and Soil* 134: 45-52.

Tennant, D., 1975. A test of a modified line intersect method of estimating root length. *Journal of Ecology* 63: 995-1001.

Van Den Burg, J., 1994 National research project on forest fertilization 1986 - 1991. Volume 4. The effects of liming on vitality and growth of six stands in the state forest of St. Anthonis, 1988 - 1991 (In Dutch). IBN-report 104 Institute for Forestry and Nature Research (IBN-DLO), Wageningen, 89 pp.

Van Noordwijk, M. & J. Floris, 1979. Loss of dry weight during washing and storage of root samples. *Plant and Soil* 53: 239-243.

Voiry, H., 1981. Classification morphologique des ectomycorrhizes du chêne et du hêtre dans le nord-est de la France. *European Journal of Forest Pathology* 11: 284-299.

Vogt, K.A., C.C. Grier, S.T. Gower, D.G. Sprugel & D.J. Vogt, 1986. Overestimation of net root production: a real or imaginary problem? *Ecology* 67: 577-579.

Vogt, K.A. & H. Persson, 1991. Measuring growth and development of roots. In: J.P. Lassoie & T.M. Hinckley (Eds.), Techniques and approaches in forest tree ecophysiology. CRC Press, Boca Raton, pp. 477-502.

Annexe A (Paper VI) : *soumis à For. Ecol. Manage.*

Effect of liming on the ectomycorrhizal status of oak

M. R. Bakker[1], J. Garbaye[2] and C. Nys[1*]

Abstract

The potential for nutrient uptake by forest trees is a function of site fertility, fine roots and mycorrhizal symbiants. This study focuses on the effects of moderate doses of liming on the mycorrhizal status of oak (*Quercus petraea* and *Q. robur*) roots. In ten *in situ* trials, where liming has been applied 1 to 27 years prior to sampling, the effects on fine roots and their mycorrhizal status were assessed in 1994-1996. All sites, except one, were situated on acidic soils with low base saturation. Fine roots were evaluated in terms of fine root biomass, length and specific root length. Mycorrhizal status was evaluated in terms of total number of mycorrhizal tips, number of tips per root length and main ectomycorrhizal morphotypes, both in absolute numbers and in relative proportion. At two of these sites, in close vicinity to each other, consecutive sampling was carried out during 4 periods between 1995 and 1996. The fact that some variation existed between the sampling seasons was verified, but lime-induced treatment effects were similar for all seasons. Data from all ten sites showed that liming resulted in an overall stimulation of the relative proportion of the hairy morphotypes to the detriment of the smooth types. Furthermore, within the smooth types, some changes occurred. Although fine root biomass and length were enhanced by liming, the number of mycorrhizal tips per root length unit was not stimulated. Hence, the absorption surface of the uptake system was enhanced by an increase in fine root length and a differential stimulation of hairy types of ectomycorrhizae. Soil pH explained part of the shift within the smooth types, but not the increase in the hairy types. In the present study, liming consistently modified the mycorrhizal status of the oak roots and stimulated fine root development.

key-words: fine roots, ectomycorrhizae, mycorrhizal morphotypes, *Quercus petraea*, *Quercus robur*, liming

Introduction

Liming is a forestry practice aimed at correcting soil acidity, rectifying calcium or magnesium deficiency and restoring the vigour of decaying forest stands (Hüttl and Zöttl 1993). As with any soil amendment or fertilisation, the overall effect of liming is complex: it acts directly by modifying the soil physical and chemical properties as well as indirectly by modifying root morphology, symbiotic status and absorption efficiency (Blaise & Garbaye, 1983). It is known that ectomycorrhizae — and especially their exploring extramatrical mycelium— play a major role in water and nutrient flow at the soil-root interface of all the social tree species in temperate areas, such as oaks, beech, pines, spruce, etc (Bolan, 1991; Marschner & Dell, 1991; Read, 1993; George & Marschner, 1996; Garbaye & Churin, 1997). It is therefore relevant to take the ectomycorrhizal status of the trees into account when attempting to interpretate the effect of liming on forest mineral nutrition.

This work describes the effect of liming on the populations of ectomycorrhizae in ten oak stands in France and the Netherlands, and at discusses the results in relation to other data sets collected in the same stands: fine root status and dynamics, tree growth and mineral nutrition. For the

same stands, Bakker (1998b) has shown that liming generally increased fine root biomass, fine root length and tree growth, and improved the mineral levels in the foliage. In this work, special attention was paid to the morphology of ectomycorrhizae, because of the importance of the extramatrical mycelium in absorption phenomena.

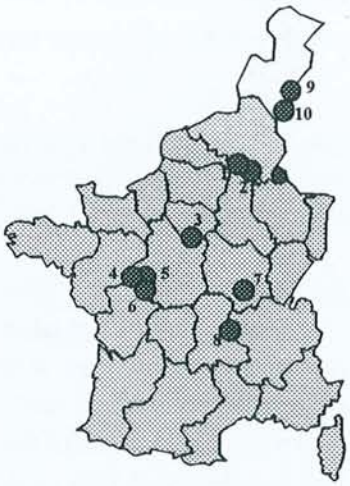


Figure 1 Location of the 10 study sites

Materials and Methods

Sites and experimental designs

Ten sites with oak stands of different ages (ranging from 15 to 76 yrs) were studied. Eight are situated in France (all with *Quercus petraea*) and two in the Netherlands with *Q. robur* (Fig. 1). Lime was applied 1 to 5 (Croix-Scaille), 7 (St. Anthonis), 14 (Tronçais) or even 24 to 27 years (the remaining sites) prior to sampling (Bakker 1998b). At all sites, one lime treatment (doses selected within a comparable range of CaO equivalents) was compared with an untreated control treatment (Table 1). In addition, at the two Croix-Scaille sites there were also two gypsum (one ancient 5 years old and one recent one year old) and a mixed treatment (80% $CaCO_3$ and 20 % $CaSO_4$). The lime treatments were in form of $CaCO_3$ or CaO. In addition to the liming amendment some complementary compounds were used: N (sites 4 to 6), N, P and K (site 8) and Mg (3.5 % in the lime product on sites 9 and 10). The levels of these additions were low, especially for the N which was only applied in the oldest sites (26-27 yrs ago), and it was assumed that it would not have an influence on the present tree response (Bonneau 1995) anymore. With the exception of Fontainebleau, all stands are on acidic, desaturated soils (Table 1). The pH values in the 30-45 cm layer were on average 0.3 to 0.5 higher than those of the 0-5 cm layer, where they range from 3.7 to 5.0. More details about the sites are to be found in Bakker (1998b).

Sampling and sample processing

Soil cores (Bakker, 1998a) were sampled (four replicates per site-treatment combination) on different dates depending on the site (in October 1994 at Fontainebleau and from March to October 1995 at the other sites). Generally, samples were taken from a 0-75 cm soil depth, but at la Croix-Scaille (0-55 cm), Bertranges (0-45 cm) and Tronçais (0-60 cm) sites the sampling depth was shallower due to stoniness or a hard clayey layer. More details about the sampling procedure are described in Bakker (1998a). In order to assess the seasonal variations of the

mycorrhizal status of the trees, sampling was performed four times at the two Croix Scaille sites in 1995 and 1996.

Table 1 Site characteristics of the 10 limed oak stands

site	nr	stand age (yr)	soil texture	eq CaO dose (t. ha^{-1})	pH-H_2O (0-5 cm)	BS % (0-5 cm)	BS % (30-45 cm)
Croix-Scaille (ancient)	1	48	silty clay	1.4	4.0	14	13
Croix-Scaille (recent)	2	48	silty clay	1.4	3.8	14	9
Fontainebleau	3	25	sand	1.25	6.4	100	100
Trembles	4	76	silt	1.5	3.7	43	15
Gaie Mariée	5	55	silt	1.5	3.9	56	20
Rond du May	6	50	sandy silt	1.5	4.0	25	11
Bertranges	7	24	silt	1.25	5.0	81	*
Tronçais	8	44	silty sand	0.8	4.8	34	41
St. Anthonis 35c	9	42	sand	1.6	4.1	38	12
St. Anthonis 46a	10	15	sand	1.6	3.7	28	4

BS = base saturation; * = not determined

Fine roots (diameter < 2 mm) from the soil cores were separated into five categories according to depth (0-5, 5-15, 15-30, 30-45 and 45-60 cm), stored at +1°C with adhering soil in air-tight plastic bags for at most three months, and washed on a sieve before assessing fine root length by the line intersect method (Tennant, 1975) and fine root biomass by drying at 105°C to constant weight. Fine roots were rarer in the deepest layers (either 45-60 or 60-75 cm) and the replicate number for this depth was generally only 1 or 2 instead of 4. The ectomycorrhizal status of the roots was determined with a stereomicroscope by observation of at least 200 tips on a randomly-picked subsample. A quick scan of the whole sample aimed at detecting any aberrant proportions of a given ectomycorrhizal morphotype in the subsample was made. In this case, more tips were observed. All samples were assessed by the same person.

Classification of the ectomycorrhizal morphotypes

The classification established by Voiry (1981) for oak and beech ectomycorrhizae in north-eastern France and used by Blaise & Garbaye (1983) and Garbaye *et al.* (1986) was used. Due to the large number of samples, description was limited to the higher level of the classification which does not require sectioning and observing the mantle structure with a microscope. Five morphotypes (A1, A2, B, C1 and C2) were distinguished according to the structure of the outer mantle and of the extramatrical mycelium (letters and indices refer to Voiry's groups):

A: thin, soft, fluffy outer mantle and abundant mycelium more or less loosely aggregated.
- A1: non-aggregated, web-like, cotton-like or woolly mycelium.
- A2: mycelium aggregated in wicks or loose cords.

B: thick mantle and mycelium fully aggregated into branched rhizomorphs with differentiated hyphae forming a dense cortex.

C: very dense mantle, smooth or with expansions of limited length.
- C1: smooth mantle, without any expansion.
- C2: mantle bearing cells, cystidia or ornamentations of different shapes.

From June 1995 and after, a sixth morphotype was distinguished within group C2: the typical, jet-black mycorrhizae with thick hairs formed by the ubiquitous Ascomycete *Cenococcum geophilum*. They were noted as C2x. In order to compare these results with results older than June 1995, within group C, the statistical analysis of the results considered either C1, Ctot (all C), C2tot (all C2, including *C. geophilum*), C2oth (C2 without *C. geophilum*) or C2x (*C. geophilum*). The percentage of ectomycorrhizal live fine root apices was always close to 100, as found by Blaise & Garbaye (1983) and Garbaye *et al.* (1986).

Data processing and statistical analyses

Four root-related parameters (M = total number of tips in 10^9 ha^{-1}; L = total fine root length in 10^6 m ha^{-1}; SRL = specific root length in m g^{-1}; and N/l = number of apices per cm of fine root length) and eight mycorrhiza-related parameters (A1, A2, B, C1, Ctot, C2tot, Coth and C2x) were evaluated in absolute numbers and in their relative abundancy. The parameters M and L were also evaluated for the sum of the soil profile studied, whereas SRL and N/l were only analyzed horizon by horizon. The arc sine transformation was used for the percentages of mycorrhizal morphotypes. For all other parameters, the large data-set from the two Croix-Scaille sites did not reveal any non-normality and no transformation was done. All statistics were done using Unistat 4.0 software (Unistad Ltd, 1995). The Croix-Scaille data (resulting from several sampling dates) were first used to assess seasonal effects by comparing 2 (ancient liming treatment) or 4 dates (recent treatment and control) by three-way ANOVA for treatment, soil depth and season. Then, all variables were individually tested for each site for treatment and soil-depth effects by two way ANOVA followed by one-way ANOVA for treatment effect at each soil depth. Whenever possible, similar tests were also carried out with the summed values of the whole soil profile. When more than two levels of a factor were involved, the Student-Newman-Keul's test was used to compare the group means if the design was not balanced, as was often the case due to the deepest soil layer with a smaller number of replicates. When the design was balanced or after excluding the deepest soil layer, Tukey's HSD test was used. The outcome of both tests was generally similar. Finally, an ANOVA on treatment effects with soil pH (H_2O) as a co-variate was applied to a balanced data-set of all ten sites without the deepest soil layer.

Table 2 Seasonal changes in the proportion of six ectomycorrhizal morphotypes at the two Croix-Scaille sites (1yr and 5yrs after the amendments) for the 0-15 cm soil layer. Roots were sampled four times during a 12 month period: in March, June and September 1995 and March 1996.

Treatment	Mycorrhizal types (% of total root tip number)					
	A1	A2	B	C1	C2tot	Ctot
Control	ns	ns	+	+	-	ns
Lime 5yrs	-	ns	ns	ns	ns	ns
Gypsum 5yrs	ns	ns	ns	ns	ns	ns
Lime 1yr	ns	ns	ns	+	-	ns
Gypsum 1yr	-	-	-	+	-	+
Mix 1yr	-	ns	ns	+	-	ns

Significant changes ($p<0.05$) over time; + = the corresponding parameter increases over time (at least one significant difference between two sampling dates); - = the corresponding parameter decreases over time (same criterion); ns = not significant (at $p<0.05$).

Results

Influence of sampling date

Because roots were not sampled at the same time in all sites, it was necessary to assess the effect of the sampling date on the root mycorrhizal status before comparing liming effects at the different sites. For this purpose, the two sites at Croix-Scaille (5yrs and 1yr since liming) were sampled four times during a 12 month period of time: in March, June and September, 1995, and in March, 1996. Table 2 shows that the relative proportions of the different mycorrhizal morphotypes are not stable during the period considered but it also reveals a consistent pattern: types C1 and Ctot tend to increase while types A1, A2 and C2tot tend to regress; type B behaves more irregularly. However, Figure 2, which illustrates the fluctuations of these parameters in the case of Croix-Scaille (recent liming: 1 yr since application), shows that all other morphotypes vary in the same way for all treatments. Note (Table 2) that the seasonal variation is more important for the most recently applied amendments (especially gypsum and the mixed treatment) and much less so for the treatments applied 5 years before the sampling. From this preliminary approach it can be concluded that, while comparing the average mycorrhizal status between the different sites would be hazardous, it is perfectly reasonable to assess the effect of liming within each site, which was the main objective of this work.

Compared effect of liming in the ten sites

Table 3 shows that all mycorrhiza-related parameters (relative proportions) analyzed significantly differentiate the ten sites (but we have seen that the sampling date contributes to these differences), while only two mycorrhizal morphotypes are significantly affected by the liming treatment: type A2 is favoured relative to type Ctot (this is illustrated in Fig. 3). The site x treatment interaction is significant for five parameters out of nine. In most cases this can be attributed to a few sites: Rond du May (lower fine root biomass after liming), Fontainebleau (different pH range) and St. Anthonis (having clearly more mycorrhizal tips per ha or a higher number per cm of root length). The overall average percentages in which the different ectomycorrhizal types occur are: 0.5-1.0 % (A1), 1-3 % (A2; liming 2-6 %), 1-4 % (B), 45-60 % (C1), 15-35 % (C2oth) and 15-25 % (C2x).

Table 4 analyses the site x treatment interaction in more detail. From this rather complex pattern only two trends emerge clearly: the stimulation of mycorrhizal morphotype A2 relative to type Ctot as a result of liming (already shown by the global analysis in Table 3) and the positive effect of liming on two parameters characterizing root growth and spatial development (M, and L). The effects on specific root length (SRL) are less conclusive (Bakker 1998b): depending on the site (and initial range of SRL values), liming increases this parameter (significant at three sites), or decreases it (significant at 2 sites, not significant at 5 sites). It depends whether root length is stimulated more than root biomass or not. It appears that the total amount of roots (weight or length basis) is affected more by liming than the number of ectomycorrhizal root tips per root length (N/l), so that the observed increase in total number of mycorrhizal tips per ha (M) should be attributed to the effect of the treatment on the roots, rather than a stimulation of root branching. This also implies that the effect of the fine root biomass weighed considerably in the appreciation of absolute numbers of mycorrhizal morphotypes. For instance, at the site Rond du May, where fine root biomass was lower, the increase in proportion of type A2 was completely overridden by the biomass effect (lower absolute number of type A2). Therefore, absolute numbers of morphotypes were not further considered.

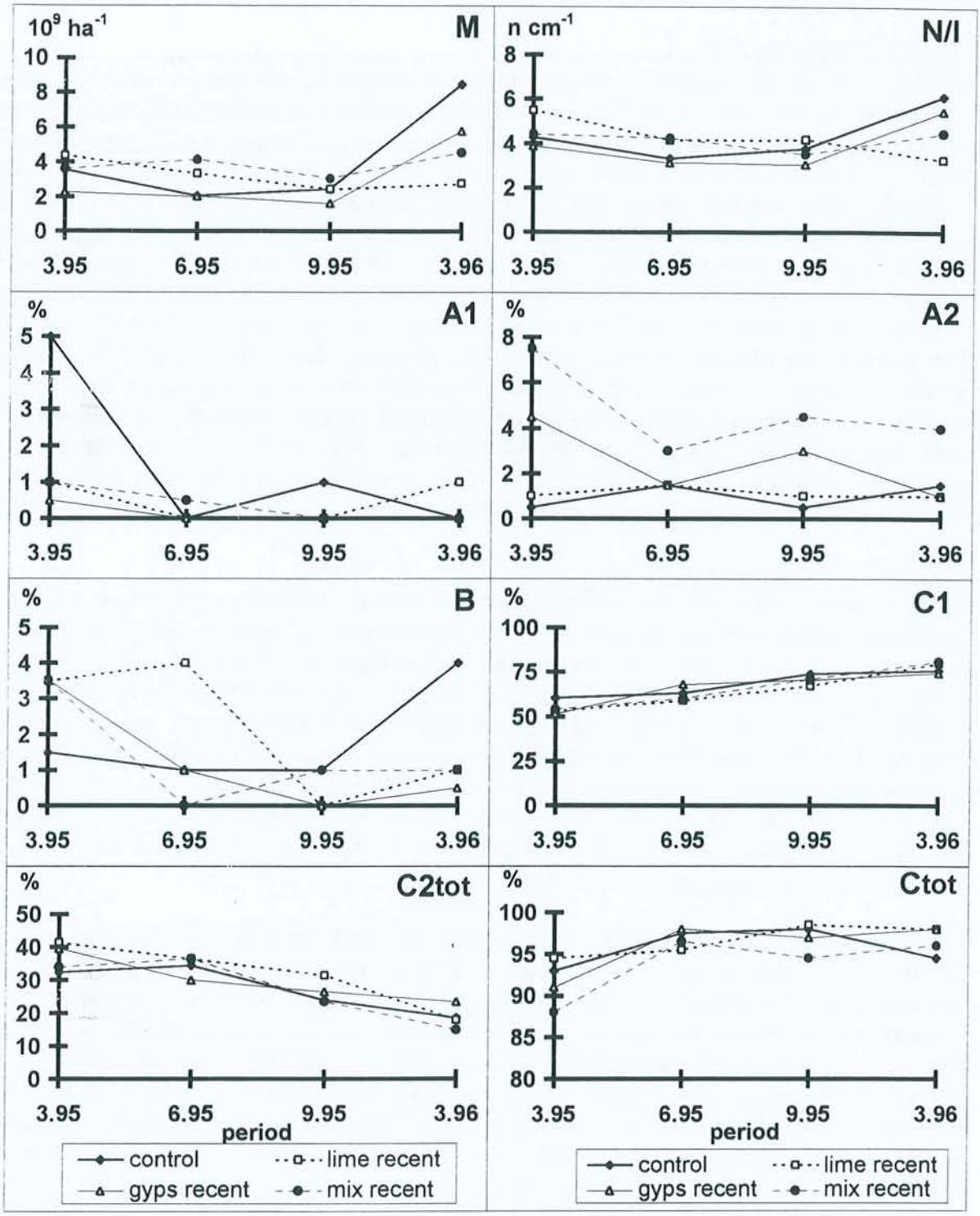


Figure 2 Seasonal variation in number of mycorrhizal tips (M), number of tips per cm root length (N/l) and relative proportion (%) of ectomycorrhizal morphotypes (based on the most recently limed Croix-Scaille site; values are for the 0-15 cm layer).

Table 3 Site and treatment (liming) effect on the total number of mycorrhizal root tips (M) and the relative proportion of the ectomycorrhizal morphotypes.

	M	Mycorrhizal types (% of total root tips)							
Factor	(10^9 ha^{-1})	A1	A2	B	C1	C2oth	C2x	C2tot	Ctot
Liming treatment	ns	ns	+	ns	ns	ns	ns	ns	-
Site	*	*	*	*	*	*	*	*	*
Treatment * site	ns	ns	ns	*	*	*	ns	*	*

* = significant at p<0.05 (+ = positive effect; - = negative effect); ns = not significant

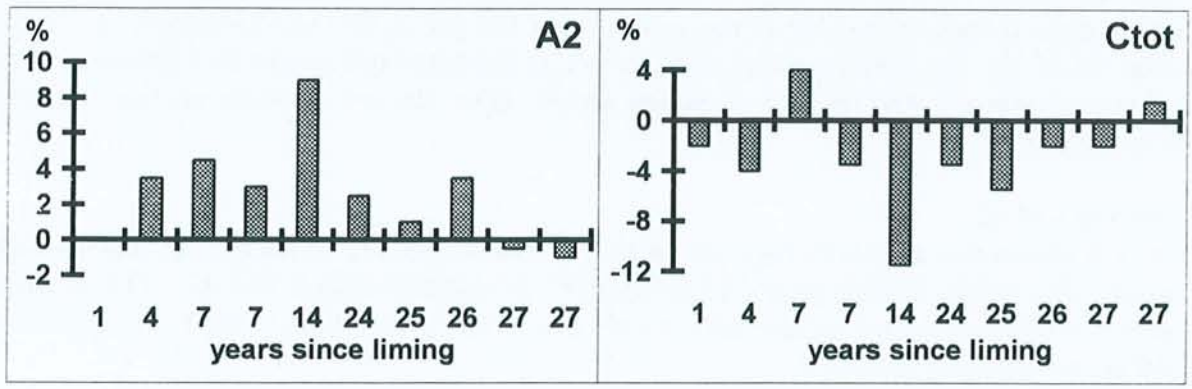


Figure 3 Lime-induced change (absolute difference) in relative proportion of type A2 or type Ctot mycorrhizae as a function of time since liming.

Table 4 Effect of liming on root parameters and mycorrhizal status of the ten oak stands (M = total number of mycorrhizal tips ha^{-1}, L = total fine root length per ha^{-1}, N/l = number of mycorrhizal tips per cm of fine root length and A2-Ctot are the different ectomycorrhizal morphotypes.

Site	roots			mycorrhizal types (% of total root tips)						
	M	L	N/l	A2	B	C1	C2oth	C2x	C2tot	Ctot
	10^9 ha^{-1}	10^6 m ha^{-1}	n cm^{-1}	(%)						
Croix-Scaille 5yrs	ns	+	ns	ns	ns	-	+	ns	+	ns
Croix-Scaille 1yr	+	ns	+	ns	ns	ns	ns	ns	ns	ns
Fontainebleau	ns	+	ns	ns	ns	-	¤	¤	ns	-
Trembles	ns	+	-	+	ns	ns	ns	-	ns	ns
Gaie Mariée	ns	+	ns	ns	ns	ns	-	ns	-	ns
Rond du May	ns	ns	ns	ns	ns	+	+	ns	ns	ns
Bertranges	ns	ns	ns	+	ns	-	+	ns	+	ns
Tronçais	ns	ns	ns	+	ns	ns	-	ns	ns	-
St Anthonis 35c	ns	+/-	ns	ns	-	ns	+	ns	ns	ns
St Anthonis 46a	+	ns	ns	ns	ns	-	ns	+	ns	-

Significant effects at p<0.05 in at least one layer, indicated by + (increase), - (decrease) or +/- (increase in one and decrease in another layer); ns = not significant; ¤ = not determined. (A1 type not presented: not significantly affected at any site).

Figure 4 graphically presents the data which were analyzed statistically in the columns M and N/l of Table 4. In the control plots, the total number of ectomycorrhizal root tips per hectare vary widely from about 10^{10} (Gaie Mariée, Croix Scaille 1yr, Tronçais) to ten times this value in St. Anthonis 35c, while the number of mycorrhizae per cm root length in the top 5 cm of the soil generally remains around 5 except in St. Anthonis 35c where it reaches a value of 17. This parameter tends to decrease in the deeper layers of the soil except in Tronçais, St. Anthonis 46a, Rond du May and Croix Scaille (5yr). The effect of liming on this parameter is erratic and no significant pattern emerges, except in St Anthonis 46a where, consistently with Table 4, liming dramatically increased the root mycorrhizal density in the upper 40 cm of the soil profile. However, it should be remembered that the sampling date may have biased these data when the sites are compared: only the biggest differences can be interpreted safely. Figure 4 also shows that in general the total number of mycorrhizal root tips per ha (M) was stimulated by liming (6 sites out of 10), but that important changes in this absolute number can be affected by liming either positively (St Anthonis, Croix Scaille ancient, Gaie Mariée) or negatively (Les Trembles, Rond du May).

Effect of soil pH

Table 5 shows that soils with high pH (either because of the site or because of liming) clearly favour mycorrhizal morphotypes C2 (including *C. geophilum*) against type C1. The significant (positive) effects on other parameters are only due to the high soil pH in the Fontainebleau site and are meaningless in general.

Table 5 Effect of soil pH-H_2O on total number of mycorrhizal tips per ha (M), number of root tips per cm of root length (N/l) and the mycorrhizal status of these tips (presence of ectomycorrhizal morphotypes A1 - Ctot).

Depth	Roots		Mycorrhizal types (% of total root tip number)							
(cm)	M	N/l	A1	A2	B	C1	C2oth	C2X	C2tot	Ctot
	10^9 ha^{-1}	n cm^{-1}	(%)							
0-5	ns	ns	ns	ns	ns	-	ns	+*	+	ns
5-15	ns	ns	ns	ns	ns	-	ns	+	+	ns
15-30	ns	ns	ns	ns	ns	-	+	+	+	ns
30-45	ns	ns	ns	ns	+ (F)	-	+	+	+	ns
45-60	+ (F)	+ (F)	ns	ns	ns	-*	+	ns	+	ns

Significant relationships at $p<0.05$: + = an increase of the parameter for increasing pH value and - a decrease of the parameter for increasing pH (F = denoting that the significant effect is due to the high pH of the Fontainebleau soil; * = significant at $p<0.06$).

Discussion

In spite of a wide variability of the recorded parameters, depending on the site, stand age, type and time of the liming treatments, sampling time and sampling depth, oak trees react significantly to liming by modifying their root systems. The morphology of fine roots is affected: in the limed plots, they tend to be longer (Bakker 1998b). Generally, the specific root length tends to decrease, although in some stands this parameter increased after liming (Bakker 1998b). This is probably related to the initial SRL value; liming directing the fine roots to an optimal size, integra-

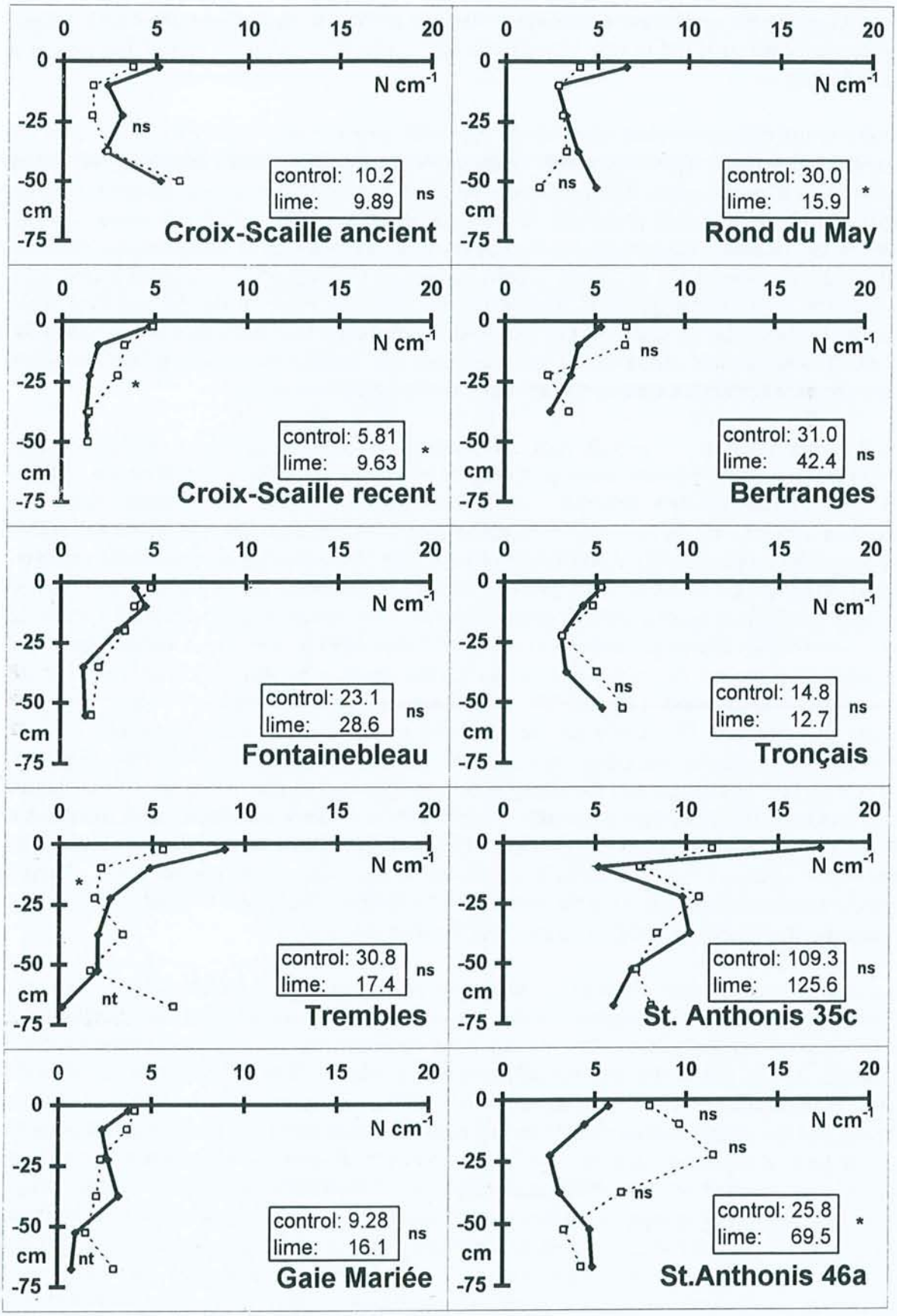


Figure 4 Number of mycorrhizal tips per cm root length (N/l) with a limed (dotted line) and a control (continuous line) soil profile for 10 experimental sites. Number of total mycorrhizal tips in 10^9 ha^{-1} is indicated below in the right corner (the symboles indicate a significant treatment effect at $p<0.05$ (*), a non significant effect (ns) or that it was not tested (nt) in at least one horizon).

costs and benefits for uptake and maintenance (Bakker 1998a). In case of low initial SRL values, the SRL would increase and in case of relatively high initial SRL values, it would decrease as a result of liming.

In addition, the ectomycorrhizal morphotype A2 (with long mycelial wicks and loose cords) is favoured relative to all types of group C (with no extramatrical mycelium exploring the soil at long distances from the root). When the pH is added as a covariable to the statistical analysis (in control as well as in treated plots) the A2 vs Ctot effect does not appear any more; instead, increasing pH (within a range from 3.5 to 5.5) favours morphotypes of sub-group C2 (smooth mantle with only expansions of limited length) relative to morphotype C1 (smooth mantle with no expansion at all) within group C. Therefore, the effect of liming on the A2 and Ctot types cannot be explained by its effect on pH and must be attributed to a difference in nutrition (Ca, Al, NO_3^-?), whereas the effects on C1 and C2tot are not significantly related to the nutritonal component of the liming treatment, but are significantly dependent on pH.

In both cases (change of overall root morphology or shift in dominant ectomycorrhizal morphotypes), the root system reacts to liming by improving its ability to explore the soil and build an absorption-efficient soil-root interface: extensive fine root development and more mycorrhizal tips with extending cords or rough surface. This could explain why limed oak stands show improved mineral nutrition and better growth than the untreated control stands (Bakker, 1998ab). Recently, Le Tacon *et al.* (*in prep.*) found similar results in beech: liming also favoured hairy ectomycorrhizae against smooth ones. However, our results seem to contradict those of Vogt *et al.* (1983), Blaise & Garbaye (1983) and Lehto (1994) who found either higher soil exploration by roots and mycorrhizae in the less fertile stands or no stimulation of fine roots and mycorrhizae by fertilisation. Lehto (1994) established several experiments and found liming to decrease mycorrhizae. This could not be explained by the Ca^{2+} concentration only, and the author concluded that the increased ionic strength and pH were responsible for this. However, since in a part of the experiments the liming dose was very high (Lehto 1994) and / or evaluated after a relatively short period (one year), it is difficult to make a straightforward comparison with the present study. Blaise and Garbaye (1983) observed in a beech stand 9 years after comparable doses of Ca or NPKCa fertilisers (using the same classification, Voiry's ectomycorrhizal morphotypes, as in the present work) results, which were contradictory to ours: the same morphotypes (A2 and C1) reacted, but the opposite way.

This apparent contradiction disappears when some additional factors are considered. First, the literature reports many experimental results showing that factors regulating the establishment and stability of mycorrhizal symbioses can have response curves with an optimum value (Wallander, 1992); this is the case for pH, which is a relevant factor when liming is involved (Erland & Söderström, 1990; Aggangan *et al.*, 1996; Thomson *et al.*, 1996). Therefore, depending on the initial position relative to this optimum, sites may respond in opposite ways to the same kind of treatment. Second, the balance between different fungi within a mycorrhizal complex is determined by their differential response to environmental factors; because when results are given as percentage, when one type increases, another has to decrease. As the fungi forming smooth or hairy ectomycorrhizae apparently have contrasting responses to nutrient availability, and also to the pH depending on its level, this would explain the discrepancy between our results and those of the other authors discussed above. In addition, Kåren and Nylund (1996) suggested, that a relatively small change in the colonization capacity of a mycorrhizal fungus, would cause marked changes in the community structure over a relatively

short time, that is, an increase in relative proportion of the morphotypes having a higher colonization capacity.

Besides the obvious difference between smooth and or hairy mycorrhizae in terms of soil colonization, other aspects should be considered. Building a large amount of extramatrical mycelium and long extensions such as cords or wicks requires sufficient carbon allocation; Godbold *et al.* (1997) observed that the proportion of hairy types increased when the atmosphere was enriched in CO_2. This means that the morphological shifts we observe after liming could be indirectly due to the increased photosynthetic efficiency of the trees due to improved mineral nutrition. Different strategies of nitrogen acquisition could also be involved: Wallander *et al.* (1997) found a lime-induced shift in the ectomycorrhizal community on Scots pine roots, in favour of fungi which use inorganic nitrogen (mainly ammonium) rather than organic forms (amino-acids and proteins); in their study, liming resulted in the appearance of a mycorrhiza type with a high ammonium uptake rate. Such a shift towards inorganic nitrogen sources can be a good adaptation to the higher levels of nitrate (after liming) or ammonium (after the gypsum treatment) observed in the soil solution of the surface horizons at the Croix-Scaille site (Bakker *et al.* 1998). This compares well with the work of Boiffin (1997), who observed for increasing nitrogen nutrition to the roots, that 25 to 30 % more C was allocated to the fine roots when in symbiosis.

Conclusion

The present study revealed seasonal effects with regards to total number of mycorrhizal tips or mycorrhizal tips per root length, but also that effects on relative abundance of morphotypes were limited and that control and liming treatments featured the same seasonal patterns. Liming in general decreased the relative proportion of smooth mycorrhizae in favour of hairy types, and soil pH explained part of the shift within the smooth types. The increase of these hairy morphotypes possibly implies a change in nutrient availability and the use of nitrogen in other forms, or at other levels than in the control, in exchange for a higher carbon allocation. Fine root length was also enhanced by liming, therefore the absorbing surface of the uptake system increased as a result of liming, either by stimulation of the fine roots, of the mycorrhizae or both. However, the present study does not allow us to conclude, whether this stimulation is an active regulatory process, or a merely a reflection of soil chemical constraints (nutrients, pH).

Acknowledgements

We would like to thank Serge Didier for his technical assistance in the field. This research was supported by grants of INRA Paris and the Dutch Ministry of Agriculture, Nature Management and Fisheries, Directorate of Science and Knowledge Dissemination. The MEAC company is acknowledged for providing the liming products.

References

Aggangan, N.S., Dell, B. and Malajczuk, N., 1996. Effects of soil pH on the ectomycorrhizal response of *Eucalyptus urophylla* seedlings. New Phytol., 134: 539-546.

Bakker, M.R., 1998a. The effects of liming and gypsum applications on a sessile oak (*Quercus petraea* (M.) Liebl.) stand at La Croix-Scaille (French Ardennes) II Fine root dynamics. Plant and Soil, *in press*.

Bakker, M.R., 1998b. Fine root parameters as indicators of sustainability of forest ecosystems. For. Ecol. Manage., *in press*.

Bakker, M.R., Nys, C. and Picard, J.-F., 1998. The effects of liming and gypsum applications on a sessile oak (*Quercus petraea* (M.) Liebl.) stand at La Croix-Scaille (French Ardennes) I. Site characteristics, soil chemistry and aerial biomass. Plant and Soil, *in press*.

Blaise, T. and Garbaye, J., 1983. Effets de la fertilisation minérale sur les ectomycorhizes d'une hêtraie. Acta Oecologica, Oecol. Plant., 4: 165-169.

Boiffin, V., 1997. Contribution à l'étude de la régulation du métabolisme carboné de l'ectomycorhize d'*Eucalyptus globulus* - *Pisolithus trinctorius* ; caractérisation, clonage et expression de l'isocitrate déshydrogénase à NADP de la racine. PhD Thesis, University Paris-Sud. 115 pp.

Bolan, N.S., 1991. A critical review on the role of mycorrhizal fungi in the uptake of phosphorus by plants. Plant and Soil, 134: 189-207.

Bonneau, M., 1995. Fertilisation des forêts dans les pays tempérés. Théorie, bases du diagnostic, conseils pratiques, réalisations expérimentales. ENGREF, Nancy. 366 pp.

Erland, S. and Söderström, B., 1990. Effects of liming on ectomycorrhizal fungi infecting *Pinus sylvestris* L. I. Mycorrhizal infection in limed humus in the laboratory and isolation of fungi from mycorrhizal roots. New Phytol., 115: 675-682.

Garbaye, J., Menez, J. and Wilhelm, M.E., 1986. Les mycorhizes des jeunes chênes dans les pépinières et les régénérations naturelles du Nord-est de la France. Acta Oecologica, Oecol. Plant., 7: 87-96.

Garbaye, J. and Churin, J.-L., 1997. Growth stimulation of young oak plantations inoculated with the ectomycorrhizal fungus *Paxillus involutus* with special reference to summer drought. For. Ecol. Manage., 98: 221-228.

George, E. and Marschner, H., 1996. Nutrient and water uptake by roots of forest trees. Z. Pflanzenernaehr. Bodenk., 159: 11-21.

Godbold, D.L., Berntson, G.M. and Bazzaz, F.A., 1997. Growth and mycorrhizal colonization of three north American tree species under elevated atmospheric CO_2. New Phytol., 137: 433-440.

Hüttl, R.F. and Zöttl, H.W., 1993. Liming as a mitigation tool in Germany's declining forests - reviewing results from former and recent trials. For Ecol. Manage., 61: 325-338.

Kårén, O. and Nylund, J.-E., 1997. Effects of ammonium sulphate on the community structure and biomass of ectomycorrhizal fungi in a Norway spruce stand in south western Sweden. Can. J. Bot., 75: 1638-1642.

Lehto, T., 1994, Effects of soil pH and calcium on mycorrhizas of *Picea abies*. Plant and Soil, 163: 69-75.

LeTacon, F., LeTacon, Y., Moron, V., Rousseau, Y. and Bakker, M.R., *in prep.* Effect of mineral fertilisation on fine roots and mycorrhizal development in a mature beech (*Fagus sylvatica* L.) stand.

Majdi, H. and Nylund, J.-E., 1996. Does liquid fertilization affect fine root dynamics and lifespan of mycorrhizal short roots. Plant and Soil, 185: 305-309.

Marschner, H. and Dell, B., 1994. Nutrient uptake in mycorrhizal symbiosis. Plant and Soil, 159: 89-102.

Read, D., 1993. Appendix C: Mycorrhizas. In: J.M. Anderson and J.S.I. Ingram (Editors), Tropical soil biology and fertility, a handbook of methods. CAB International, Wallingford, United Kingdom, pp. 121-131.

Tennant, D., 1975. A test of a modified line intersect method of estimating root length. J. Ecol., 63: 995-1001.

Thomson, B.D., Grave, T.S., Malacjzuk, N. and Hardy, G.E.St.J., 1996. The effect of soil pH on the ability of ectomycorrhizal fungi to increase to growth of *Eucalyptus globulus* Labill. Plant and Soil, 178: 209-214.

Vogt, K.A., Moore, E.E., Vogt, D.J., Redlin, M.J. and Edmonds, R.L., 1983. Conifer fine root and mycorrhizal root biomass within the forest floors of Douglas-fir stands of different ages and site productivities. Can. J. For. Res., 13: 429-437.

Unistat Ltd., 1995. Unistat version 4 for Windows.

Voiry, H., 1981. Classification morphologique des ectomycorrhizes du chêne et du hêtre dans le nord-est de la France. European Journal of Forest Pathology, 11: 284-299.

Wallander, H., 1992. Regulation of ectomycorrhizal symbiosis in *Pinus sylvestris* L. seedlings. Influence of mineral nutrition. PhD-Thesis, Swedish University of Agricultural Science, Uppsala, Sweden.

Wallander, H., Arnebrant, K., Östrand, F. and Kårén, O., 1997. Uptake of 15N-labelled alanine, ammonium and nitrate in *Pinus sylvestris* L. ectomycorrhiza growing in forest soil treated with nitrogen, sulphur or lime. Plant and Soil, 195: 329-338.

Annexe A (Paper VII) : *soumis à Plant and Soil*

Effects of liming on rhizosphere chemistry and growth of fine roots and of shoots of sessile oak (*Quercus petraea*)

M R Bakker, R Kerisit, K Verbist, and C Nys

key words: fine roots, liming, *Quercus petraea* Liebl. M., rhizosphere, rhizotron, shoot:root

Abstract

Soil acidification can be detrimental to root growth and nutrient uptake, and liming may alleviate such acidification. In the following study seedlings of sessile oak (*Quercus petraea* Liebl. M.) were grown in rhizotrons and subjected to liming (L) or gypsum (G) treatments and compared with the control (C). In order to study and interpret the impact of these calcium rich treatments on fine root development and tree growth, the following parameters were assessed: fine root biomass, fine root length, seedling development (height, diameter, leaves), seedling biomass, nutrient content of roots and seedlings, bulk soil and soil solution chemistry and rhizosphere soil chemistry. The results show that liming increased bulk soil pH, exchangeable Mg, Ca and the Ca/Al molar ratio, and decreased exchangeable Al, mainly in the A-horizon. Gypsum had a similar but smaller impact on exchangeable Al, Ca, H^+ and the Ca/Al molar ratio in the A-horizon, but reacted with depth, so that exchangeable Mn, Mg and Ca were increased in the B-horizon. In the rhizosphere, the general pattern was determined by the treatment effects of the bulk soil. Most elements were more concentrated in the rhizosphere than in bulk soil, except for Ca that was less concentrated after liming or gypsum application. In the B-horizon rhizosphere pH was increased by the treatments (L>G,C) close to the root tips. Furthermore, the length of the zone with a positive root-induced pH increase was larger for the limed roots as compared with both the other treatments. Fine root growth was stimulated by liming (L>G,C) both in terms of biomass and length, whereas specific root length was not obviously affected apart from the indication of some stimulation after liming at the beginning. The live:dead ratio of fine roots was significantly higher in the limed rhizotrons as compared to the control (G not assessed), indicating lower mortality (higher longevity). Shoot growth showed greater lime-induced stimulation (L>G,C) as compared to root growth. As a result the shoot:root ratio was higher in the limed rhizotrons than in the control (L>G,C). Liming induced a higher allocation of P, S, Mg, Ca and K to the leaves, stem and twigs. Gypsum showed similar effects, but was only significant for S. Liming increased the foliar Ca/Al ratio by both increasing foliar Ca and decreasing foliar Al, whereas gypsum did not clearly improve foliar nutrition.

This study suggests that a moderate application of lime can be successful in stimulating seedling growth. Gypsum had no effect on seedling growth. It can be concluded that this lime-induced growth stimulation is directly related to the improved soil fertility status, and the alleviation of Al toxicity and acid stress, resulting in a better foliar nutrition. The impact of liming on fine roots, as a consequence, was not limited to a stimulation of the total amount of fine roots, but also improved the root uptake performance.

Introduction

Soil acidification has a negative effect on fine root development (Rost-Siebert 1983, Marschner 1991). High concentrations of Al, N or protons, and low cationic:Al and cationic:N ratios in the soil solution inhibit root growth, damage root tissues or lead to impaired uptake

(Rost-Siebert 1983, Göransson and Eldhuset 1987, Ljungström and Nihlgård 1995). A decrease in root growth results in a low specific root length (Olsthoorn *et al.* 1991) or even mortality of parts of the root system. Where acidification is stratified according to soil depth, roots are often concentrated in the upper organo-mineral layers (A horizons), reflecting avoidance of the acid subsoil layers (Marschner 1991) and the buffering of Al toxicity by organic matter. Liming has been advocated to counterbalance many of the undesirable effects of soil acidification (low pH, Ca and Mg concentrations, high Al concentrations) and their impact on fine root development (Hüttl and Zöttl 1993). Effects of liming on fine root development are reported to be positive (Murach and Schünemann 1985, Schüler and Zwick 1992, Gobran *et al.* 1993), although some state the contrary, depending on site, soil type, form and doses of liming and the time lapse since liming (Persson and Ahlström 1994, Persson *et al.* 1995, Staaf *et al.* 1996).

Earlier results from ten field sites on acidic soil, suggested that liming stimulated fine root development and tree growth of sessile oak (*Quercus petraea* Liebl. M.) (Bakker 1998). The present paper aims to link the *in situ* observations of these ten field sites with the lime-induced changes in the rhizosphere. For this a number of rhizotron experiments have been carried out and a two-tier approach was applied. In the first (indirect) series, the stock of nutrients at the beginning (soil, acorns, litter, lime treatments) and the amount of biomass formed during the experiment (leaves, branches, roots) were determined. In the second (direct) series, a chemical characterization of the rhizosphere soil was carried out at the end of the experiment, while measurements of rhizosphere pH were carried out during the experiment. It was expected that the lime or gypsum-induced changes in the bulk soil and bulk soil solution would react differently in the rhizosphere, thereby improving the uptake conditions, explaining the increased tree growth.

Materials and methods

Experimental treatments

Seedlings of sessile oak were grown in rhizotrons in four successive experiments. Rhizotrons, measuring 55 (length) x 40 (height) x 3.5 cm (width), were filled with an acid brown forest soil (FAO Dystric Cambisol; USDA Dystrochrept) collected in a field liming experiment at La Croix-Scaille (French Ardennes). The oak stand of that trial showed low foliar K and very low foliar Mg and Ca nutrition. The A-horizon (average pH-H_2O 3.8) of 15 cm was put on top of the B-horizon soil (average pH-H_2O 4.4) of 20 cm and both were re-constituted with a density equivalent to field conditions. A control (C) was compared with soils treated with doses of $CaCO_3$ (Lime, L) or $CaSO_4$ (Gypsum, G) equivalent to 1.4 t ha^{-1} CaO. In order to obtain a rapid effect of these applications on root growth, half of the dose of lime or gypsum was mixed with the top A-horizon soil before filling the rhizotrons. The other half was spread on top of a shallow litter-layer of oak leaves. This situation (half of the applied calcium in form of lime incorporated into the soil) corresponds to a period of 20 months after liming if applied to the surface as shown in previous studies on the same soil (Belkacem and Nys 1997).

Three of the experiments, each replicated 4 times, were carried out for 3 to 5 months, whereas the longest lasted 13 months (replicated twice only). The first three experiments (consisting of two short experiments and the long experiment) were carried out with small seedlings (age 4 months). For the fourth (short) experiment acorns (brought to simultaneous germination by a pre-treatment) were used, as seedlings were not available any more. Both the acorns and

seedlings have the same genetic origine (northeastern France). The seedlings from the laboratory nursery were also obtained by acorns and grown on a growth substrate that could easily be removed before replanting the seedlings in the rhizotrons. Before replanting nearly all roots were pruned. In all rhizotrons either three to four seedlings were planted or three to four acorns (average dry weight 1.5 g) sown.

The rhizotrons were placed at an angle of about 30°, so as to induce fine root growth preferentially along one side. All experiments were carried out in the greenhouse. A summary of the initial situation is presented in Table 1 (soil, litter and acorns).

Table 1 Composition of soil layers A and B, litter and acorns used for the experiments with sessile oak (*Quercus petraea*) seedlings, presented as averages over n repetitions, respectively (* = missing value).

stratum	n	pH H_2O	pH KCl	K	Ca	Mg	Na	Mn	H^+	Al^{3+}	BS
				$cmol_c\ kg^{-1}$							%
A-layer	3	3.79	2.88	0.22	0.91	0.27	0.06	0.14	1.58	4.23	21.6
B-layer	3	4.54	3.97	0.12	0.01	0.02	0.04	0.06	0.00	3.18	7.3
		S	P	K	Ca	Mg	Mn	Al			
		$mmol_c\ g^{-1}$									
litter	2	0.10	0.09	0.03	0.35	0.05	0.05	0.06			
acorns	10	0.02	*	0.22	0.04	0.04	0.00	0.00			

Sampling procedure

Seedling growth, root growth and soil analysis (bulk and rhizosphere) were determined at the end of each experiment. Seedlings were cut at the root collar and the following growth parameters were assessed: number of leaves, dry weight of leaves, stem diameter, stem weight and height of seedling. Sub-samples of leaves and stems were analysed for their element content. Dry weight was determined after drying at 65°C to constant weight. Roots were sampled destructively on opening the rhizotrons and they were collected separately for both soil layers. The roots were separated from the soil by wet sieving with tapwater over two consecutive sieves (4 and 2 mm mesh size), followed by floating the roots collected from the sieves in a bin filled with water. Dead roots were separated from living roots using general visible criteria: resilience, brittleness, colour of bark and xylem (Vogt and Persson 1991), the reliability of which was confirmed by observations under a binocular microcope. Roots were separated into fine (< 2 mm diameter) and coarse (> 2 mm) roots. Dry weight of roots was assessed by drying at 105°C to constant weight and length was determined by the line intersection method (Tennant 1975). The element contents of fine roots were analysed on subsamples of the live roots, dried at 65°C to constant weight.

Soil adhering to the roots was collected and formed the 'rhizosphere' soil fraction. For this, only roots of a comparable size (< 2 mm) were used. Rhizosphere soil was obtained by gently shaking the fine roots until only small amounts of soil remained adhered to the roots (Hendriks and Jungk 1981, Olsthoorn *et al.* 1991). Roots were air dried for some hours before the rhizosphere soil was brushed off. Bulk soil was sampled at random throughout every rhizotron, but not in the vicinity of roots. Soil solution was sampled during the experiment using rhizon soil moisture samplers (Eijkelkamp BV, Giesbeek, the Netherlands, reference 19.21.05). The rhizons (length 10 cm, outer diameter 2.3 mm) were inserted horizontally in both A and B-layers after boring small holes in the plexiglass. After installation and a contact time of several days, small vacuum-tubes were connected to the outer edge of the rhizons using injection

needles and were left overnight in order to collect a sufficient sample volume (generally between 2 to 7 ml). Rhizosphere pH was determined using micro-electrodes (outer diameter of the tip of the electrode and reference electrode 0.5 to 1.0 mm) with agar of a pH comparable to the soil pH (pH around 4) as a contact medium between the electrode and the soil. During the pH measurements, the selected rhizotron was placed horizontally and opened. On suitable roots (measurable over a 4 to 5 cm length) small pieces of agar (size approx. 4 x 4 mm, thickness about 2 mm) were put at regular distances from the root tip before measuring the pH at these localities, with the reference electrode placed in the vicinity of the measurement localities (Gijsman 1990).

Sample processing

Soil samples were air-dried and then sieved at 2 mm. 0.5 *M* NH_4Cl-exchangeable Al, Ca, Mg, K, Mn and Na (Trüby 1989) were determined by ICP (emission spectrometry), exchangeable acidity by automatic titration (Trüby 1989), and pH-KCl and pH-H_2O on a 1:2.5 dilution basis with pH-electrodes. Concentrations were expressed as oven-dried (105°C) weights. Cation Exchange Capacity (CEC) was defined as the sum of exchangeable Mn, Mg, Ca, Na, K, plus titrable Al^{3+} and H^+ (Espiau and Pedro 1980). Base saturation was defined as the proportion of exchangeable Mn, Mg, Ca, Na and K in relation to total CEC. Soil solution analysis was performed by ICP (S, Mn, Mg, Al, Ca, Na, K) and colorimetry (Technicon Autoanalyzer) for nitrate and ammonium. For chemical analyses of foliage, stems and live fine-roots, subsamples were pretreated with peroxide (H_2O_2), then mineralized with $HClO_4$ and analysed by ICP. The acorns were mineralized by HCl after consecutive ignition up to 500°C, then analysed by ICP.

Data analysis

All statistics were calculated with Unistat 4.0 software (Unistat Ltd 1995). Distribution was tested for normality and wherever necessary values were log transformed to improve the distribution. The three short experiments were regrouped prior to analysis while the long experiment was analysed separately if this was feasible according to number of repetitions. The one experiment for which acorns were used in stead of pruned seedlings, was not analysed separately, as the genetic origin was comparable and the amount of roots formed was not different from that in the other experiments. The above-ground parameters, seedling growth and foliar composition were analysed per seedling by a Two-Way ANOVA for treatment and experiment effects for both the short experiments and the long experiment, followed by an ANOVA for treatment effects per individual experiment. The below-ground parameters, soil, solution and roots were analysed per rhizotron by a Three-Way ANOVA for effects of treatment, soil layer and experiment for the set of data of the three short experiments. This was followed by a Two-Way ANOVA for treatment and soil layer for each single experiment. For the long experiment, treatment and soil layer effects were only tested for the soil and fine root mineral concentration data, as number of replications was too low elsewhere. As there was quite some variation in absolute mean values of the three short experiments with regards to shoot:root ratios and also the amount of mineral elements immobilized in the biomass of the plants (summed values per rhizotron), some further statistical analyses were carried out on weighted values. For this, the original values shoot:root values were divided by the mean value of the individual experiment. Similarly, for the total amount of elements immobilized per rhizotron, the values were weighted, dividing them by the number of trees, in order to avoid an effect due to the different number of seedlings. An ANOVA was then carried out on these standardized values (shoot:root and quantity of immobilized mineral elements). Wherever treatment effects were significant, the Student-Newman-Keuls test was used to determine the significantly different treatments.

Table 2 Effects of liming and gypsum treatments on seedling growth; presented are n = number of seedlings and mean values of seedling height (H in cm), seedling diameter (D in mm), number of leaves (Nl), dry weight of leaves (Wl in g seedling^{-1}), dry weight of stem and branches (Wst in g seedling^{-1}), total shoot dry weight (Wtot in g seedling^{-1}). The different letters indicate significant treatment effects at $p<0.05$ level (st.errors in italic).

Treatment	n	H		D		Nl		Wl		Wst		Wtot	
short experiments (3 to 5 months)													
Control	35	13.2**b**	*0.9*	3.7**b**	*0.2*	14**b**	*1.0*	0.70**b**	*0.1*	0.40**b**	*0.1*	1.1**b**	*0.2*
$CaCO_3$	34	17.3**a**	*1.4*	5.4**a**	*0.5*	21**a**	*1.6*	1.4**a**	*0.2*	0.74**a**	*0.1*	2.1**a**	*0.3*
$CaSO_4$	32	13.6**b**	*1.0*	3.7**b**	*0.2*	14**b**	*1.2*	0.76**b**	*0.1*	0.45**b**	*0.1*	1.2**b**	*0.1*
long experiment (13 months)													
Control	6	17.9	*4.0*	5.5	*0.3*	19	*3.1*	1.5	*0.3*	1.1	*0.3*	2.6	*0.6*
$CaCO_3$	6	19.2	*3.3*	6.2	*1.1*	28	*9.4*	1.7	*0.6*	1.2	*0.5*	2.9	*1.1*
$CaSO_4$	6	13.2	*0.8*	6.3	*0.3*	19	*5.5*	1.1	*0.3*	0.8	*0.2*	1.9	*0.5*

Results

Plant growth

Table 2 presents the overall treatment effects on above-ground growth. Generally, the limed seedlings grew significantly more in the short experiments than the seedlings in the control and gypsum treatments. This was also true for each single individual short experiment, and in the long experiment the tendency - although not significant - is the same. The lower seedling number in the $CaSO_4$ treatment is mainly the result of the experiment with acorns, and could suggest a lower seedling survival due to less favourable conditions for root development in the early stages of seedling establishment. Also, the seedling perfomance in the long experiment seems to decline for the $CaSO_4$ treatment as compared to the short experiments, but this is not significant. So, the lime treatment increased above-ground growth, whereas the gypsum treatment had no effect, or perhaps even a slightly negative effect.

Table 3 Effects of lime and gypsum applications on fine root biomass (FRB sum of A and B layer in g rhizotron^{-1}), fine root length (FRL sum of A and B layer in m rhizotron^{-1}) and specific root length (per layer in m g^{-1}); with standard errors in italic (no significant overall effects for the short experiments; the long experiment was not tested due to low sample number).

Treatment	n	FRB		FRL		SRL (A)		SRL (B)	
short experiments (3 to 5 months)									
Control	12	1.91	*0.33*	24.1	*3.5*	12.5	*1.8*	20.6	*3.7*
$CaCO_3$	12	2.24	*0.32*	34.5	*4.8*	15.0	*1.4*	20.5	*3.6*
$CaSO_4$	12	1.98	*0.39*	25.4	*3.7*	15.4	*2.9*	23.6	*4.8*
long experiment (13 months)									
Control	2	2.48	*0.18*	37.0	*0.4*	14.9	*4.6*	16.8	*3.4*
$CaCO_3$	2	3.02	*0.41*	42.7	*7.9*	16.2	*1.7*	12.9	*0.2*
$CaSO_4$	2	1.90	*0.05*	32.8	*3.8*	16.0	*0.5*	19.2	*3.4*

The root system was analysed per rhizotron, thereby decreasing the number of replicate samples, since it was not feasible to attribute the roots to each single seedling. Table 3 presents the overall means for fine root biomass, fine root length and specific root length for the short and long experiments. Liming seems to have stimulated fine root length and both liming and gypsum applications appear to have increased specific root length in the A-layer, but this was

not significant on an overall basis. Only in one of the short experiments this lime-induced stimulation of fine root length and specific root length was significant at $p<0.05$. Similar to the observations on seedling growth, the $CaSO_4$ treatment tends to fell back in the longest experiment as concerns fine root biomass and length. About half of all root biomass and root length was formed in the A-layer and half in the B-layer.

There were no treatment effects on coarse roots (data not presented). The live/dead ratio of the fine roots (Figure 1), based only on a few replicate samples in the long experiment (not assessed for gypsum), was significantly higher in the limed rhizotrons (7.2 ± 1.2) than in the control (3.6 ± 0.4) (values are means $\pm$ standard error).

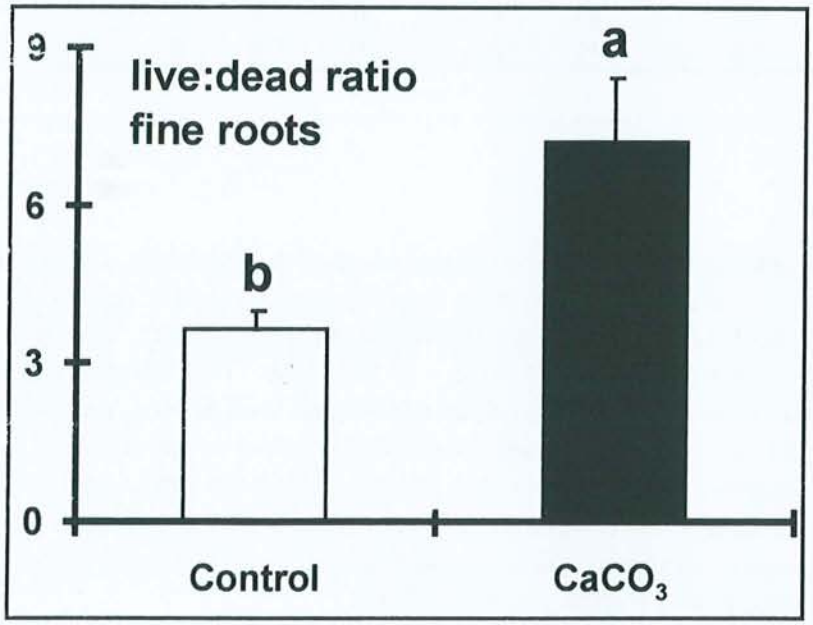


Figure 1 Live:dead ratio of fine roots (< 2 mm diameter) on a weight basis (after 13 months); the letters indicate a significant treatment effect at $p<0.05$).

In Table 4 the effects of the treatments on the foliar nutrition and fine root concentrations are presented. In the short experiments, liming significantly increased foliar Ca concentration, foliar Ca/Al ratio while lowering Al concentration. Gypsum significantly increased N nutrition while significantly lowering Mg nutrition. In the long experiment the only significant effect was an increase of the Mg concentration in the foliage by liming. The element concentrations in the fine roots did not show as many significant treatment effects. Liming significantly increased Ca concentration in the A-layer and the gypsum application resulted in significantly higher S concentrations in the B-layer and lower Mn concentrations in the fine roots of the A-layer. In the long experiments (data not shown) treatment effects were not tested (n=2), but mineral concentrations in the fine roots were in the same range as in the short experiments. The element concentrations of the coarse roots only revealed lower Al concentrations after liming and gypsum as compared to the control.

Table 4 Effect of lime and gypsum applications on foliar mineral concentrations (in the short experiments based on 11, 10 and 8 seedlings for C, L and G, respectively, and in the long experiment on 6, 6 and 5 seedlings, respectively) and root mineral concentrations (based on 4 rhizotrons each for the short experiments; the long experiment is not presented) in g kg^{-1} dry weight (letters indicating significant differences at $p<0.05$; st.errors in italic).

	N		S		P		K		Ca		Mg		Mn		Al		Ca/Al	
	g kg^{-1}																mol/mol	
Foliage: short experiments (3 to 5 months)																		
Control	23.8**b**	*1.1*	1.9	*0.2*	1.2	*0.3*	10.1	*1.7*	5.2**b**	*0.3*	1.5**a**	*0.1*	4.2	*0.5*	0.2**a**	*0.0*	22.7**b**	*2.2*
$CaCO_3$	23.5**b**	*0.7*	1.7	*0.1*	1.3	*0.1*	7.9	*0.3*	7.0**a**	*0.7*	1.3**a**	*0.1*	4.0	*0.2*	0.1**b**	*0.0*	39.9**a**	*5.2*
$CaSO_4$	27.2**a**	*1.5*	2.0	*0.1*	0.8	*0.1*	6.0	*0.4*	5.3**b**	*0.4*	0.9**b**	*0.1*	4.4	*0.4*	0.2**a**	*0.0*	18.5**b**	*1.1*
Foliage: long experiment (13 months)																		
Control	28.4	*1.1*	1.9	*0.1*	1.0	*0.3*	7.0	*0.3*	3.21	*0.5*	1.4**b**	*0.1*	1.9	*0.1*	0.1	*0.0*	75.8	*11.7*
$CaCO_3$	28.1	*1.2*	2.0	*0.1*	1.6	*0.1*	7.9	*0.4*	4.72	*0.4*	1.7**a**	*0.1*	2.1	*0.0*	0.1	*0.0*	107	*8.3*
$CaSO_4$	30.8	*1.7*	1.7	*0.2*	1.5	*0.3*	6.9	*0.7*	3.92	*0.4*	1.3**b**	*0.2*	1.8	*0.3*	0.1	*0.0*	73.8	*3.9*
Fine-roots, A-layer (short experiments only)																		
Control	12.1	*1.3*	1.79	*0.3*	1.3	*0.3*	7.3	*0.5*	3.1**b**	*0.5*	1.4	*0.1*	0.6**a**	*0.0*	4.3	*0.7*	0.54	*0.15*
$CaCO_3$	16.9	*2.5*	1.88	*0.4*	1.5	*0.3*	7.4	*0.5*	4.4**a**	*0.2*	1.6	*0.1*	0.5**ab**	*0.1*	7.6	*1.6*	0.45	*0.08*
$CaSO_4$			2.78	*0.3*	1.5	*0.2*	7.1	*0.5*	3.3**b**	*0.1*	1.6	*0.2*	0.4**b**	*0.1*	6.5	*0.9*	0.36	*0.04*
Fine-roots, B-layer (short experiments only)																		
Control	14.4	*1.4*	1.7**b**	*0.2*	0.8	*0.1*	7.4	*1.8*	2.3	*0.3*	1.5	*0.1*	0.8	*0.0*	8.8	*1.0*	0.18	*0.02*
$CaCO_3$	15.2	*0.9*	1.5**b**	*0.1*	0.9	*0.1*	4.3	*2.2*	3.0	*0.3*	1.4	*0.1*	0.8	*0.1*	10.7	*1.7*	0.20	*0.02*
$CaSO_4$	16.2	*0.5*	2.6**a**	*0.2*	1.2	*0.3*	7.1	*0.2*	3.0	*0.3*	1.6	*0.1*	0.7	*0.1*	10.1	*0.6*	0.21	*0.02*

Table 5 presents the total mineral element content in the seedlings (shoot + root) in the 4th, short, experiment only (4 rhizotrons each). Since the number of seedlings was different for the treatments, the summed content values were divided by the number of seedlings. An ANOVA on these summed content values per seedling per rhizotron, showed liming to significantly increase total content of P, Mg, Ca and K as compared to the control. Both liming and gypsum increased S content as compared to the control. The percentage allocation to the shoot is significantly increased by liming for S, P and K as compared to the control (Table 6). Mg allocation was significantly higher after liming when compared to the gypsum treatment.

Table 5 Total amount of elements in the seedlings in mg $seedling^{-1}$, after five months of growth as a function of lime or gypsum treatments based on only one of the short experiments (small letters denoting significant treatment effects).

treatment	S		P		K		Ca		Mg		Mn		Al	
Control	9.94**b**	*1.9*	9.29**b**	*2.5*	27.0**b**	*6.1*	16.0**b**	*4.1*	4.98**b**	*1.1*	8.69	*2.5*	8.91	*2.8*
$CaCO_3$	18.6**a**	*1.3*	24.5**a**	*2.0*	52.0**a**	*6.0*	42.3**a**	*5.4*	9.60**a**	*0.8*	15.2	*3.0*	14.2	*1.8*
$CaSO_4$	20.2**a**	*2.6*	13.3**b**	*2.6*	30.9**b**	*5.3*	23.4**b**	*4.4*	6.40**ab**	*1.2*	10.3	*2.2*	11.4	*2.8*

Table 6 Percentage allocation of nutrients to the shoot after five months of growth based on only one of the short experiments (values are averages over 4 rhizotrons; letters denoting significant differences).

treatment	S	P	K	Ca	Mg	Mn	Al
Control	0.43**b**	0.40**b**	0.42**b**	0.59	0.42**ab**	0.73	0.02
$CaCO_3$	0.56**a**	0.57**a**	0.53**a**	0.64	0.51**a**	0.79	0.02
$CaSO_4$	0.33**b**	0.43**b**	0.37**c**	0.51	0.32**b**	0.71	0.03

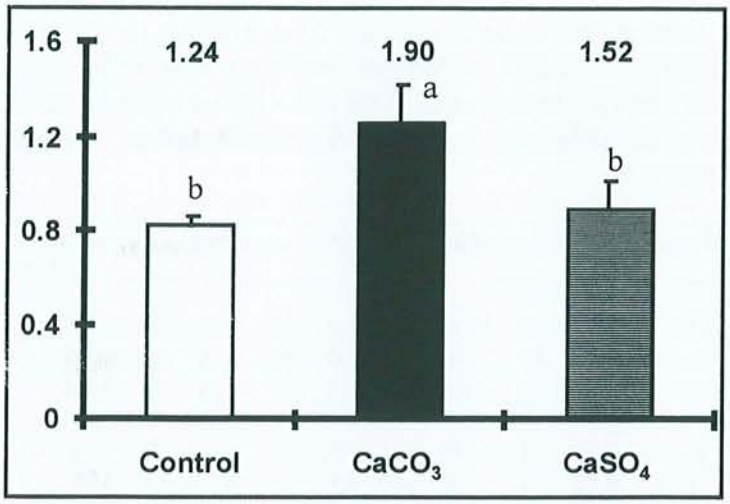


Figure 2 Shoot:root ratios summed for the three short experiments (standardized values); values indicated in the figure are the non-standardized means of the three experiments (the letters indicate significant treatment effects at $p<0.05$).

In Figure 2 the overall effects (for the three short experiments) on shoot:root (dry weight) ratio are presented (standardized values). For the non-standardized values, shoot:root ratios (means $\pm$ standard errors) ranged from 1.24 ± 0.17, 1.52 ± 0.39 to 1.90 ± 0.41 for the control, gypsum and liming treatments, respectively. The differences between the non-standardized values were not significant when regrouping the three short experiments, but in the last experiment (with acorns), liming had a significantly higher shoot:root ratio than the gypsum and the control treatment. Since variation between the experiments was considerable, perhaps related to the fact that the latter experiment was carried out with acorns, a standardization was applied by dividing the values by the mean of each experiment (Figure 2). On the basis of these standardized values, liming significantly ($p<0.05$) increased the shoot:root ratio.

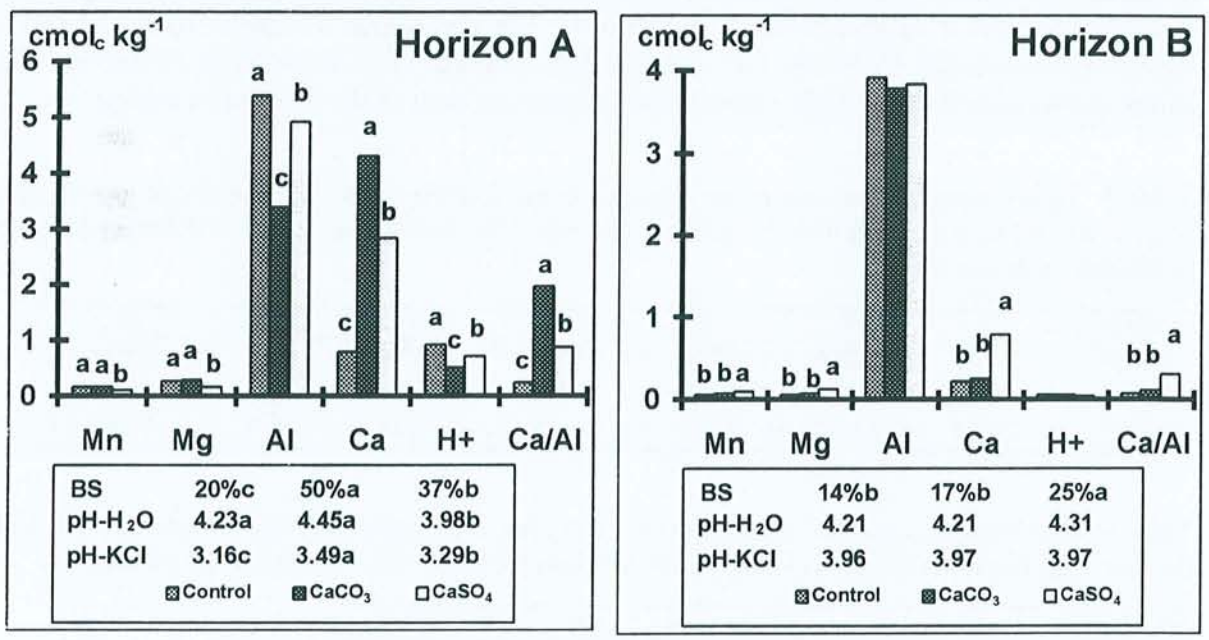


Figure 3 Effects of lime and gypsum applications on the bulk soil in the A and B-layers (letters indicating significant treatment effects at at least $p<0.05$; Na and K not presented).

The soil

Figure 3 presents the treatment effects for the bulk soil. Liming significantly enhanced exchangeable Ca concentration, CEC, base saturation and Ca/Al ratio in the A-layer, while significantly decreasing exchangeable Al and H^+. Gypsum significantly increased exchangeable Ca, base saturation and Ca/Al ratio in both A and B-layers. In the A-layer, gypsum significantly increased CEC and decreased exchangeable Mn, Mg and Al, while in the B-layer exchangeable Mn and Mg were significantly increased. Concentrations of Na (0.16 and 0.17 $cmol_c\ kg^{-1}$ in A and B, respectively) and K (0.32 and 0.25 $cmol_c\ kg^{-1}$, respectively) were not affected by the treatments. Effects on soil pH were limited to the A-layer, with gypsum showing a significantly lower pH-H_2O relative to both the other treatments, and for pH-KCl, significant increases for both applications ($CaCO_3$>$CaSO_4$>control). These results reflect the higher solubility of the gypsum product as compared to the lime product, resulting in a greater shock reaction and reactivity extending to a greater soil depth, displacing elements like Mn, Mg and Ca from the A to the B-layers. The effects of the treatments on the concentrations in the rhizosphere were similar, but weaker than those in the bulk soil.

Table 7 Effect of lime and gypsum applications on exchangeable elements in bulk and rhizosphere: the rhizospheric gradient based only on the short experiments (different letters denoting significant differences at $p<0.05$ between bulk and rhizosphere soil).

	K		Ca		Mg		Na		Mn		H^+		Al		Ca/Al	
	$cmol_c\ kg^{-1}$														mol/mol	
A-layer (short experiments only)																
Control bulk	0.31**b**	*0.01*	0.83	*0.03*	0.27	*0.01*	0.06**b**	*0.01*	0.16**a**	*0.00*	0.85	*0.04*	5.40**b**	*0.11*	0.23**a**	*0.01*
Control rhizo	0.41**a**	*0.03*	0.83	*0.10*	0.35	*0.06*	0.28**a**	*0.07*	0.13**b**	*0.01*	1.03	*0.13*	6.06**a**	*0.19*	0.17**b**	*0.02*
$CaCO_3$ bulk	0.29**b**	*0.01*	4.32**a**	*0.18*	0.30	*0.01*	0.09**b**	*0.01*	0.17	*0.02*	0.47**b**	*0.04*	3.44**b**	*0.15*	1.94**a**	*0.15*
$CaCO_3$ rhizo	0.38**a**	*0.04*	3.02**b**	*0.26*	0.35	*0.05*	0.25**a**	*0.04*	0.13	*0.01*	0.79**a**	*0.13*	4.95**a**	*0.22*	0.92**b**	*0.14*
$CaSO_4$ bulk	0.27**b**	*0.01*	2.84	*0.15*	0.17**b**	*0.02*	0.06**b**	*0.01*	0.11	*0.01*	0.68	*0.04*	4.97**b**	*0.15*	0.86**a**	*0.03*
$CaSO_4$ rhizo	0.40**a**	*0.04*	2.62	*0.15*	0.27**a**	*0.05*	0.18**a**	*0.03*	0.12	*0.01*	0.82	*0.16*	5.44**a**	*0.16*	0.66**b**	*0.03*
B-layer (short experiments only)																
Control bulk	0.17**b**	*0.01*	0.23	*0.04*	0.07**b**	*0.01*	0.07**b**	*0.02*	0.07**b**	*0.01*	0.06	*0.02*	3.95	*0.08*	0.09	*0.02*
Control rhizo	0.36**a**	*0.05*	0.34	*0.07*	0.20**a**	*0.05*	0.34**a**	*0.08*	0.11**a**	*0.01*	0.08	*0.03*	3.96	*0.10*	0.07	*0.01*
$CaCO_3$ bulk	0.17**b**	*0.01*	0.29**b**	*0.02*	0.08**b**	*0.01*	0.10**b**	*0.02*	0.07**b**	*0.01*	0.06	*0.02*	3.87	*0.05*	0.11	*0.01*
$CaCO_3$ rhizo	0.32**a**	*0.03*	0.48**a**	*0.06*	0.20**a**	*0.04*	0.27**a**	*0.04*	0.14**a**	*0.02*	0.08	*0.03*	3.91	*0.12*	0.14	*0.02*
$CaSO_4$ bulk	0.20**b**	*0.01*	0.85	*0.23*	0.13**b**	*0.01*	0.08**b**	*0.01*	0.10**b**	*0.01*	0.04	*0.02*	3.84	*0.14*	0.31	*0.06*
$CaSO_4$ rhizo	0.33**a**	*0.03*	0.86	*0.06*	0.27**a**	*0.05*	0.18**a**	*0.03*	0.14**a**	*0.01*	0.08	*0.03*	3.81	*0.13*	0.29	*0.02*

The differences between bulk and rhizosphere soil are presented in Table 7. As can be seen (and also in Figure 3) the liming and gypsum treatments affected overall concentrations in bulk and rhizosphere, but not that much the gradient between bulk and rhizosphere, meaning that these gradients were comparable for all three treatments for most elements. In a general way, most echangeable elements were more concentrated in the rhizosphere than in the bulk soil, regardless of treatment or soil layer (not significant everywhere). The most important exceptions to this are lower values in the rhizopshere of exchangeable Mn (significant only for the control) and Ca (significant only for liming), as well as the Ca/Al ratio (significant for both lime and gypsum treatment), in the A-layer as compared to the bulk soil. The CEC did not

differ significantly between bulk and rhizosphere soil, neither in the A nor in the B-layer. Base saturation was significantly lower in the rhizosphere in the A-layer after liming and higher in the B layer for the control and the liming treatment, as compared to the bulk soil. So, the liming and gypsum treatments mainly affected overall soil chemistry of the bulk soil and thereby the rhizosphere soil chemistry, whereas effects on the gradient between bulk and rhizosphere were limited to some effects on base saturation, exchangeable Ca and Ca/Al ratio in the A-layer. The significantly lower values of Ca in the liming treatment in the A-layer, could suggest a relatively high uptake of Ca here as compared to the other two treatments. This is confirmed by the observation of higher Ca tissue concentrations and contents (Tables 4 and 5).

Table 8 Effects of treatments on soil solution based only on the short experiments (standard errors in italic and significant differences indicated by different letters).

	n	pH	Ca		Mg		Mn		Al		NO_3^-		NH_4^+		Ca/Al
			$mmol_c\ l^{-1}$												mol/mol
A-layer															
Control	18	3.85**b**	0.31**c**	*0.04*	0.19**b**	*0.03*	0.07**b**	*0.01*	0.29**b**	*0.01*	1.76**b**	*0.35*	2.68**b**	*0.27*	1.55**c** *0.17*
$CaCO_3$	17	4.12**a**	1.51**b**	*0.08*	0.32**b**	*0.02*	0.11**b**	*0.01*	0.20**b**	*0.01*	3.18**a**	*0.14*	2.75**b**	*0.14*	11.4**a** *0.51*
$CaSO_4$	16	3.46**c**	4.73**a**	*0.31*	0.69**a**	*0.08*	0.34**a**	*0.03*	1.07**a**	*0.11*	0.48**c**	*0.07*	4.06**a**	*0.24*	7.38**b** *0.56*
B-layer															
Control	17	3.98**b**	0.99**b**	*0.07*	0.53**b**	*0.03*	0.46**b**	*0.02*	0.88	*0.08*	3.83**a**	*0.05*	1.51**b**	*0.19*	1.80**b** *0.11*
$CaCO_3$	13	3.97**b**	1.25**b**	*0.06*	0.57**b**	*0.03*	0.46**b**	*0.03*	1.20	*0.13*	3.94**a**	*0.03*	1.33**b**	*0.18*	1.70**b** *0.12*
$CaSO_4$	15	4.06**a**	1.99**a**	*0.23*	0.87**a**	*0.06*	0.56**a**	*0.03*	1.10	*0.10*	3.36**b**	*0.23*	2.34**a**	*0.25*	2.97**a** *0.41*

The soil solution composition is presented in Table 8. Generally the gypsum application resulted in the highest solution concentrations (Mn, Mg, Ca, Al, NH_4^+) in both soil layers. The difference in the form of nitrogen is remarkable: a significant increase of NO_3^- by liming as compared to the control treatment (A-layer) and an overall decrease due to the gypsum treatment in both layers as compared to the other treatments. Conversely, gypsum significantly increased NH_4^+ concentration in both layers. Again the higher solubility (leading more immediately to higher solution concentrations to a greater depth) of gypsum as compared to the lime product, is very clear. Whereas $CaCO_3$ had more effect on pH and Ca/Al ratio in the A-layer, the opposite was true in the B-layer. S concentrations increased logically due to $CaSO_4$ application. Na (0.27 and 0.26 $mmol_c\ l^{-1}$ for A and B-layers, respectively) and K (0.43 and 0.35, respectively) were not significantly affected by the treatments.

In Figure 4 the effects of the treatments on the rhizosphere pH are shown, based on comparisons from measured pH values at the rhizoplane with values obtained in the bulk soil at 1 cm from the root. It can be seen that the pH at the root tip is higher (sign. at $p<0.05$) than the pH of bulk soil close to the tip for the control and liming treatment. Furthermore, liming affected the extent of the zone where these differences occur along the axis of the root. The increase of the pH in the rhizosphere was significant ($p<0.05$) even at 2 cm from the root tip. The gypsum treatment had no significant effect on the rhizosphere pH at all. These observations suggest a different uptake balance of cations and anions according to the treatments, perhaps more favourable uptake conditions (over a greater part of the root length) after liming.

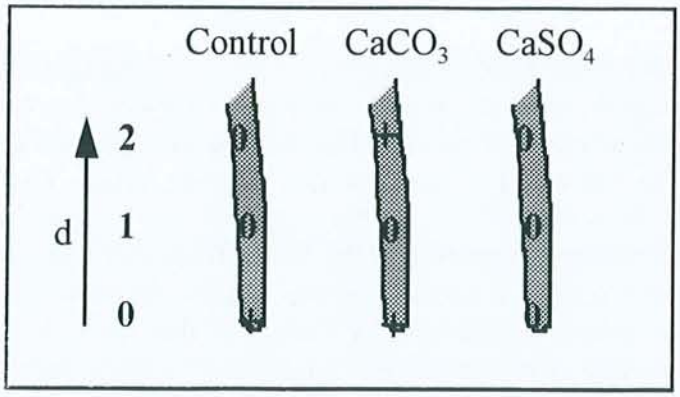


Figure 4 Effects of liming and gypsum applications on the pH at the rhizoplane of fine roots of the B horizon as a function of the distance 'd' from the root apex in cm (presented only up to 2 cm from the apex) Indicated with are pH values that were significantly higher at $p<0.05$ at the rhizoplane as compared to the bulk soil at that particular point (+) or not significantly different (0) between the rhizoplane and bulk soil.

Discussion

Plant growth

In the present work liming consistently and significantly stimulated seedling growth throughout the experiments. Considering the very low levels of Ca^{2+} and Mg^{2+} , and low levels of K^+ in the soil used for the experiments, an addition of Ca, a limiting nutrient, was expected to increase shoot growth. Liming, especially when it also affects the N availability, is known to stimulate seedling growth (Hüttl and Zöttl 1993, Gobran *et al.* 1993, Belkacem and Nys 1995). In the present study, root growth also appeared to be stimulated by lime (Table 3), but less so than the stimulation of shoot growth. Effects on fine root length were more consistent than those on fine root weight, so that specific root length tended to be increased by liming. Due to this higher stimulation of the shoot compared to the root, shoot:root ratio increased as a result of liming. This is similar to the observations by Gobran *et al.* (1993) and Tagliavini *et al.* (1995), but must be considered in relation to the lime-induced stimulation of N-mineralization occurring on the same soil (Belkacem and Nys 1995, 1997), which is known to increase shoot:root ratio (Seith *et al.* 1996, Beck 1996).

In contrast to the stimulation of growth by liming, gypsum did not stimulate shoot nor root growth clearly, in spite of the similar doses of Ca added. Gypsum even seems to result in a lower survival in the one experiment where seedlings were grown directly from acorns, or to decrease (not-significantly) above- and below-ground seedling growth in the longest experiment (13 months). This would suggest a more hostile rooting environment, perhaps leading to a higher mortality of roots and a lower growth over time. Unfortunately, the amount of dead roots was not assessed in the gypsum application, so this could not be verified in this rhizotron experiment. In the field trial on the same substrate, fine root mortality did not significantly differ between the gypsum and the liming treatment (Bakker 1998) and both had a lower mortality than the control. Other studies indicated that ammonium-sulphate increased fine root necromass (Majdi and Rosengren-Brinck 1994) or lowered fine root vitality (Clemensson-Lindell and Persson 1995), and that low live/dead root ratios are a result of high Al concentrations and root damage (Gobran *et al.* 1993, Persson *et al.* 1995). The observed higher levels of NH_4^+ (Table 8) and SO_4^{2-} (by means of the application of gypsum) in the soil solution for the gypsum treatment in this work, would agree with these studies.

The observed lime-induced stimulation of live/dead ratios of fine roots (Fig. 1), should thus be interpreted in terms of better health and higher survival. Such an increase in survival can be accompanied by lower fine root production, as observed after N-free fertilization (Persson *et al.* 1995), but higher survival can also be the result of nutrient rich patches, where root longevity is higher (Robinson 1994). One may speculate about the origin of this apparently higher mortality in the gypsum and control treatments relative to the liming treatment. Higher mortality of fine roots could be an adaptation to high Al toxicity, leaving behind large amounts of Al in the dying roots. The absence of growth stimulation by $CaSO_4$ in this work is in contrast with the work of Carvalho and Van Raij (1997), who reported equal or slightly higher growth stimulation by $CaSO_4$ than $CaCO_3$ of shoot and root growth for maize as compared to the control. This difference could be related to the fact that maize, a plant species, has more difficulties in growing into an acid subsoil as compared to oak seedlings, so that the beneficial effect of $CaSO_4$ (higher Ca activity, Al complexation by sulfate) is more important in their work.

The observed concentrations of nutrients in foliage (Keltjens and Van Loenen 1989, Ljungström and Nihlgård 1995) and fine roots (Yin *et al.* 1991, Majdi and Rosengren-Brinck 1994, Persson *et al.* 1995) in this study are in the range of values commonly reported for other tree species, despite the fact that part of the fine root values in these studies are based on coniferous species. Only the foliar levels of Ca, Mg and P are somewhat low, especially for gypsum in the case of Mg, and P (Bonneau 1995). The significant increases of Ca in fine roots and foliage by liming and of S in roots by gypsum, were expected. Such increases of foliar levels of Ca after lime and Mg in the case of dolomitic lime, are commonly observed (Ljungström and Nihlgård 1995, Van Praag *et al.* 1997). The fact that gypsum did not improve Ca, but increased N while decreasing Mg nutrition, was more unexpected. This probably reflects the higher concentrations of Al^{3+} and NH_4^+ in the soil solution or at the adsorption sites of the root apoplasm, reducing uptake of Ca^{2+}, Mg^{2+} and K^+ (Keltjens and Van Ulden 1987, Keltjens and Van Loenen 1989, Majdi and Rosengren-Brinck 1994, Ljungström and Nihlgård 1995, Kölling *et al.* 1997).

Liming significantly enhanced total uptake of S, P, Mg, Ca and K, and percentage allocation of S, P and K to the shoot. In contrast, gypsum only stimulated total S uptake, but not percentage allocation to the shoot. This higher allocation to the shoot by liming confirms other observations on increased allocation of nutrients such as P to the shoot (Gobran *et al.* 1993), or a general increase in biomass (carbon) allocation to the shoot when nutrient availability increases (Ericsson 1995). In the present study, despite a significantly higher proportion of biomass allocated to the roots in the control and gypsum treatment as compared to the liming treatment, uptake (total content) was higher in the liming treatment, except for S in the gypsum treatment. On the contrary, liming significantly increased uptake of nutrients (Table 5) as compared to gypsum and in particular the control treatment. Plants with a fertilizer supply in the immediate locality in nutrient limiting soils, have been shown to have very high uptake rates (Robinson 1994). Apparently, availability and accessibility of most cations in sufficient quantities in the liming treatment, permits the seedlings to allocate more of their biomass to shoot growth. Since the gypsum treatment added the same amounts of Ca to the soil, an explanation for the absence of a positive effect on growth, shoot:root and uptake, has to be sought in the difference in bulk and rhizosphere chemistry of soil and solution, impeding uptake and reducing root function.

The soil

The effects of liming and gypsum on the bulk soil and bulk soil solution are comparable to those more generally observed (Belkacem and Nys 1995, 1997). In the soil, the slight increase of CEC is thought to be related to the pH dependent character of the CEC (Bakker *et al.* 1998). The lower concentrations of exchangeable Mn, Mg and Al in the A-layer compared with a significant increase of Mn and Mg in the B-layer, supports the evidence of displacement of these cations by gypsum. The method used for separating rhizosphere from bulk soil may be criticized as being rather approximate, levelling the existing differences between bulk and rhizosphere soil. Nevertheless, the concentration effect of most elements in the rhizosphere is in accordance with the observations by Guan (1997). Such a concentration of nutrients in the rhizosphere is related to higher concentrations of exudates, bacteria and organic matter, but also depends on the rate of uptake and release, the mobility of the ions in the soil and the rate of conversion between available and unavailable forms (Darrah 1993). In the liming treatment, Ca concentration was significantly lower in the rhizosphere, suggesting that uptake was higher than diffusion plus mass flow to the roots.

The solution was affected much more by gypsum than liming as compared to the control. Although Ca concentrations also increased and should have increased Ca availability even more than the liming treatment, gypsum had a negative influence on the soil solution chemistry. First, for Mg and Ca, a shift of the exchangeable ions from the A into the B-layer can be observed, indicating potential leaching losses, and, second, the increase of solution concentrations in both layers of Mn^{2+}, NH_4^+ and Al^{3+}, increases the risk of phytotoxic levels of these ions (Keltjens and Van Ulden 1987, Keltjens and Van Loenen 1989). Aluminium toxicity, but also high acidity, are known to have a detrimental effect on root elongation and can lead to deficiencies of nutrients like Mg as a result of impaired uptake (Marschner 1991). A treatment with ammonium sulphate in Scandinavia (Majdi and Rosengren-Brinck 1994) also resulted in high NH_4^+ concentrations and a reduced Mg and Mn uptake. This antagonism between Mg and NH_4^+ is confirmed by the higher N and lower Mg levels in the foliage of the gypsum treatment in this study.

The effects on root pH confirm the earlier observations on solution, seedling nutrition and plant growth. The liming treatment has the largest effect on root-induced pH increase and the length of the zone where this increase occurs, is larger for the liming treatment. As ammonium and nitrate weigh heavily in the cation/anion uptake balance, this pH increase means a higher NO_3^-/NH_4^+ uptake ratio, or that more OH^-/HCO_3^- ions are excreted into the soil (Darrah 1993, Gijsman 1990, Keltjens and Van Ulden 1987). Gijsman (1990) concluded that the proportion of N taken up as NO_3^- was very important for root growth and the function of Douglas-fir. When the proportion $N\text{-}NO_3^-$ is greater than 65%, there was favourable root growth due to carboxylate and OH^- excretion, between 20 and 65 % alkalinization only occurred at the root tip, and below 20 % physological disturbances occurred (Gijsman 1990). This beneficial effect of NO_3^- uptake compared to NH_4^+ uptake was also reported by Seith *et al.* (1996), who found increased uptake of the cations Ca^{2+}, Mg^{2+} and Mn^{2+} with higher NO_3^- uptake.

In the present work, fine root length was only moderately stimulated by liming, but uptake rate was greatly improved. If mass flow is sufficient to fulfil the needs for uptake of the seedlings, an increased fine root system is expected not to increase uptake. For nutrients that are more generally present in insufficient quantities (or having a limited mobility) in the soil solution such as P, K, NH_4^+ (Yin et al. 1991), an increase of the fine root system, may be effective for increasing uptake. This suggests that the uptake conditions at the uptake sites of the root (root

tips) have improved considerably in the liming treatment, as total amount taken up of nearly all elements was significantly increased, much more than the small increase in fine root length can explain.

Conclusions

Soil chemistry and development of the oak seedlings were affected differently by the control, liming and gypsum treatments. Although both liming and gypsum added the same quantities of Ca to the Ca poor soil, liming was much more effective than gypsum in improving soil and plant fertility status and seedling growth as compared to the control. Whereas liming had more gradual effects, gypsum had a larger and deeper reaching effect on soil and soil solution. It is concluded that the stimulation of seedling growth and nutrition, the higher immobilization and percentage allocation of biomass and nutrients to the shoot by liming, are the result of an improved root environment and function. Nutrient availability is improved and Al toxicity alleviated as a result of liming. Gypsum improved nutrient availability to some extent, but also increased aluminium and ammonium activity, inhibiting the improvement of root function and seedling development.

Acknowledgments
This research was supported by grants of INRA Paris and the Dutch Ministry of Agriculture, Nature Management and Fisheries, Directorate of Science and Knowledge Dissemination. The authors also acknowledge the valuable comments of two anonymous referees to an earlier version of this manuscript.

References

Bakker M R, Nys C, Picard J-F 1998 The effect of liming and gypsum applications on a sessile oak (*Quercus petraea* (M.) Liebl.) stand at La Croix-Scaille (French Ardennes). I. Site characteristics, soil chemistry and aerial biomass. Plant Soil **00**, 1-10.

Bakker M R 1998 The effect of lime and gypsum applications on a sessile oak (*Quercus petraea* (M.) Liebl.) stand at La Croix-Scaille (French Ardennes). II. Fine root dynamics. Plant Soil **00**, 1-13.

Belkacem S and Nys C 1995 Consequences of liming and gypsum top-dressing on nitrogen and carbon dynamics in acid forest soils with different humus forms. Plant Soil 173, 79-88.

Belkacem S and Nys C 1997 Effects of liming and gypsum regimes on chemical characteristics of an acid forest soil and its leachates. Ann. Sci. For. 54, 169-180.

Beck E H 1996 Regulation of shoot/root ratio by cytokinins from roots in *Urtica dioica*: Opinion. Plant Soil 185, 3-12.

Bonneau M 1995 Fertilisation des forêts dans les pays tempérés. Théorie, bases du diagnostic, conseils pratiques, réalisations expérimentales. ENGREF, Nancy. 367 p.

Carvalho M C S and Van Raij B 1997 Calcium sulphate, phosphogypsum and calcium carbonate in the amelioration of acid subsoils for root growth. Plant Soil 192, 37-48.

Clemensson-Lindell A and Persson H 1995 Fine-root vitality in a Norway spruce stand subjected to various nutrient supplies. Plant Soil 168/169, 167-172.

Darrah P R 1993 The rhizosphere and plant nutrition: a quantitative approach. Plant Soil 155/156, 1-20.

Ericsson T 1995 Growth and shoot:root ratio of seedlings in relation to nutrient availability. Plant Soil 168/169, 205-214.

Espiau P and Pedro G 1980 Caractérisation du complexe d'échange des sols acides. Le taux d'acidité d'échange et sa signification pédogénètique sous climat tempéré. Ann. agron. 31, 363-383.

Gijsman A J 1990 Rhizosphere pH along different root zones of Douglas-fir (*Pseudotsuga menziesii*), as affected by source of nitrogen. Plant Soil 124, 161-167.

Gobran G R, Fenn L B, Persson H and Al Windi I 1993 Nutrition response of Norway spruce and willow to varying levels of calcium and aluminium. Fertilizer Research 34, 181-189.

Göransson A and Eldhuset T D 1987 Effects of aluminum on growth and nutrient uptake of *Betula pendula* seedlings. Physiol. Plant. 69, 193-199.

Guan X 1997 Nutrient availability in forest soils. Rhizospheric and sequential leaching studies. PhD-Thesis. Acta Universitatis Agriculturae Sueciae Silvestria 36. Uppsala, Sweden.

Hendriks L and Jungk A 1981 Erfassung der Mineralstoffverteilung in Wurzelnähe durch getrennte Analyse von Rhizo- und Restboden. Z. Pflanzenernähr. Bodenk. 144, 276-282.

Hüttl R F and Zöttl H W 1993 Liming as a mitigation tool in Germany's declining forests - reviewing results from former and recent trials. For Ecol. Manage. 61, 325-338.

Keltjens W G and Van Loenen E 1989 Effects of aluminium and mineral nutrition on growth and chemical composition of hydroponically grown seedlings of five different forest tree species. Plant Soil 119, 39-50.

Keltjens W G and Van Ulden P S R 1987 Effects of Al on nitrogen (NH_4^+ and NO_3^-) uptake, nitrate reductase activity and proton release in two sorghum cultivars differing in Al tolerance. Plant Soil 104, 227-234.

Kölling C, Pauli B, Häberle K-H and Rehfuess K E 1997 Magnesium deficiency in young Norway spruce (*Picea abies* [L.] Karst.) trees induced by NH_4NO_3 application. Plant Soil 195, 283-291.

Ljungström M and Nihlgård B 1995 Effects of lime and phosphate additions on nutrient status and growth of beech (*Fagus sylvatica* L.) seedlings. For. Ecol. Manage. 74, 133-148.

Majdi H and Rosengren-Brinck U 1994 Effects of ammonium sulphate application on the rhizosphere, fine-root and needle chemistry in a *Picea abies* (L.) Karst. stand. Plant Soil 162, 71-80.

Marschner H 1991 Mechanisms of adaptation of plant roots to acid soils. Plant Soil 134, 1-20.

Murach D and Schünemann E 1985 Reaktion der Feinwurzeln von Fichten auf Kalkungsmassnahmen. Allgemeine Forstzeitschrift 40, 1151-1154.

Olsthoorn A F M, Keltjens W G, Van Baren B and Hopman M C G 1991 Influence of ammonium on fine root development and rhizosphere pH of Douglas-fir seedlings in sand. Plant Soil 133, 75-81.

Persson H and Ahlström K 1994 The effects of alkalizing compounds on fine-root growth in a Norway spruce stand in southwest Sweden. J. Environ. Sci. Health, A29(4), 803-820.

Persson H, Majdi H and Clemensson-Lindell A 1995 Effects of acid deposition on tree roots. Ecol. Bull. 44, 158-167.

Praag H J van, Weissen F, Dreze P and Cogneau M 1997 Effects of aluminium on calcium and magnesium uptake and translocation by root segments of whole seedlings of Norway spruce (*Picea abies* Karst.). Plant Soil 189, 267-273.

Robinson D 1994 The responses of plants to non-uniform supplies of nutrients. New Phytol. 127, 635-674.

Rost-Siebert K 1983 Aluminium-Toxizität und -Toleranz an Keimpflanzen von Fichte (*Picea abies* Karst.) und Buche (*Fagus sylvatica* L.). Allgemeine Forstzeitschrift 38, 686-689.

Schüler G and Zwick N 1992 Die Beeinflussung von Feinwurzelmasse und -vitalität eines Kiefernbestandes (*Pinus sylvestris* L.) mit unterständiger Buche (*Fagus sylvatica* L.) durch pflanzenverfügbare Elemente, sowie Veränderungen nach unterschiedlichen Kalkungsmaßnahmen. Mitt. Forst. Versuchsanstalt Rheinland-Pfalz 21, 69-98.

Seith B, George E, Marschner H, Wallenda T, Schaeffer C, Einig W, Wingler A and Hampp R 1996 Effects of varied soil nitrogen supply on Norway spruce (*Picea abies* [L.] Karst.). I. Shoot and root growth and nutrient uptake. Plant Soil 184, 291-298.

Staaf H, Persson T et Bertills U (Eds.) 1996 Skogsmarkskalkning. Resultat och slutsatser från Naturvårdsverkets försöksverksamhet. Naturvärdsverket rapport 4559. Tryck Gotab, Stockholm.

Tagliavini M, Masia A and Quartieri M 1995 Bulk soil pH and rhizosphere pH of peach trees in calcareous and alkaline soils as affected by the form of nitrogen fertilizers. Plant Soil 176, 263-271.

Tennant D 1975 A test of a modified line intersect method of estimating root length. J. Ecol. 63, 995-1001.

Trüby P 1989 Eine Titrationsmethode zur simultanen Bestimmung von H^+ und Aluminium in NH_4Cl-Bodenextrakten. Z. Pflanzenernaehr. Bodenk. 152, 297-300.

Unistat Ltd 1995 Unistat version 4.0 for Windows.

Vogt K A and Persson H 1991 Measuring growth and development of roots. *In* Techniques and approaches in forest tree ecophysiology. Ed. J P Lassoie and T M Hinckley. pp 477-502. CRC Press, Boca Raton.

Yin X, Perry J A and Dixon R K 1991 Temporal changes in nutrient concentrations and contents of fine roots in a Quercus forest. Forest Ecol. Manage. 44, 175-184.

Annexe A (Papier VIII) : *soumis à Plant and Soil*

Soil solution chemistry in the rhizosphere of roots of Sessile oak (Quercus petraea) as influenced by lime

Bakker M R, Dieffenbach A and Ranger J

Key words: liming, micro lysimetry, rhizosphere, rhizotron, sessile oak, soil solution chemistry

Abstract

This study describes the soil solution chemistry in the rhizosphere of fine roots of sessile oak (*Quercus petraea* (M.) Liebl.) grown in rhizotrons. A control was compared with soils treated with an equivalent $CaCO_3$ of 1.4 t ha^{-1} CaO. Solution samples were extracted from the B-horizon using micro suction cups with a suction of ~400 hPa. Two series of experiments were carried out: one irrigated with rain water (age of seedling 2 to 4 months) and one irrigated with demineralized water (age of seedlings 1.5 to 2 months). Half of the sampling points were choosen close to the roots and half in the bulk soil. In both experiments there was generally no rhizospheric gradient after liming. In contrast, in the control, depletion in the rhizosphere occurred for most of the ions studied (Mg, Ca, Al, K, NO_3^-, NH_4^+, Cl^-) in the demineralized water experiment, but this was different when rainwater was used. The latter effect is probably due to the higher solution concentrations in the rainwater experiment but could also be a result of root damage due to low Ca/Al ratios in the rhizosphere solution. It was concluded, that liming improved the chemical composition in the rhizosphere soil solution by increasing overall solute concentration to levels enabling sufficient and easier nutrient uptake by roots.

Introduction

The rhizosphere differs in many aspects from the bulk soil due to higher microbial and fungal activity. Soil solution in the vicinity of the roots is often more favourable than bulk soil (Callot *et al.* 1982, Gobran and Clegg 1996). Some elements are taken up preferentially (more than by mass flow alone) whilst others are taken up less, leading to either depletion or concentration gradients close to the roots (Häussling *et al.* 1988, Marschner *et al.* 1991, Gobran and Clegg 1996, Dieffenbach *et al.* 1996). Exudation and activity of mycorrhizae close to the roots can stimulate biological weathering (Hinsinger *et al.* 1992, Paris *et al.* 1995, Hinsinger and Gilkes 1997, Jongmans *et al.* 1997, Courchesne and Gobran 1997). Often a pH change in the rhizosphere can be attributed to a change in NO_3^-/NH_4^+ uptake ratio (Keltjens and Van Ulden 1987; Gijsman 1990). Root-induced pH changes in the rhizosphere can affect the solubility of Al and thereby its phytotoxicity in the rhizosphere. Aluminium can be complexed by excretion of organic ligands, like citrate (Gahoonia 1993) or malate that are ascribed an Al detoxification effect (Jones and Darrah 1994). Anions also decrease the phytotoxicity of Al in acidic solutions through complexation; Grauer (1993) ranked anions for ameliorative effectiveness as $OH^- > F^- > SO_4^{2-} > Cl^-$. A separate evaluation of bulk and rhizosphere soil and soil solution chemistry, and even further of apical and basal root zones of the rhizosphere, is indispensable for an appropriate prediction of the nutritional status or the risk of Al toxiticity of trees (Marschner *et al.* 1991).

Therefore, the characterization of concentration or depletion gradients in the soil solution of the rhizosphere, caused by nutrient uptake and root exudation, is of importance when

addressing to root function issues. In this study, the objectives were to assess the root function in the rhizosphere of sessile oak (*Quercus petraea* (M.) Liebl.) by using micro suction cups, and to examine the effect of liming on this root function.

Materials and methods

Rhizotrons, 55 (l) x 40 (h) x 3.5 (w) cm, were filled with an acid brown forest soil (FAO Dystric Cambisol; USDA Dystrochrept) collected in a liming experiment in the French Ardennes (Belkacem and Nys 1997). Soil was air-dried and sieved at ~4 mm. The A-horizon (average pH-H_2O 3.8) of 15 cm was put on top of the B-horizon soil (average pH-H_2O 4.4) of 20 cm and both were re-constituted with a density equal to field conditions. A control (Control, C) was compared with soils treated with $CaCO_3$ (Lime, L) at a dosis equivalent to 1.4 t ha^{-1} CaO. In order to obtain a rapid effect of these applications on root growth, half of the dose of lime was mixed with the top A-horizon soil before filling the rhizotrons. The other half was spread on top of a small litter-layer of Oak leaves. This situation (half of the applied calcium in form of lime incorporated into the soil) corresponds to a period of 20 months after liming if applied to the surface as shown in previous studies on the same soil (Belkacem and Nys 1997). After a re-wetting period, 3 to 4 acorns (*Quercus petraea* (M.) Liebl.) were planted and rhizotrons were put at an angle of about 30°, as to induce fine root growth along one of the two sides. The rhizotrons were then covered to the height of the soil profile with black plastic to prevent light effects on root development.

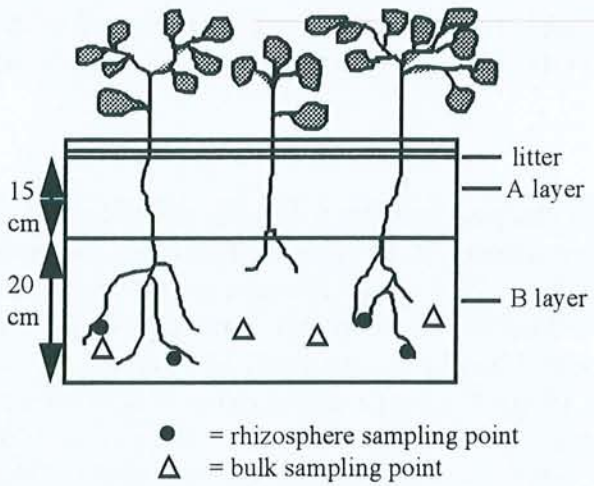


Figure 1 Position of the micro cups in the rhizotrons

Once sufficient root growth had occurred into the B-layer, little holes were bored into the side with preferential root growth. Half of these holes were choosen close to the roots and half in the bulk soil (Figure 1). Small metal pins of dimensions equal to the micro suction cups were used to prepare holes of a depth of a few mm under the plexiglass into the soil. The micro suction cups consisted of a ceramic cell glued into a small rigid tube of polyetheretherketone, PEEK (Göttlein *et al.* 1996, Göttlein and Stanjek 1996, Dieffenbach *et al.* 1997). The ceramic side was inserted in the hole and glue was used to fix the cups to the plexiglass, to keep them in place and to close the hole. The other side, glued into the PEEK, was then attached to flexible tubes, which had been rinsed previously with HCl and destilled water. At the outer end, these flexible tubes were connected again to a small PEEK tube and glued onto a vacuum

collecting device, similar to the one described by Göttlein *et al.* (1996). Likewise, to minimize the evaporation of sample droplets hanging at the capillary outlet, the bottom of the collecting device was filled with destilled water to produce a water-vapour saturated atmosphere (Göttlein *et al.* 1996) After a contact time of a few days, pumping sessions were started with help of a vacuum-pump connected to the collecting device creating a suction of ~400 hPa.

Table 1 Overview of experiments with microsuction cups (C = Control; L = lime)

experiment number	number of rhizotrons	sample number bulk	sample number rhizosphere	seedling age in months	irrigation
1	3 C, 2 L	16 C, 10 L	10 C, 5 L	2-4	rainwater
2	2 C, 2 L	42 C, 58 L	40 C, 33 L	1.5-2	demineralized water

The first experiment (Table 1) was conducted in 1996 and rainwater was used for irrigation, whereas the second experiment was carried out in 1997 with demineralized water. Although rainwater had a higher load in nutrients than demineralized water, concentrations of nutrients in the rain water were generally negligible (0.01 to 0.03 mmolc l^{-1}) when compared to bulk and rhizosphere solute concentrations, except SO_4^{2-} and Ca^{2+} with concentrations of 0.04 ($\pm$0.001) and 0.06 ($\pm$0.01) mmol l^{-1}, respectively, being about 20% of soil solution concentrations. The first experiment was conducted with only four replicate micro cups (bulk versus rhizosphere) according to the following protocol: pumping 5 to 6 hours, break of circa 18 hours, pumping 5 to 6 hours etc. After completion of a pumping series for a rhizotron, micro cups were removed, cleaned and installed likewise in a next rhizotron. Connecting tubes were cleaned as before. First samples ('dead volume', generally several hundreds of µl) and samples below 200 µl ('small' volume samples) were excluded from further analysis. In the second experiment two rhizotrons were sampled simultaneously (12 replicates for control bulk and rhizosphere and lime bulk and rhizosphere) and this was done twice (part 1 and 2). Besides the exclusion of 'small' volume samples, some devices did not collect solution due to breaking during installation or to bad contact with the soil solid phase (see Table 1 for final sample number).

Solute samples were analysed by ICP (Mg, Al, Ca, K), ion chromatography (F^-, Cl^-, NO_2^-, NO_3^-, SO_4^{2-}, HPO_4^{2-}) and TRAACS (NH_4^+). All statistics were carried out using Unistat 4.0 software (Unistad Ltd 1995). Analysis of variance based on the test and first experiment, revealed no significant difference between consecutive samples from the same micro cup, so that all separate samples were used for further analysis. Means for all parameters were tabulated and distributions were plotted to judge for normality or not. Whenever necessary, log transformations were carried out prior to statistics. A three-way ANOVA for treatment (C and L), solution type (bulk and rhizosphere) and experiment (1 and 2) was carried out. Finally, two-way ANOVA's were carried out per experiment separately to test for treatment and bulk versus rhizosphere effects.

Results

Cationic charge was largely dominated by ammonium and anionic charge by nitrate for both control and liming treatment (Figure 2). Concentrations of F^- were negligible and of NO_2^- and HPO_4^{2-} very low and often below detection limit (data not presented). Concentrations were often higher in the first experiment as compared to the second experiment, especially

concentrations of Ca and Al. In contrast, concentrations of SO_4^{2-} and Cl^- were lower in the first experiment as compared to the second.

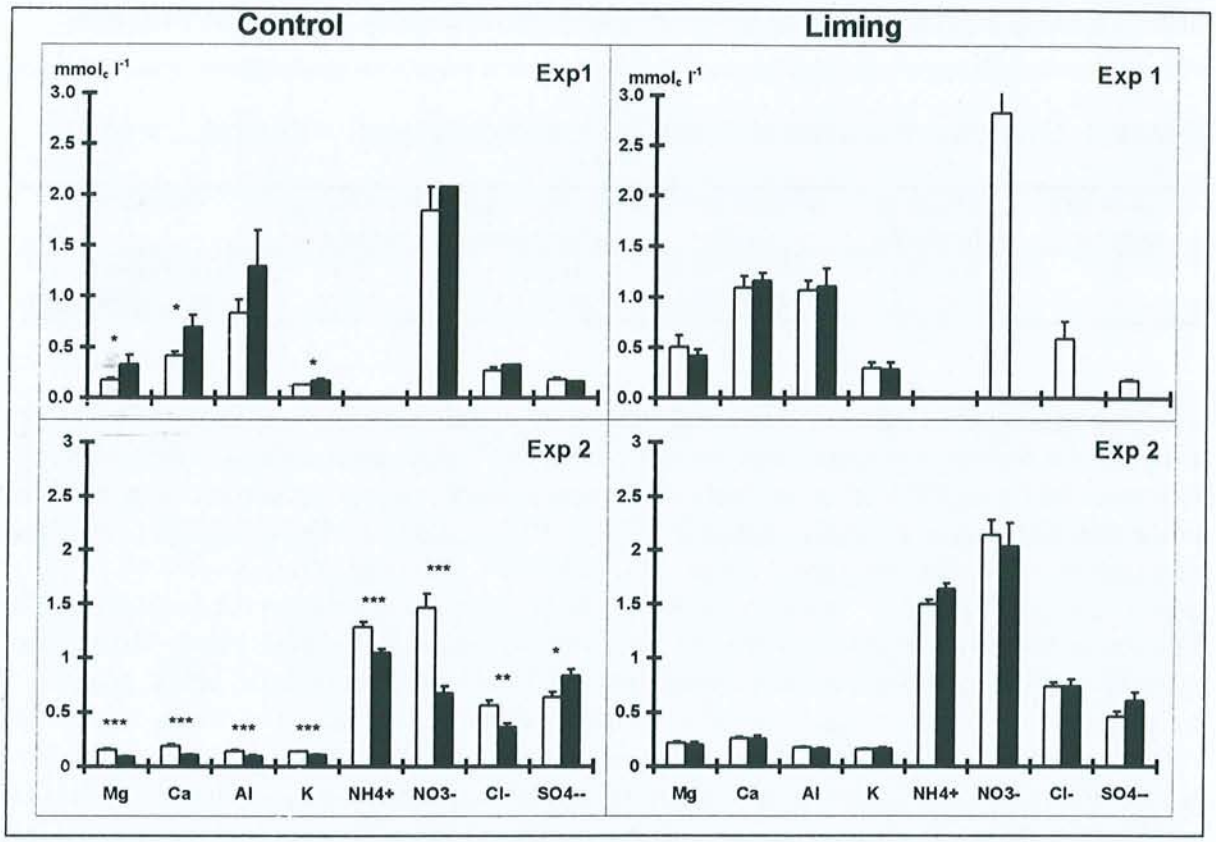


Figure 2 Comparison of the rhizosphere (black) with the bulk (white) solution for the control and the liming treatment (significant differences indicated by *, **, and *** for $p<0.05$, 0.01 and 0.001, respectively)

In the control, numerous significant differences between bulk and rhizosphere soil solution appeared (Figure 2). In experiment 1, all examined nutrients showed to be more concentrated in the rhizosphere, and this was significant for Mg, Ca and K. In experiment 2, overall concentration levels in the solutions were lower, and a significant depletion occurred in the rhizosphere solution for all nutrients studied, except for SO_4^{2-}, which was significantly concentrated in the rhizosphere.

Considering the rhizospheric gradients in the soil solution, liming basically levelled these gradients, and no significant difference between bulk and rhizosphere soil solution persisted (Figure 2). In the limed rhizotrons, charge of nitrate always exceeded charge of ammonium, whereas in the control the opposite holds, with the exception of the bulk solution in experiment 2. As shown in Figure 3, presenting the data for experiment 2 (first experiment comparable as concerns lime effects), liming significantly increased concentrations of Ca, Mg, K, NO_3^-, NH_4^+ and Cl^- both in bulk and rhizosphere, although this was not necessarily significant in each individual experiment. In contrast, SO_4^{2-} was significantly lower. The Ca/Al ratio was only significantly enhanced by lime in the rhizosphere of the second experiment. The Ca/Al ratio was always lower in the rhizosphere of the control, and higher in the rhizosphere of the lime

treatment, as compared to the bulk soil (Fig 4), but this was not significant due to high variation between samples.

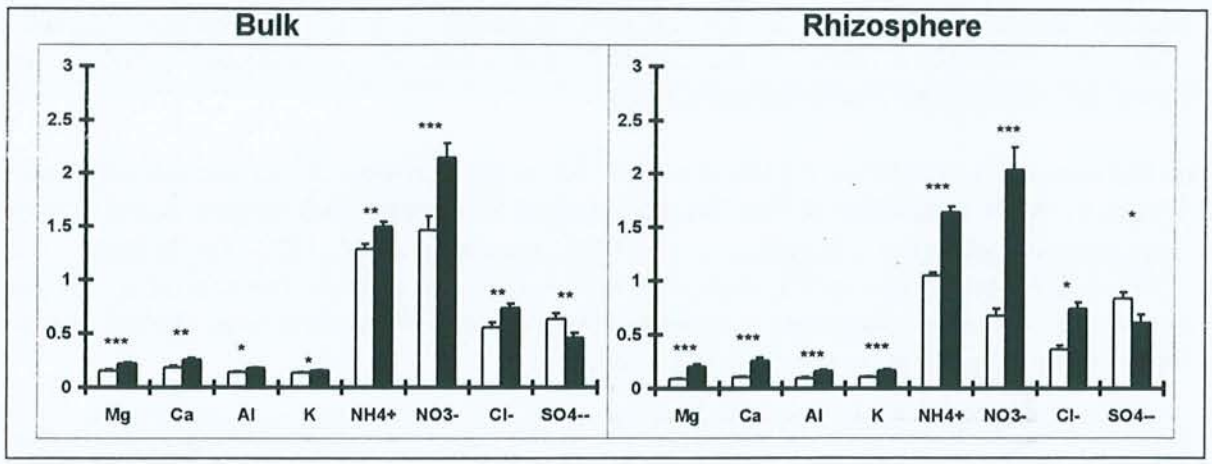


Figure 3 Effects of liming (black bars) as compared to control (white bars) for the soil solution in bulk or rhizosphere soil in experiment 2 (significant liming effects indicated by *, **, and *** for p <0.05, 0.01 and 0.001, respectively)

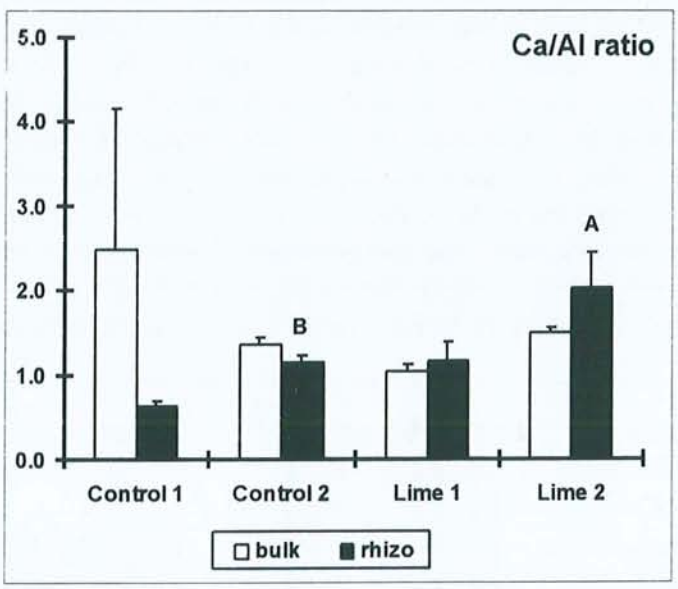


Figure 4 Ca/Al ratio in bulk and rhizosphere soil solution for the different experiments and treatments (no significant differences between bulk and rhizosphere, A and B indicating significant differences at p<0.05 between lime and control experiments of experiment 2).

Discussion

The difference in concentrations between the two experiments must be the result of a different irrigation regime (rainwater versus demineralized water), although the age of the seedlings may be an additional explanation. Such a dependency of uptake (activity) on root age or root zone is a well known phenomenon (George and Marschner 1996, Dieffenbach *et al.* 1997). Here, the increase in solute concentrations, indeed, follow the age of seedlings. When ranking from

the 1.5 to 2 months old seedlings (2 separate parts of the second experiment) to the 2 to 4 months old seedlings (first experiment) increase occurred for Mg, Ca, Al and K, mainly in the rhizosphere. On the other hand SO_4^{2-} and Cl^- show a decreasing trend over time. This would mean, that there could be some variation in acitivity of the roots used for the rhizosphere soil solution sampling, affecting the soil solution differently. So, the experimental variation observed, presumably is related to the irrigation regime (and thus overall concentrations) and maybe also the seedling (root) age and activity.

In the control, a significant depletion occurs for many nutrients in the second experiment (Figure 2). Such a depletion of ions like Ca, Mg and K in acidic poor mineral horizons is the most generally observed (Häussling *et al.* 1988; Hinsinger *et al.* 1992, Dieffenbach *et al.* 1997), and reflects a net uptake exceeding transport to the root. In the control of the first experiment, however, significant concentration occurred. When lime was applied, neither depletion nor concentration gradients were observed.

Whether a gradient will form or not, depends on the amounts of ions arriving by mass flow, diffusion, and transport by mycorrhizae to the roots (Yin *et al.* 1991, Marschner *et al.* 1991). The significant concentration gradients in the control of the first experiment suggest that transport to the root was higher, that uptake was lower, or both, as compared to the second experiment. The overall higher solution concentrations in the control of the first experiment suggests that nutrient availability actually was higher than in the second experiment, indicating that the transport to the root explains the depletion or concentration gradients. The lower Ca/Al ratios in the rhizosphere of the control in the first experiment (Figure 4) could suggest less favourable uptake conditions, and may also explain why a concentration gradient of nutrients around the root occurs in response to a disturbed uptake. Ratios of Ca/Al in soil solution < 1.0 can indicate a potential risk for root damage (Cronan and Grigal 1995). In agreement with this, liming increased overall solution levels (both experiments), but did not lead to concentration gradients close to the root, related to the more favourable Ca/Al ratios there. It seems, as a consequence, that the presence or absence of a rhizospheric gradient is related to a deteriorating root function due to the accumulation of Al close to the roots as reflected in low Ca/Al ratios (Fig 4), to the overall solution concentrations (Fig 5), or both.

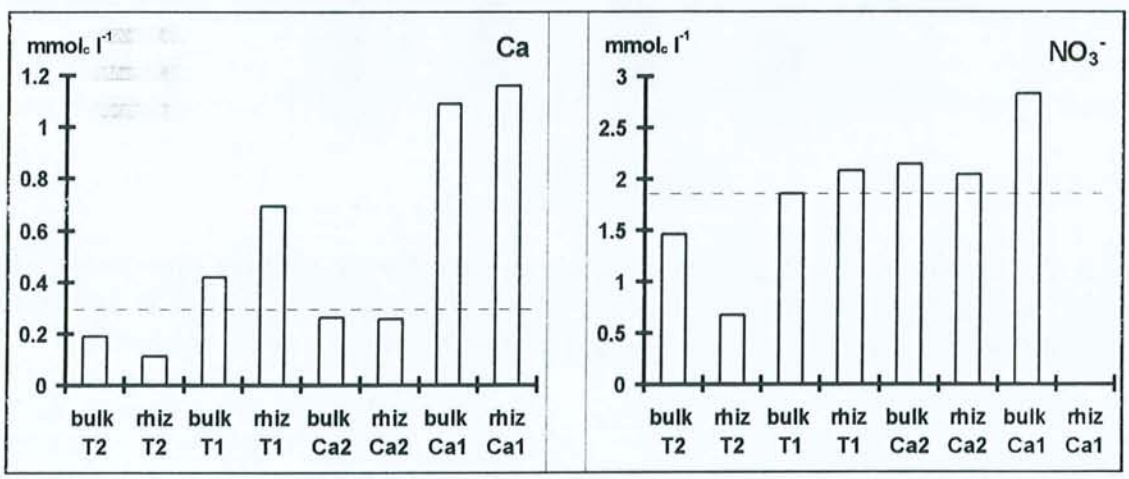


Figure 5 Approximate threshold solution concentrations below which depletion occurs; illustrated for Ca and NO_3^- (based on the mean values of both treatments in both compartments and both experiments).

In Figure 5 hypothetical uptake threshold levels are drawn based on the four experimental comparisons between bulk and rhizosphere of this study for the example of Ca and nitrate. The concept illustrated in that figure, assumes that a mass flow of a solution of about 0.2 $mmol_c\ l^{-1}$ Ca^{2+} and 1.5 $mmol_c\ l^{-1}$ of NO_3^- towards the root, apparently, is not enough to reach the desired uptake level, creating a depletion gradient around the root. Concentrations of around 0.25 and 1.8 $mmol_c\ l^{-1}$ (respectively), were sufficient and no depletion occurred. In agreement with this, solution concentrations were quite low (around 0.06, 0.10 and 0.04 $mmol_c\ l^{-1}$ for Mg, Ca and K, respectively) in the study of Dieffenbach *et al.* (1997), where depletion of these nutrients was observed.

So, the increased overall solution concentrations by liming can explain why the rhizosphere effects observed in the control treatment are levelled. Close to the roots the amount of Ca and N arriving by mass flow do not seem limiting anymore (Fig 5). Another aspect is the cost for uptake of nutritional elements (cations, nitrogen). Gobran and Clegg (1996) suggest that trees growing on nutrient-poor acid soils invest their energy around roots to create a favourable micro-environment for roots and micro-organisms. Thus, the cost could be higher in the control than in the liming treatment. Also, since in the experiment with the youngest seedlings the depletion effects and reversely for the oldest seedlings the concentration effects were most pronounced, the root function seems to deteriorate with age for the control, whereas this is not the case for the limed treatments.

The difference between lime-induced changes in solution concentrations between SO_4^{2-} and the other ions, must be seen in relation to the stimulation of nitrification by lime (Andersson and Persson 1988, Belkacem and Nys 1997), increasing the importance of NO_3^- as a counter ion accompanying cations in downward solute movements. In this study, liming increased both nitrate and ammonium concentrations in bulk and rhizosphere soil as compared to the control treatment (nitrate more than ammonium). Interestingly, nitrate and ammonium rhizosphere gradients were different between the control and the liming treatment in the second experiment. In the control treatment, rhizosphere concentrations of both nitrate and ammonium were lower than in bulk soil (depletion), and this depletion was larger for nitrate than for ammonium, suggesting that nitrate uptake was preferred to ammonium uptake. In the liming treatment no significant differences between bulk and rhizosphere solution occurred. This would mean that both forms are taken up in a rate equal to mass flow, suggesting that more nitrate (higher concentrations) was taken up than ammonium. Ammonium even showed a tendency to increase in the rhizosphere after liming. Thus, although liming stimulated both nitrate and ammonium production, nitrate production was the most stimulated, resulting in a more favourable NO_3^-/NH_4^+ ratio in the soil solution which has been shown to be important for good root function (Callot *et al.* 1982, Gijsman 1990). It has been shown in solution experiments that pedunculate oak (*Quercus robur* L.), in spite of a NH_4^+ preference, can switch easily to NO_3^- as a nitrogen source (Keltjens and Van Loenen 1989). This presumably also holds for sessile oak.

The hypothesis that uptake of nutrients is higher in the liming treatment than in the control, related to better uptake environment (Ca/Al solution ratios) and overall higher solution concentrations, is corroborated by observations of field and rhizotron experiments (in prep.). Indeed, allocation to shoot of biomass and nutrients, is significantly higher in the lime treatment as compared to the control. Possibly, the less favourable Ca/Al ratio in the rhizosphere of the control in the first experiment explains why uptake was less than the potential of nutrients arriving by solution (concentration), whereas uptake levels were much

higher in the liming treatment. Observations on a higher occupation of Ca at the root CEC and a lime-induced stimulation of rhizosphere pH (in prep.) confirm the present observations on the NO_3^-/NH_4^+ uptake ratio. The positive effect of liming on seedling growth must thus be explained in terms of a better root function (volume, efficiency, longevity) due to changes in the rhizosphere.

Conclusions

The application of micro cups to assess the soil solution of the rhizosphere appeared feasible and offers a valuable additional tool for evaluating actual growth conditions. Here, the rhizosphere soil solution in the control treatment was different from the bulk soil solution. Whether this would be a depletion or a concentration close to the roots, depended on overall solution concentrations and possibly seedling (root) age. Liming increased overall solution concentrations and levelled rhizosphere nutrient gradients in the soil solution. As a result, actual uptake potential of nutrients was improved, and NO_3^-/NH_4^+ uptake ratio increased, corroborating observations on root-induced pH increases and higher biomass and nutrient allocation to the shoot.

Acknowledgments

We would like to thank Claude Nys for useful comments on earlier versions of this manuscript. This research was supported by grants of INRA Paris and the Dutch Ministry of Agriculture, Nature Management and Fisheries, Directorate of Science and Knowledge Dissemination.

References

Andersson F and Persson T 1988 Liming as a measure to improve soil and tree condition in areas affected by air pollution. Results and experiences of an ongoing research programme. Naturvårdsverket Report 3518, 131 p.

Bakker M R 1998. The effect of lime and gypsum amendments on a sessile oak (*Quercus* petraea (M.) Liebl.) stand at La Croix-Scaille (French Ardennes) II. Fine root dynamics. submitted to Plant Soil.

Bakker M R, Kerisit R, Verbist K and Nys C 1998. Effects of liming on growth of fine roots and seedlings of Sessile Oak (*Quercus petraea*) in relation to lime-induced changes in rhizosphere chemistry. in prep.

Belkacem S and Nys C 1997 Effects of liming and gypsum regimes on chemical characteristics of an acid forest soil and its leachates. Ann. Sci. For. 54, 169-180.

Callot G, Chamayou H, Maertens C and Salsac L 1982 Mieux comprendre les interactions sol-racine; incidence sur la nutrition minérale. INRA, Paris.

Courchesne F and Gobran G R 1997 Mineralogical variations of bulk and rhizosphere soils from a Norway spruce stand. Soil Sci. Soc. Am. J. 61, 1245-1249.

Cronan C S and Grigal D F 1995 Use of calcium/aluminum ratios as indicators of stress in forest ecosystems. J. Environ. Qual. 24, 209-226.

Dieffenbach A, Göttlein, A and Matzner E 1997. *In-situ* soil solution chemistry in an acid forest soil as influenced by growing roots of Norway spruce (*Picea abies* [L.] Karst.). Plant Soil 192, 57-61.

Gahoonia T S 1993. Influence of root-induced pH on the solubility of soil aluminium in the rhizosphere. Plant Soil 149, 289-291.

George E and Marschner H 1996 Nutrient and water uptake by roots of forest trees. Z. Pflanzenernähr. Bodenk. 159, 11-21.

Gijsman A J 1990. Rhizosphere pH along different root zones of Douglas-fir (*Pseudotsuga menziesii*), as affected by source of nitrogen. Plant Soil 124, 161-167.

Gobran G R and Clegg S 1996 A conceptual model for nutrient availability in the mineral soil-root system. Can. J. Soil Sci. 76, 125-131.

Göttlein, A and Stanjek H 1996. Micro-scale variation of solid-phase properties and soil solution chemistry in a forest podzol and its relation to soil horizons. Eur. J. Soil Sci. 47, 627-636.

Göttlein A, Hell, U and Blasek R 1996. A system for micro-scale tensiometry and lysimetry. Geoderma 69, 147-156.

Grauer U E 1993 Modelling anion amelioration of aluminium phytotoxicity. Plant Soil 157, 319-331.

Häussling M, Jorns C A, Lehmbecker G, Hecht-Buchholz C and Marschner H 1988 Ion and water uptake in relation to root development in Norway spruce (*Picea abies* (L.) Karst.). J. Plant Physiol. 133, 486-491.

Hinsinger P and Gilkes R J 1997 Dissolution of phosphate rock in the rhizosphere of five plant species grown in an acid, P-fixing mineral substrate. Geoderma 75, 231-249.

Hinsinger P, Jaillard B and Dufey J E 1992 Rapid weathering of a Trioctahedral mica by the roots of ryegrass. Soil Sci. Soc. Am. J. 56, 977-982.

Jones D L and Darrah P R 1994. Role of root derived organic acids in the mobilization of nutrients from the rhizosphere. Plant Soil 166, 247-257.

Jongmans A G, Van Breemen N, Lundström U, Van Hees P A W, Finlay R D, Srinivasan M, Unestam T, Giesler R, Melkerud P A and Olsson M 1997 Rock-eating fungi. Nature 389, 682-683.

Keltjens W G and van Loenen E 1989. Effects of aluminium and mineral nutrition on growth and chemical composition of hydroponically grown seedlings of five different forest tree species. Plant and Soil 119, 39-50.

Keltjens W G and van Ulden P S R 1987. Effects of Al on nitrogen (NH_4^+ and NO_3^-) uptake, nitrate reductase activity and proton release in two sorghum cultivars differing in Al tolerance. Plant Soil 104, 227-234.

Marschner H, Häußling M and George E 1991 Ammonium and nitrate uptake rates and rhizosphere pH in non-mycorrhizal roots of Norway spruce [*Picea abies* (L.) Karst.]. Trees 5, 14-21.

Olsthoon A F M, Keltjens W G, van Baren B and Hopman M C G 1991. Influence of ammonium on fine root development and rhizosphere pH of Douglas-fir seedlings in sand. Plant Soil 133, 75-81.

Paris F, Bonnaud P, Ranger J, Robert M and Lapeyrie F 1995 Weathering of ammonium- or calcium-saturated 2:1 phyllosilicates by ectomycorrhizal fungi *in vitro*. Soil Biol. Biochem. 27, 1237-1244.

Unistat Ltd 1995. Unistat version 4 for Windows.

Yin X, Perry J A and Dixon R K 1991 Temporal changes in nutrient concentrations and contents of fine roots in a *Quercus* forest. For. Ecol. Manage. 44, 175-184.

Annexe A (Paper IX) : à soumettre

Effect of liming on the fine root cation exchange sites of Oak (*Quercus petraea* (M.) Liebl.)

M.R. Bakker & C. Nys

Abstract

Nutrient acquisition has been shown to be related to the root exchange capacity of roots (root-CEC). Here, the effects of root-age and liming or gypsum treatments on root-CEC of fine roots of sessile oak (*Quercus petraea*) were studied. In the field, sampling was carried out one to five years, and in rootboxes 3.5 months, after the treatments. Root-CEC was determined by an adapted desorption method based on percolation with 10^{-2} N $CuSO_4$. The results showed that the root-CEC is higher in young whitish roots than in older brownish roots, mainly as a result of higher concentrations of K. Liming or gypsum applications increased relative occupation by Ca of root-CEC and Ca/Al molar ratio, while decreasing relative occupation of Al (all sign. at $P< 0.05$), and this was true for older brownish roots and in the field, but not for young whitish roots. This indicates that the potential of fine roots for uptake of base cations, decreasing with root age in the control, could be maintained or increased after liming or gypsum treatments. Both treatments acted against 'age', so that for a given root-age the roots of the liming or gypsum treatment were in fact 'chemically' younger than those of the control. The results corroborate other results on fine root turnover, fine root mortality, tree growth and foliar nutrition, and suggest that liming and gypsum enhanced root function, perhaps by extending the effective uptake lifetime.

key-words: root exchange sites, liming, gypsum, *Quercus petraea*, fine roots

Introduction

Soil acidification alters the soil chemical environment for tree roots, leading to impaired uptake, increased fine root mortality and a shallower rooting profile (Murach & Schünemann 1985, Hüttl & Zöttl 1993). For uptake, binding of Ca^{2+} and Mg^{2+} at cation exchange sites (mainly carboxylic groups) in the cell wall is of importance (Marschner 1991) and higher concentrations of Ca^{2+} or Mg^{2+} adsorbed to the root exchange sites can stimulate uptake of these cations (Keltjens 1995, Ericsson *et al.*, 1995). With increasing soil acidification, the proportion of Al increases at the exchange complex and competitively reduces the concentration of the basic cations at the root exchange sites and their uptake potential (Rengel 1992). Conversely, additions of Ca or Mg can reduce Al toxicity by competing with Al for external binding sites (Keltjens 1990), increasing the relative proportion of Ca or Mg on the root exchange sites, while decreasing that of Al (Dufey *et al.* 1991). With increasing longevity of fine roots, the concentration of Al in roots increases, indicating a decreasing effectiveness in the uptake of basic cations with age of fine roots (Murach & Schünemann 1985). The present paper focuses on the status of the root exchange capacity (root-CEC) of fine roots of oak as a function of liming treatments, in order to evaluate the effectiveness of these treatments on the fine root function at an acidic site in the French Ardennes. It was hypothesized that liming would increase the basic cation occupation on the root exchange sites and thereby improve root function and longevity. The paper discusses the effect of root-age and liming on the root-CEC.

Materials and methods

Site description and experimental treatments

The French Ardennes site of La Croix-Scaille is situated on a silty clay acidic brown forest soil (FAO Dystric Cambisol; USDA Dystrochrept). Soil pH-H_2O in the top 15 cm layer was on average 3.8, and 4.4 in the 15-45 cm layer. A control (control, C) treatment was compared with doses of $CaCO_3$ (lime, L), $CaSO_4$ (gypsum, G) or a 80/20 mix of the two (Mix) equivalent to 1.4 t ha^{-1} of CaO on a 48 year old (average age) stand of sessile oak (*Quercus petraea* (M.) Liebl.). The liming treatments were applied one (new trial), or four to five years before sampling (old trial). A rootbox experiment was carried out with soil from the La Croix-Scaille site, reconstituting an A and B layer according to field bulk density. Liming and gypsum were applied at the same doses as in La Croix-Scaille and after one month small seedlings of about 4 months old were planted. Sampling was carried out 3.5 months after planting.

Sample preparation

Fine roots were collected with a root corer from field lime trials, or from the rootboxes by opening them from the side. Samples containing soil and fine roots were stored in plastic bags at 1° C, prior to separating the fine roots from the soil. The fine roots were sorted out over a sieve, air-dried and cleaned with help of tweezers and small brushes. Clean roots were stored at - 7°C until further processing. Prior to handling, the samples were re-dried at 30 °C. Then, the roots were cut into fragments of about 5 mm length and weighed. Standard fine root sample weights of 0.15 to 0.25 g were taken.

Pilot studies and the method used

Based on the work of Dufey & Braun (1986) it was decided to follow a $CuSO_4$ - HCl desorption method, which they recommended after comparing three different methods. The principle of this method is to displace the cations adsorbed on to the root exchange sites by a solution of 10^{-2} N $CuSO_4$ (step 1) and to desorb the Cu adsorbed on to these root exchange sites by a 10^{-1} N HCl solution (step 3). The first step would then give the values for every single cation (Ca, Mg etc.), whereas the third step would lead to a single root-CEC value, the sum of all cations adsorbed. Between both steps, the fine root sample should be abundantly washed with a solution of 10^{-4} N $CuSO_4$, in order to make the amount of free Cu ions in the interstitial volume of the roots negligible relative to the fixed Cu ions on the root-CEC (step 2). After using manual percolation and agitation procedures, neither of which appeared satisfactory, an automatic percolation system was developed.

This automatic tubing and rinsing design optimized the doses of percolation and desorption liquids applied in all three steps of the method and thus limited time and effort whilst standardizing the contact time. For step 1 the effluent after desorption with 10^{-2} N $CuSO_4$ was analysed from 20 up to 250 ml. This revealed that desorption reached levels close to 100 % after about 140 ml (Fig. 1a). In step 2, prolonged washing with 100 or 150 ml of the 10^{-4} N $CuSO_4$ solution instead of 50 ml did not lead to significant changes in the amount of Cu desorbed in step three by the HCl solution. Finally, for step 3, the volumes of the desorption solution of 10^{-1} N HCl were varied from 100 up to 500 ml. This revealed that the relative amount of Cu desorbed fell to very low proportions after 200 ml of solution (Fig. 1b) for all treatments and layers.

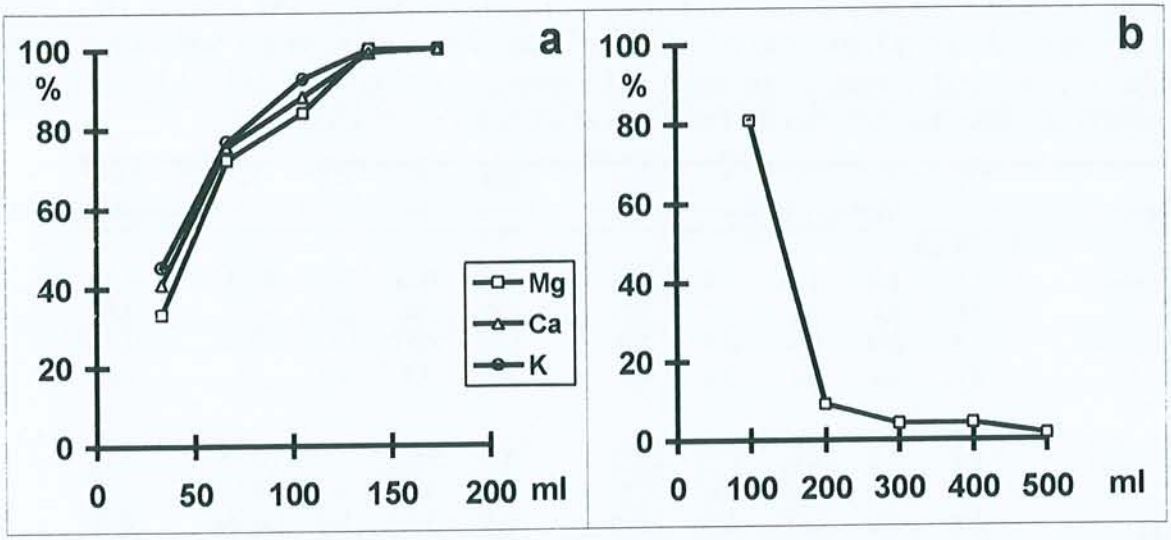


Figure 1 (a) the influence of desorption volume of 10^{-2} N $CuSO_4$ on the amount of cations deplaced using the example of Mg, Ca and K; and (b) percentage desorption of Cu from root-CEC as a function of volume of desorbant HCl (mean of 8 samples).

Two series of fine root samples were analysed by the improved percolation method. Only the first step, desorption of cations by the 10^{-2} N $CuSO_4$ solution, was applied. Fine roots of the rootbox experiment and of the Ardennes field site were treated with about 200 ml of the desorption solution, after which the exact volume of each single sample effluent was determined. pH-H_2O was measured by a glass electrode and selected cations (Mg, Al, Ca, K) were analysed in the effluents by ICP. In the first series, the fine roots of the rootbox experiment (Control = C, Lime = L, Gypsum = G) were separated into white non-lignified roots and brownish lignified roots to obtain more homogeneous samples and find out about the age and functional aspects of root-CEC during the development of the roots. The objective of this series was to assess the influence of root age on root-CEC. In the second series, fine roots from the Ardennes field site for June (C, L-new, G-new and Mix) and September 1995 (C, L-old, L-new, G-new, G-old and Mix), regardless of their colour, were sampled for different soil depths. The objective of this second series was to evaluate the influence of different liming treatments on root-CEC in a field study.

Data analyses

Effects of soil depth, treatment or type of root, were tested by One or Two-Way ANOVAs with the help of Unistat 4.0 for Windows (Unistat Ltd 1995). Depth and treatment effects in the field trial were further interpreted by a comparison of groups means using the Student Newman Keuls test.

Results

Importance of root age

In table 1 the differences between young, whitish roots and older, brownish roots are presented for the control. The only significant difference related to age, in the control, is a lower relative occupation of the root-CEC by K. When lumping both layers, again the relative proportion of K, but also the total amount of K and the sum value, are significantly higher in the younger roots

Table 1 Root-CEC values for rhizotron-grown *Quercus petraea* fine roots in the control treatment for A and B horizon as a function of type of fine roots (young, white roots versus older, brown roots); presented are means and standard errors (in italic) and the letters indicate a significant difference between the two types of roots at $p<0.05$ level.

	Mg	Al	Ca	K	sum	Mg	Al	Ca	K	Ca/Al
type	$mmol_c$. 100 g^{-1}					%				molar ratio
	A horizon									
young	1.0	1.4	1.2	6.8	10.3	7.8	16.7	8.6	66.8	0.34
	0.6	*0.9*	*0.6*	*2.7*	*4.0*	*3.6*	*6.5*	*3.4*	*5.3*	*0.18*
old	0.5	0.9	0.4	2.2	3.9	12.1	22.7	10.0	55.3	0.44
	0.1	*0.2*	*0.1*	*0.4*	*0.7*	*1.2*	*3.2*	*1.6*	*5.1*	*0.02*
	B horizon									
young	1.1	4.0	0.6	17.1	22.7	3.7	24.1	1.7	70.5**a**	0.13
	0.5	*0.3*	*0.4*	*6.0*	*7.0*	*1.3*	*8.7*	*1.0*	*6.7*	*0.08*
old	0.8	4.1	0.7	5.4	10.9	7.2	37.7	5.9	49.3**b**	0.15
	0.1	*0.7*	*0.2*	*1.0*	*1.9*	*0.8*	*1.5*	*2.2*	*3.6*	*0.06*

as compared to the older roots. A similar statistical interpretation for the $CaCO_3$ and $CaSO_4$ treatment separately (data not further presented), shows no significant effects between the roots of the two age classes for the $CaCO_3$ treatment. The effects of the $CaSO_4$ treatment as regards root age were similar those in the control, i.e. higher K and sum values in the young roots, but showed some effect on relative Mg proportion of root-CEC as well (increase with age). So, this individual comparison shows mainly a difference in absolute value of root-CEC, between the young and old roots, related to a higher amount of K adsorbed to the young roots.

Soil depth effects were similar for all treatments: significantly more Ca and / or Mg and significantly less Al was adsorbed the roots of the A horizon as compared to the B horizon.

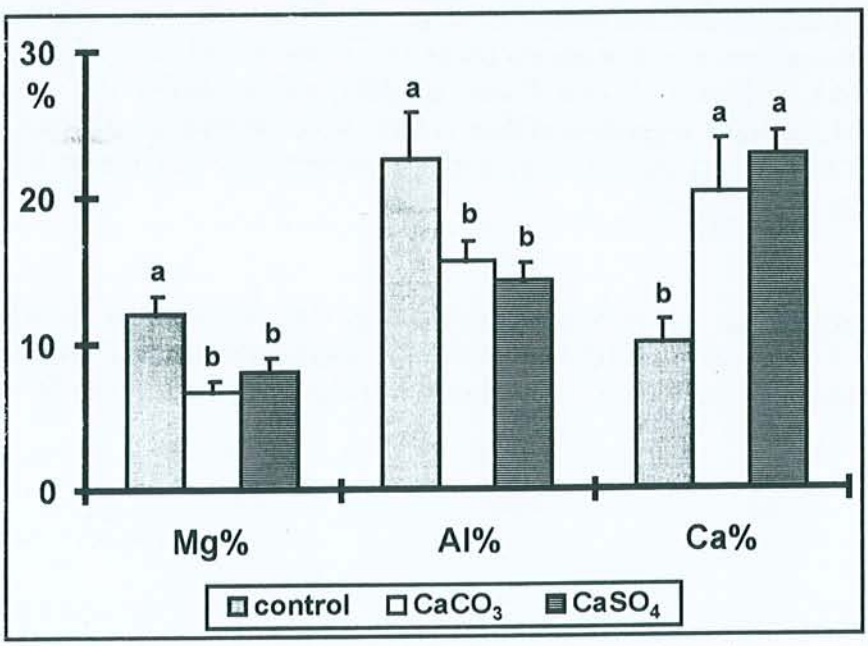


Figure 2 Effects of treatments on relative proportion of Mg, Al and Ca on the root-CEC of the brownish (older, suberized) roots in the A horizon (bars present standard errors and the different letters denote significant treatment effects at $p<0.05$ level).

Effect of liming

Figure 2 illustrates the treatment effects in the rootbox experiment for the older, brownish roots of the A-layer. Effects on the young, whitish roots were not significant due to higher variation, and there were no significant treatment effects at all in the B-layer. Both treatments (G, L) resulted in significantly lower relative amounts of Mg and Al on the root-CEC as compared to the control, while both the relative amounts of Ca and the Ca/Al molar ratio were increased.

Table 2 shows the most important results for the fine roots of the Ardennes site. The data were grouped for June and September and for 0 to 15 cm. This appeared to give better results than each separate period or soil layer. Treatment effects were not significant or not consistent below 15 cm and were limited to significantly lower relative amount of Al and conversely, a higher relative amount of Ca in the top 0 to 5 or 0 to 15 cm as compared to the deeper layers. As can be seen in Table 2, total root-CEC was not significantly affected in the 0 to 15 cm layer, but the relative amounts of Ca and Ca/Al molar ratio on the root-CEC were increased by the treatments, whereas the relative amount of Al decreased. This was significant only in the old treatments (L-old, G-old), five years after their application. Effects on the relative amounts of Mg (about 10 %) and K (about 10 to 15 %) were not significant.

Table 2 Summed root-CEC values (Mg+Al+Ca+K), procentual occupation of root-CEC by Al and Ca, and Ca/Al molar ratio on the root-CEC (data June and September 1995 lumped) for the fine roots of 0-15 cm.

		sum	Al	Ca	Ca/Al
		$mmol_c$	%	%	molar
	n	$. 100\ g^{-1}$			ratio
control	8	3.10 (0.51)	50.0 (7.5) **a**	12.1 (2.6) **b**	0.51 (0.18) **b**
$CaCO_3$-old	4	2.62 (1.0)	15.5 (6.5) **b**	62.2 (12.3) **a**	17.3 (11.3) **a**
$CaSO_4$-old	4	2.68 (1.1)	20.9 (5.4) **b**	36.5 (4.1) **ab**	3.56 (1.29) **b**
$CaCO_3$-new	8	3.26 (0.55)	40.7 (6.8) **ab**	32.9 (7.8) **ab**	2.04 (0.89) **b**
$CaSO_4$-new	8	2.01 (0.29)	48.6 (8.9) **a**	34.6 (8.2) **ab**	1.98 (0.83) **b**
mix	8	2.78 (0.66)	37.8 (7.6) **ab**	36.5 (5.5) **ab**	2.18 (0.53) **b**

Discussion

The influence of soil layers, organic A (or 0-5 cm layer) as compared with the mineral B (or 5-45 cm layers) on root-CEC agrees with the study of Dufey *et al.* (1991). The values of root-CEC in this study are lower than but in the same order of magnitude as those reported for ryegrass and clover (Dufey & Braun 1986) obtained by the original method. Presumably, this can be explained by the fact that these authors worked only with freshly collected young roots.

Root-CEC appeared higher in whitish (non-suberized, young) fine roots than in older brownish (suberized, 'older') fine roots, due to significantly higher absolute levels of K adsorbed on to the root-CEC in the young roots. A higher root-CEC in the younger roots is expected, since with root age root weight increases much more than root-CEC, thus lowering root-CEC g^{-1} of the fine root (Chamuah & Dey 1982, Dufey *et al.* 1985). The relative amount of K, which accounted for 50 to 70 % of the root-CEC in the rootbox experiment for the young roots, decreased significantly with increasing root age. This effect appeared even stronger when compared with the field roots - older on average -, where K accounted for only about 10 % of

root-CEC. Mg, Ca and Al accounted for similar proportions in younger and older roots for all treatments analysed separately.

However, when analysed together, some treatment effects appear on the older, brownish root in the A-layer. The lower proportion of Mg and Al and higher proportion of Ca on the root exchange sites for the $CaCO_3$ and $CaSO_4$ treatments as compared to the control (Fig. 2), compare well with the observations of the field trial (Tab. 2). Together they suggest that with increasing root age – the roots from the field are according to visual characteristics closer to the brownish fraction of the rhizotron experiment – relatively more Ca and less Mg and Al are adsorbed to the exchange sites after both Ca applications. This is in good agreement with the work of Dufey *et al.* (1991) and Ericsson *et al.* (1995).

Consequently, for roots of the same age (planted at the same moment in the rhizotrons), the Ca/Al ratio, and relative proportions of Ca and Al, are theoretically much more favourable for uptake of base cations in both Ca treatments as compared to the control, as higher concentrations of Ca at the root exchange sites can stimulate Ca uptake (Ericsson *et al.* 1995, Keltjens 1995). As this difference between treatments does not occur in the very young roots, but only in the older roots, this means an increase of Al against a decrease of Ca with age for the control, but not in the Ca applications. The treatments react, thus, against 'age' and the roots of both Ca applications are in a way physiologically younger, i.e. contribute differently to uptake. Such an accumulation of Al in fine roots with increasing age leads to a decreased uptake effectiveness and decreased fine root longevity (Murach & Schünemann 1985) and sometimes induces the formation of lateral roots to increase the number of sites for cation uptake (Marschner 1991). Complementary data (Bakker *et al.* 1998) show that the total Ca content in the seedlings is indeed significantly higher in the $CaCO_3$ treatment as compared to the control (and also $CaSO_4$), whereas fine root mortality is lower in the $CaCO_3$ treatment as compared to the control (not assessed for $CaSO_4$).

The practical implication of this is, that the uptake environment for the fine roots after a liming or gypsum treatment, can be characterized by a higher Ca/Al molar ratio and a higher proportion of Ca to the root-CEC (Fig 2), suggesting that root function can be maintained longer in the treated areas than in the control. This build-up of Al on the exchange sites of the roots in the acidic control profile studied could be one of the explanations for the higher fine root mortality and turnover (and thus allocation to fine roots) in the control relative to the limed treatments, in order to maintain a sufficient level of uptake and tree growth as observed in the field trial at La Croix-Scaille (Bakker *in press*).

Conclusion

The root-CEC is higher in young whitish roots than in older brownish roots, mainly as a result of higher concentrations of K. Liming or gypsum applications increased relative occupation by Ca of root-CEC and Ca/Al molar ratio, while decreasing relative occupation of Al (all sign. at $P< 0.05$), and this was true for older brownish roots and in the field, but not for young whitish roots. This indicates that the potential of fine roots for uptake of base cations, decreasing with root age in the control, could be maintained or increased after liming or gypsum treatments. Therefore, it was concluded, that liming and gypsum treatments successfully improved root-CEC composition and perhaps extend the functional lifetime of these roots.

Acknowledgments
We would like to thank Rozenn Kerisit and Kris Verbist for their assistance in performing the greenhouse and laboratory experiments. This research was supported by grants of INRA Paris and the Dutch Ministry of Agriculture, Nature Management and Fisheries, Directorate of Science and Knowledge Dissemination.

References

Bakker, M.R. *in press*. The effect of lime and gypsum applications on a sessile oak (*Quercus petraea* (M.) Liebl.) stand at La Croix-Scaille (French Ardennes) II. Fine root dynamics. Accepted for *Plant and Soil*.

Bakker, M.R., Kerisit, R., Verbist, K. & Nys, C. 1998. Effects of liming on rhizosphere chemistry and growth of fine roots and of shoots of sessile oak (*Quercus petraea*). submitted to *Plant and Soil*.

Chamuah, G.S. & Dey, S.K. 1982. Cation exchange of clonal tea plants and its implications for fertilizer reponses. *J. Sci. Food. Agric.* **33**, 309-317.

Dufey, J.E., Armory, D.E. & Braun, R. 1985. Propriétés électriques et sélectivité d'échange ionique des racines. *Pédologie* **35**, 231-249.

Dufey, J.E. & Braun, R. 1986. Cation exchange capacity of roots: titration, sum of exchangeable cations, copper adsorption. *J. Plant Nutr.* **9**, 1147-1155.

Dufey, J.E., Drimmer, D., Lambert, I. & Dupont, P. 1991. Composition of root exchange sites in acidic soil solutions. In: *Plant roots and their environment*. (eds B.L. McMichael & H. Persson), Elseviers Science Publishers, pp. 31-38.

Ericsson, T., Göransson, A., Van Oene H. & Gobran, G. 1995. Interactions between aluminium, calcium and magnesium - Impacts on nutrition and growth of forest trees. *Ecol. Bull.* **44**, 191-196.

Hüttl, R.F. & Zöttl, H.W. 1993. Liming as a mitigation tool in Germany's declining forests - reviewing results from former and recent trials. *For Ecol. Manage*. **61**, 325-338.

Keltjens, W.G. 1990. Effects of aluminium on growth and nutrient status of Douglas-fir seedlings grown in culture solution. *Tree Physiol.* **6**, 165-175.

Keltjens, W.G. 1995. Magnesium uptake by Al-stressed maize plants with special emphasis on cation interactions at root exchange sites. *Plant Soil* **171**, 141-146.

Marschner, H. 1991. Mechanisms of adaptation of plants to acid soils. *Plant Soil* **134**, 1-20.

Murach, D. & Schünemann, E. 1985. Reaktion der Feinwurzeln von Fichten auf Kalkungsmassnahmen. *Allgemeine Forstzeitschrift* **40**, 1151-1154.

Rengel, Z. 1992. Role of calcium in aluminium toxicity. *New Phytol.* **121**, 499-513.

Unistat Ltd, 1995. Unistat version 4 for Windows.

UNIVERSITÉ NANCY 1 BIBLIOTHÈQUE SCIENCES

ANNEXE B : FICHES DE DONNEES

Annexe 3.1 Inventaire des peuplements

La Croix-Scaille (site 1 et 2): Composition par espèce d'arbre (rélevé de mars 1997) avec nombre d'arbres par ha (n ha^{-1}), proportion de la biomasse totale (%),diamètre à 1m30 dbh en cm), surface tarière (G in m^2 ha^{-1}), hauteur moyenne de n arbres dominantes mesurés en mai 1996 (H (n) en m), biomasse totale (W en t ha^{-1}) et la différence de la surface tarière entre juin 1995 et mars 1997 (delta G en m^2 ha^{-1})

	Témoin	$CaCO_3$ ancien	$CaSO_4$ ancien	$CaCO_3$ nouveau	$CaSO_4$ nouveau	Mélange 80/20
chêne						
n ha^{-1}	556	489	1022	1233	667	1100
%	55.9	28.6	74.2	58.2	47.3	61.2
dbh	16.8	15	15.6	13.9	16	14.6
H (n)	15.2 (5)	16.6 (6)	16.5 (8)	15.6 (7)	15.7 (7)	15.3 (8)
W	57.2	46.7	126	104.5	82.4	108
G	11.5	9.3	24.7	20.7	15.8	20.9
DG95-97	-0.05	-0.43	1.02	0.56	1.87	0.08
bouleau						
n ha^{-1}	911	778	533	1200	2000	900
%	42	28.7	22.3	38.8	48.2	33.8
dbh	12.2	12.8	13.2	16.4	12.4	13
H (n)	16.9 (6)	17.7 (6)	16.7 (6)	15.9 (6)	16.5 (6)	15.9 (6)
W	43	46.9	37.9	69.6	83.9	59.7
G	10.5	11.2	8.6	16.8	20.2	13.8
DG95-97	-0.11	0.14	-0.57	0.36	0.03	0.75
sorbier						
n ha^{-1}	44	244	178	467	500	767
%	2.1	3	3.4	1.9	4.5	5
dbh	11.9	8.4	9.5	5.3	6.7	6.3
W	2.1	4.9	5.8	3.3	7.9	8.8
G	0.5	1.4	1.6	1.1	2.3	2.7
DG95-97	0.28	-0.22	-0.71	-0.16	0.18	-0.12
hêtre						
n ha^{-1}	0	133	22	233	0	0
%		39.7	0.02	1.1		
dbh		18.3	3.4	4.9		
W		65	0.04	2		
G		6.8	0.02	0.59		
DG95-97		0.35	-0.04	0.02		

Fontainebleau (site 3) : Rélevé de janvier 1996 avec nombre de chênes par ha (n ha^{-1}), diamètre à 1m30 dbh en cm), surface terrière moyenne (g en cm^2), surface terrière totale (G en m^2 ha^{-1}) et hauteur moyenne de (n) arbres dominantes (nd = non déterminé et les lettres indiquent des différences significatives à $p<0.05$).

	Témoin	CaO	NPKCa
n ha^{-1}	3350	4750	5100
dbh	15.4 **b**	17 **ab**	18.6 **a**
g cm^2	21.4 **b**	27.0 **ab**	32.1 **a**
G m^2 ha^{-1}	7.15 **nd**	12.8 **nd**	16.4 **nd**
H (n)	6.1 (6) **b**	8.4 (6) **a**	9.1 (6) **a**

Bercé (sites 4, 5 et 6) : Rélevé de janvier 1996 avec nombre de chênes mesurés par ha (n ha^{-1}), circonférence à 1m30 (en mm) pour le début de l'expérience et pour 1996, et l'accroissement de la circonférence (en mm) entre ces deux années (les lettres indiquent des différences significatives à $p<0.05$).

	Témoin	NCa
Gaie Mariée (site 4)		
n ha^{-1}	134	134
c130_'69	431	445
c130_'96	771	826
accr. '69-'96	340 **b**	381 **a**
Trembles (site 5)		
n ha^{-1}	140	150
c130_'70	533	537
c130_'96	868	907
accr. '70-'96	335 **b**	370 **a**
Rond du May (site 6)		
n ha^{-1}	45	50
c130_'68	300	302
c130_'96	673	758
accr. '68-'96	373 **b**	456 **a**

Bertranges (site 7) : Rélevé de juin 1995 avec nombre de chênes par ha (n ha^{-1}), la surface terrière moyenne (g en cm^2), et la circonférence à 1m30 (en mm).

	Témoin	CaO
n ha^{-1}	5600	6050
g (cm^2)	34.8	29.8
c_130 (mm)	188	176

Tronçais (site 8) : Rélevé de 1993 avec nombre de chênes mésurés (n) et l'accroissement de la circonférence entre 1984 et 1993 (en mm); les lettres indiquent une différence significative à $p<0.05$.

	Témoin	NPKCa
n	110	110
accr '84_'93	109 **b**	123 **a**

St. Anthonis (sites 9 et 10) : Rélevés du printemps 1988, de l'automne 1991 et l'accroissement entre 1988 et 1991 du diamètre (D en cm) et de l'hauteur (H en m) pour le chêne pédonculé (Quercus robur), après Van den Burg (1994).

	Témoin	Ca
St. Anthonis 35c (site 9)[a]		
D (1988)	21.6	22.3
D (1991)	23.2	24.1
accr. 88-91	1.67	1.81
H (1988)	14.9	15.1
H (1991)	15.8	16.2
accr. 88-91	0.95	1.05
St. Anthonis 46a (site 10)[b]		
D (1988)	3.91	3.74
D (1991)	5.45	5.35
accr. 88-91	1.55	1.60
H (1988)	3.42	3.32
H (1991)	4.26	4.01
accr. 88-91	0.84	0.68

a : basé sur 10 arbres ; b : basé sur 25 arbres ; effet de gel a affecté la croissance en hauteur considérablement sur ce site (pas de statistiques effectuées).

Annexe 3.2 Pré-étude CEC racinaire

Dufey et Braun (1986) ont recommandé la méthode de désorption $CuSO_4$ - HCl, après avoir comparé 3 méthodes différentes. Cette méthode a trois étapes. Dans la première étape, une solution de 10^{-2} *N* $CuSO_4$ est utilisée pour déplacer les cations adsorbés sur la CEC racinaire (CEC_{rac}) de l'échantillon de racine fine étudié. Ensuite, un rinçage avec une solution de 10^{-4} *N* $CuSO_4$ est effectué pour diminuer la quantité d'ions de Cu d'une façon à ce que cette quantité dans le volume interstitiel des racines devienne négligeable par rapport à la quantité d'ions de Cu adsorbés sur la CEC_{rac}. Puis en troisième étape, une solution de 10^{-1} *N* HCl est utilisée pour déplacer les ions de Cu adsorbés sur la CECrac pour obtenir des valeurs singles de la CEC_{rac} pour la capacité totale. Le pH des effluents était déterminé par des électrodes standards.

Dans le cadre de ce travail, trois expériences de test (pré-étude) ont été effectuées :
Expérience 1 était une méthode avec déplacement et rinçage manuel ;
Expérience 2 était un test pour automatiser et optimiser les doses ; et
Expérience 3 était un essai pour déplacer les ions avec une méthode d'agitation.

Expérience 1 : méthode manuelle

Des racines du site 1 de la Croix-Scaille dataient en juin et septembre 1994. Les racines étaient prélevées du sol séché à l'air. Les échantillons de juin étaient nettoyées à sec avec des pincettes et des pinceaux. Ceux de septembre étaient nettoyées à l'eau du robinet. Les racines nettoyées étaient stockées dans une chambre froide (- 7°C) jusqu'à l'expérience (cf stockage de Dufey et Braun 1986). Juste avant les extractions, les racines étaient reséchées à 30°C. Ensuite les racines étaient coupées en petits morceaux d'environ 5 mm de longueur et pesées. Les échantillons étaient placés dans des petites bout s de pipettes en plastique, fermées en bas par des petits bouts de coton verre. Au-dessus de l'échantillon des petits morceaux de membrane de coton étaient placés, afin d'éviter des pertes des particules racinaires. L'ensemble des racines et pipette étaient pesé (poids sec). L'extraction se faisait en trois étapes. D'abord une quantité d'environ 100 ml de 10^{-2} *N* $CuSO_4$ était versée petit à petit (manuellement) sur chaque échantillon. Le temps de contact était de l'ordre de 5 à 10 minutes. Pour la deuxième étape, les échantillons étaient rincés avec 50 ml de 10^{-4} $CuSO_4$ (manuellement). Le poids de l'ensemble (racines + pipettes) était de nouveau déterminé (poids humide) et la différence était la quantité de liquide dans le volume interstitiel des racines dans une concentration de 10^{-4} *N* $CuSO_4$. En troisième étape une quantité de 250 ml (sur quelques échantillons 500 ml pour tester) de 10^{-1} *N* HCl était versée (manuellement). Les effluents des étapes 1 et 3 étaient analysés à la Torche à plasma (ICP) et corrigés pour la quantité de Cu dans le volume interstitiel des racines.

Les résultats sont présentés dans le Tableau 1. Comme on peut voir, il y a une grande différence entre les racines juin et de septembre. Ceci était vrai pour les valeurs singles (après étape 3 ; tableau 1) mais aussi pour les valeurs des cations analysés individuellement (Ca, Mg, Al, K). Pour ces données de cations individuels, la variation était très importante. Il en était conclu qu'il y avait quelques points de considération / amélioration / standardisation possibles :
1) la façon de rincer les racines (de préférence à sec)
2) le temps de contact (à standardiser par méthode automatique)
3) fuites de l'intérieur des racines ? (de préférence garder des bouts de racines plus grands)
4) nécessité des données de pH des effluents pour interpréter les valeurs CEC_{rac} totales
5) hétérogénéité des échantillons (prendre plutôt des racines du même âge).

Table 1 Comparaison des valeurs singles de CEC_{rac} sur des racines fines de *Quercus petraea* à La Croix-Scaille (site 1), nettoyées à sec (juin 1994) ou avec de l'eau du robinet (sept. 1994).

Profondeur	CEC_{rac} en $mmol_c$. 100 g^{-1} de racine		
cm	Témoin	$CaCO_3$	$CaSO_4$
	juin 1994		
0-5	13	32	23
5-15	11	12	13
15-30	12	10	12
30-45	8	10	14
	septembre 1994		
0-5	17	16	15
5-15	11	15	12
15-30	17	8	12
30-45	22	14	19

Expérience 2: méthode automatique d'optimisation

Avec l'expérience de la première étude, un dispositif automatique a été developpé. Les racines étaient découpées en bouts plus grands pour éviter des fuits potentielles au maximum. Le calibrage (optimisation des doses d'extraction) se faisait sur toutes les 3 étapes de l'analyse. Un conteneur à 25 places a été utilisé pour faire cette expérience. Douze échantillons provenaient d'un traitement témoin et 12 d'un traitement calcique (échantillons provenant de St. Anthonis, sites 9 et 10). La dernière place était un blanc total. Le poids des échantillons était standardisé à 0.2 - 0.25 g). Les traitements expérimentaux pour les extractions de CEC_{rac} étaient les suivants :

- test de quantité de 10^{-2} *N* $CuSO_4$ jusqu'à 250 ml
- test de rinçage avec des quantités de 50, 100 et 150 ml de 10^{-4} *N* $CuSO_4$
- test de désorption avec des quantités jusqu'à 500 ml de 10^{-1} *N* HCl.

Les résultats pour les étapes 1 et 3 sont présentés dans la figure 1. La figure montre qu'après environ 140 ml de 10^{-2} *N* $CuSO_4$ la désorption est déjà quasi-totale. Puis, en ce qui concerne la désorption avec 10^{-1} *N* HCl, celle-là est atteinte après 200 ml. Après les quantités restantes ne représentaient que 5 à 10 % du total. Pour l'étape 2, le rinçage avec 50, 100 ou 150 ml, les quantités supérieures à 50 ml n'ont pas amélioré le résultat. En conclusion de l'expérience 2, des quantités de 200 ml 10^{-2} *N* $CuSO_4$, 50 ml 10^{-4} *N* $CuSO_4$ et 200 ml de 10^{-1} *N* HCl sont suffisantes pour obtenir des résultats fiables de la CEC_{rac}.

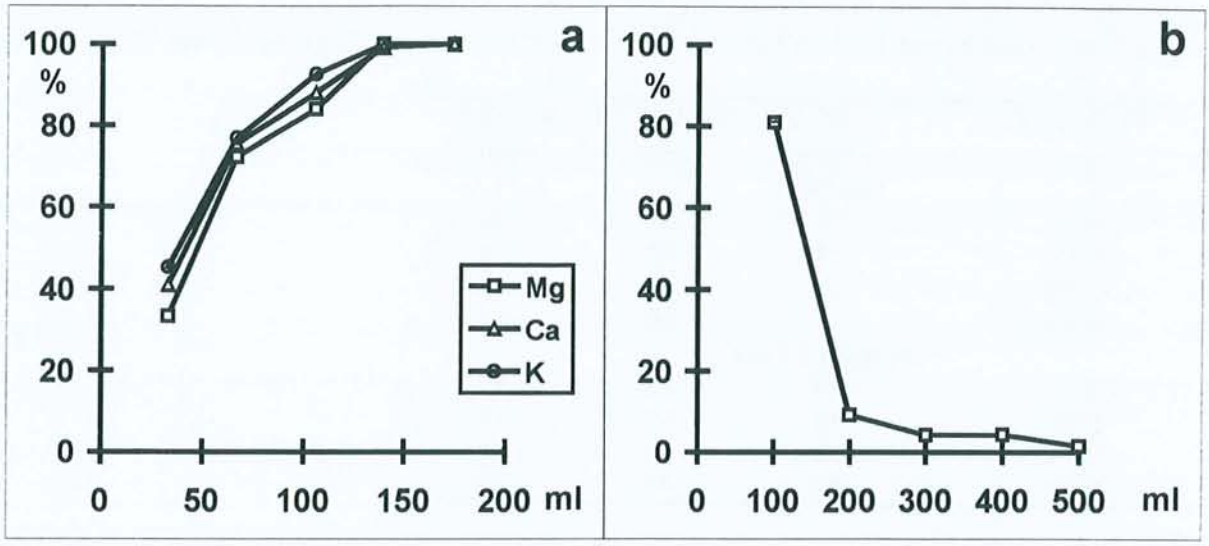


Figure 1 (a) L'influence du volume de desorption de 10^{-2} N $CuSO_4$ sur la quantité de cations déplacés (exemple de Mg, Ca et K) ; et (b) désorption en pourcentage de Cu de la CEC_{rac} en fonction du volume de désorbant HCl (moyenne de 8 échantillons)

Expérience 3 : méthode d'agitation

Des échantillons de St. Anthonis (sites 9 et 10) des témoins étaient mélangés avec 100 ml de 10^{-2} *N* $CuSO_4$, puis mis en agitation avec cette solution. Le temps d'agitation variait de 2 à 60 minutes. A chaque fois 4 échantillons étaient prélevés et analysés à la torche à plasma (ICP) pour de différents éléments. Les durées d'agitation étaient de 2, 5, 10, 20 et 60 minutes. Ceci a montré que les quantités déplacées après un rinçage prolongé, sont quand même sensiblement plus élevées, bien qu'une variation importante existe. Les valeurs de Mg étaient comparables à celles de l'expérience 2, celles de Mn et K plus faibles, mais celles de Ca et Na (surtout de Ca) beaucoup plus élevées après un rinçage prolongé. Il a été conclu que cette méthode donne des résultats trop variables et peu fiables.

Annexe 4.1 Fiches de données pour le sol du terrain

La Croix-Scaille (site 1): Juin 1994 (4 répétitions) ; statistiques par horizon

traitement	couche cm	Mn $cmol_c\ kg^{-1}$	Mg	Al	Ca	Na	K	Al^{3+}	H^+	pH-H_2O	pH-KCl	Ca/Al^{3+}
Témoin	0-5	0.03	0.17	8.26**a**	0.45**b**	0.16	0.25	5.39**a**	1.18	3.99**b**	3.25**b**	0.13**b**
$CaCO_3$-ancien	0-5	0.03	0.22	5.31**b**	5.05**a**	0.17	0.23	2.45**b**	0.72	4.49**a**	3.44**a**	3.09**a**
$CaSO_4$-ancien	0-5	0.05	0.17	6.23**ab**	1.45**b**	0.15	0.25	4.59**a**	0.96	4.09**b**	3.19**b**	0.47**b**
Témoin	5-15	0.02	0.07	6.93	0.15**b**	0.14	0.17**a**	4.97	0.54	4.19	3.48	0.05**b**
$CaCO_3$-ancien	5-15	0.01	0.07	6.18	0.94**a**	0.13	0.11**b**	4.11	0.47	4.47	3.52	0.34**a**
$CaSO_4$-ancien	5-15	0.02	0.08	6.30	0.55**ab**	0.12	0.18**a**	4.66	0.48	4.22	3.38	0.18**ab**
Témoin	15-30	0.01	0.04	3.77	0.09**b**	0.19	0.11	2.80	0.00	4.48	4.03	0.05**b**
$CaCO_3$-ancien	15-30	0.00	0.03	4.05	0.19**a**	0.11	0.09	3.35	0.13	4.46	3.86	0.09**a**
$CaSO_4$-ancien	15-30	0.01	0.05	4.10	0.18**ab**	0.15	0.11	3.62	0.07	4.48	3.85	0.07**a**
Témoin	30-45	0.00	0.03	2.76	0.07**c**	0.12	0.09	2.12	0.00	4.44	4.22	0.05**c**
$CaCO_3$-ancien	30-45	0.00	0.03	2.73	0.13**a**	0.12	0.07	1.86	0.00	4.53	4.19	0.10**a**
$CaSO_4$-ancien	30-45	0.00	0.03	2.65	0.09**b**	0.11	0.09	2.07	0.00	4.44	4.19	0.07**b**

les lettres indiquent des différences entre traitements à $p<0.05$ pour chaque horizon

La Croix-Scaille (Site 1): Septembre 1994 (2 répétitions) ; pas de statistiques

traitement	couche cm	Mn $cmol_c\ kg^{-1}$	Mg	Al	Ca	Na	K	Al^{3+}	H^+	pH-H_2O	pH-KCl	Ca/Al^{3+}
Témoin	0-5	0.07	0.27	7.19	0.58	0.11	0.26	5.36	1.50	3.94	3.19	0.16
	5-15	0.04	0.11	6.79	0.15	0.08	0.16	5.01	0.74	4.10	3.44	0.04
	15-30	0.02	0.06	4.16	0.11	0.08	0.13	3.30	0.20	4.24	3.87	0.05
	30-45	0.01	0.06	3.02	0.10	0.06	0.12	2.29	0.11	4.33	4.12	0.07
$CaCO_3$-ancien	0-5	0.10	0.55	4.20	6.48	0.15	0.32	2.70	1.49	4.02	3.25	3.60
	5-15	0.01	0.19	7.35	1.21	0.08	0.18	5.08	0.91	4.14	3.34	0.36
	15-30	0.01	0.07	4.33	0.21	0.07	0.13	3.29	0.24	4.31	3.90	0.10
	30-45	0.00	0.05	2.78	0.12	0.06	0.12	2.23	0.05	4.41	4.13	0.08
$CaSO_4$-ancien	0-5	0.09	0.34	5.75	2.61	0.11	0.28	4.22	1.55	3.86	3.06	0.93
	5-15	0.04	0.12	6.67	0.73	0.10	0.17	5.07	0.70	4.05	3.44	0.22
	15-30	0.03	0.09	4.44	0.30	0.06	0.11	3.35	0.13	4.34	3.96	0.13
	30-45	0.01	0.05	2.96	0.12	0.06	0.10	2.28	0.10	4.32	4.15	0.08

La Croix-Scaille (site 1): Mars 1995 (2 répétitions) ; pas de statistiques

traitement	couche cm	Mn $cmol_c\ kg^{-1}$	Mg	Al	Ca	Na	K	Al^{3+}	H^+	pH-H_2O	pH-KCl	Ca/Al^{3+}
Témoin	0-5	0.20	0.80	9.07	1.70	0.17	0.72	6.67	2.81	3.57	3.04	0.38
	5-15	0.12	0.15	5.90	0.17	0.08	0.22	4.99	0.86	3.90	3.56	0.05
	15-30	0.06	0.09	3.00	0.20	0.05	0.11	2.79	0.05	4.31	4.14	0.11
	30-45	0.03	0.09	2.82	0.17	0.06	0.12	2.50	0.00	4.40	4.26	0.10
$CaCO_3$-ancien	0-5	0.22	0.87	2.37	8.73	0.23	0.68	1.93	1.42	3.88	3.24	6.78
	5-15	0.08	0.15	6.29	0.86	0.17	0.18	4.96	1.06	3.89	3.50	0.26
	15-30	0.05	0.08	3.78	0.28	0.13	0.10	3.19	0.14	4.28	4.05	0.13
	30-45	0.03	0.06	2.94	0.22	0.11	0.08	2.52	0.05	4.39	4.21	0.13
$CaSO_4$-ancien	0-5	0.24	0.51	4.99	3.18	0.12	0.51	3.65	1.75	3.78	3.22	1.31
	5-15	0.21	0.15	5.78	0.64	0.07	0.22	4.54	0.76	4.05	3.68	0.21
	15-30	0.06	0.07	2.71	0.17	0.04	0.12	2.41	0.00	4.34	4.06	0.11
	30-45	0.05	0.11	2.44	0.36	0.05	0.11	2.09	0.00	4.35	4.27	0.26

La Croix-Scaille (site 1): Septembre 1995 (2 répétitions) ; pas de statistiques

traitement	couche cm	Mn $cmol_c\ kg^{-1}$	Mg	Al	Ca	Na	K	Al^{3+}	H^+	pH-H_2O	pH-KCl	Ca/Al^{3+}
Témoin	0-5	0.07	0.28	7.40	0.61	0.04	0.15	5.43	1.60	3.77	3.13	0.17
	5-15	0.06	0.09	6.56	0.12	0.03	0.16	5.42	0.73	4.06	3.57	0.03
	15-30	0.06	0.04	3.96	0.10	0.03	0.09	3.37	0.18	4.34	3.98	0.04
	30-45	0.04	0.03	3.61	0.08	0.02	0.11	2.91	0.12	4.39	4.11	0.04
$CaCO_3$-ancien	0-5	0.26	0.86	0.57	15.69	0.10	0.36	0.48	0.21	4.78	3.93	49.03
	5-15	0.04	0.16	5.80	2.38	0.05	0.19	4.95	0.65	4.36	3.52	0.72
	15-30	0.01	0.04	4.16	0.18	0.03	0.10	3.57	0.15	4.48	3.97	0.08
	30-45	0.01	0.03	3.09	0.11	0.02	0.08	2.67	0.13	4.47	4.12	0.06
$CaSO_4$-ancien	0-5	0.16	0.45	4.09	3.45	0.07	0.46	3.17	0.92	3.90	3.04	1.63
	5-15	0.02	0.16	6.01	0.91	0.06	0.19	5.04	1.50	3.80	3.07	0.27
	15-30	0.02	0.03	4.14	0.27	0.02	0.10	3.42	0.21	4.30	3.92	0.12
	30-45	0.01	0.02	3.23	0.14	0.03	0.09	2.74	0.14	4.34	4.12	0.08

La Croix-Scaille (site 2): Juin 1994 (4 répétions) ; statistiques par horizon

traitement	couche cm	Mn $cmol_c\ kg^{-1}$	Mg	Al	Ca	Na	K	Al^{3+}	H^+	pH-H_2O	pH-KCl	Ca/Al^{3+}
Témoin	0-5	0.03	0.17	8.26	0.45	0.16	0.25	5.39	1.18	3.99**a**	3.25	0.13
Nouveau bloc	0-5	0.03	0.27	10.12	0.54	0.36	0.28	6.66	1.20	3.78**b**	3.18	0.12
Témoin	5-15	0.02	0.07	6.93	0.15	0.14	0.17	4.97	0.54	4.19	3.48	0.05
Nouveau bloc	5-15	0.01	0.09	8.03	0.17	0.11	0.17	6.63	0.41	3.94	3.44	0.04
Témoin	15-30	0.01	0.04	3.77**b**	0.09	0.19	0.11	2.80	0.00	4.48	4.03	0.05
Nouveau bloc	15-30	0.00	0.04	5.10**a**	0.09	0.13	0.11	3.89	0.12	4.36	3.74	0.03
Témoin	30-45	0.00	0.03	2.76**b**	0.07	0.12	0.09	2.12	0.00	4.44	4.22	0.05
Nouveau bloc	30-45	0.00	0.03	3.93**a**	0.06	0.10	0.09	2.62	0.00	4.45	3.96	0.03

les lettres indiquent des différences entre traitements à $p<0.05$ pour chaque horizon

La Croix-Scaille (site 2): mars 1995 (2 répétitions) ; pas de statistiques

traitement	couche cm	Mn $cmol_c\ kg^{-1}$	Mg	Al	Ca	Na	K	Al^{3+}	H^+	pH-H_2O	pH-KCl	Ca/Al^{3+}
Témoin	0-5	0.20	0.80	9.07	1.70	0.17	0.72	6.67	2.81	3.57	3.04	0.38
	5-15	0.12	0.15	5.90	0.17	0.08	0.22	4.99	0.86	3.90	3.56	0.05
	15-30	0.06	0.09	3.00	0.20	0.05	0.11	2.79	0.05	4.31	4.14	0.11
	30-45	0.03	0.09	2.82	0.17	0.06	0.12	2.50	0.00	4.40	4.26	0.10
$CaCO_3$-nouveau	0-5	0.10	0.93	4.50	8.71	0.17	0.85	3.46	1.56	3.89	3.27	3.78
	5-15	0.08	0.26	7.65	0.39	0.08	0.25	5.93	1.08	3.80	3.38	0.10
	15-30	0.02	0.08	3.95	0.15	0.05	0.12	3.45	0.09	4.34	4.05	0.07
	30-45	0.01	0.14	3.11	0.21	0.04	0.10	2.82	0.07	4.41	4.17	0.11
$CaSO_4$-nouveau	0-5	0.10	0.80	5.70	5.44	0.19	1.26	4.36	2.56	3.69	3.01	1.87
	5-15	0.05	0.13	5.84	0.60	0.07	0.19	5.37	1.10	3.78	3.33	0.17
	15-30	0.03	0.06	3.93	0.17	0.04	0.19	3.23	0.19	4.20	3.90	0.08
	30-45	0.02	0.04	2.42	0.12	0.03	0.06	1.74	0.17	4.31	4.30	0.10
Mélange 80/20	0-5	0.03	0.31	9.42	2.72	0.13	0.28	6.49	1.50	3.93	3.40	0.63
	5-15	0.01	0.16	7.23	0.55	0.07	0.18	5.81	0.97	3.85	3.38	0.14
	15-30	0.01	0.06	4.59	0.28	0.04	0.06	3.84	0.41	4.15	3.70	0.11
	30-45	0.03	0.05	4.94	0.25	0.04	0.13	4.03	0.10	4.32	4.02	0.09

La Croix-Scaille (site 2): Juin 1995 (2 répétitions) ; pas de statistiques

traitement	couche cm	Mn $cmol_c\ kg^{-1}$	Mg	Al	Ca	Na	K	Al^{3+}	H^+	pH-H_2O	pH-KCl	Ca/Al^{3+}
Témoin	0-5	0.05	0.42	8.43	0.98	0.14	0.33	6.71	2.14	3.91	3.15	0.22
	5-15	0.07	0.13	5.04	0.16	0.07	0.21	4.14	0.73	4.26	3.62	0.06
	15-30	0.02	0.08	3.17	0.16	0.05	0.12	2.79	0.21	4.42	3.98	0.09
	30-45	0.02	0.07	2.88	0.12	0.06	0.09	2.49	0.11	4.44	4.12	0.07
$CaCO_3$-nouveau	0-5	0.20	0.86	5.37	12.56	0.19	0.91	4.01	1.61	4.21	3.40	4.70
	5-15	0.28	0.35	5.71	1.12	0.10	0.56	4.40	1.21	4.10	3.50	0.38
	15-30	0.02	0.06	4.32	0.23	0.08	0.09	3.70	0.39	4.32	3.84	0.09
	30-45	0.02	0.04	3.19	0.21	0.06	0.10	2.84	0.08	4.46	4.10	0.11
$CaSO_4$-nouveau	0-5	0.14	0.53	8.30	2.88	0.15	0.84	6.41	2.08	4.02	3.26	0.67
	5-15	0.11	0.12	6.23	0.38	0.07	0.21	5.23	0.76	4.26	3.64	0.11
	15-30	0.08	0.07	3.26	0.23	0.05	0.12	2.94	0.16	4.43	3.94	0.12
	30-45	0.01	0.10	3.45	0.20	0.04	0.07	3.13	0.08	4.45	4.11	0.10
Mélange 80/20	0-5	0.04	0.47	4.69	5.06	0.15	0.81	3.59	2.26	3.77	3.06	2.11
	5-15	0.01	0.09	4.32	0.48	0.08	0.11	3.77	0.89	3.92	3.12	0.19
	15-30	0.00	0.06	3.67	0.22	0.06	0.07	3.35	0.39	4.15	3.50	0.10
	30-45	0.00	0.05	2.85	0.21	0.07	0.06	2.71	0.06	4.41	4.06	0.12

La Croix-Scaille (site 2): Septembre 1995 (2 répétitions) ; pas de statistiques

traitement	couche cm	Mn $cmol_c\ kg^{-1}$	Mg	Al	Ca	Na	K	Al^{3+}	H^+	pH-H_2O	pH-KCl	Ca/Al^{3+}
Témoin	0-5	0.07	0.28	7.40	0.61	0.04	0.15	5.43	1.60	3.77	3.13	0.17
	5-15	0.06	0.09	6.56	0.12	0.03	0.16	5.42	0.73	4.06	3.57	0.03
	15-30	0.06	0.04	3.96	0.10	0.03	0.09	3.37	0.18	4.34	3.98	0.04
	30-45	0.04	0.03	3.61	0.08	0.02	0.11	2.91	0.12	4.39	4.11	0.04
$CaCO_3$-nouveau	0-5	0.08	0.45	10.19	2.74	0.09	0.55	8.67	1.89	3.80	3.23	0.47
	5-15	0.03	0.08	7.49	0.21	0.03	0.17	6.46	0.58	4.02	3.57	0.05
	15-30	0.02	0.03	3.54	0.06	0.02	0.08	3.16	0.14	4.31	3.99	0.03
	30-45	0.01	0.01	2.78	0.03	0.02	0.06	2.32	0.14	4.40	4.19	0.02
$CaSO_4$-nouveau	0-5	0.06	0.47	7.19	4.51	0.10	0.67	5.51	2.12	3.77	3.18	1.23
	5-15	0.07	0.25	7.23	1.73	0.06	0.34	5.70	1.40	3.85	3.28	0.46
	15-30	0.03	0.05	5.46	0.22	0.03	0.12	4.72	0.39	4.16	3.69	0.07
	30-45	0.01	0.04	3.25	0.20	0.02	0.08	2.66	0.13	4.36	4.07	0.11
Mélange 80/20	0-5	0.06	0.25	5.31	3.23	0.05	0.37	4.09	1.26	4.01	3.33	1.18
	5-15	0.06	0.11	6.53	0.68	0.03	0.21	5.34	0.87	4.05	3.40	0.19
	15-30	0.09	0.03	4.05	0.09	0.02	0.12	3.16	0.19	4.43	4.06	0.04
	30-45	0.13	0.02	2.93	0.08	0.02	0.09	2.27	0.12	4.40	4.18	0.05

La Croix-Scaille (site 2): mars 1996 (2 répétitions) ; pas de statistiques

traitement	couche	Mn	Mg	Al	Ca	Na	K	Al^{3+}	H^+	pH-H_2O	pH-KCl	Ca/Al^{3+}
	cm	$cmol_c\ kg^{-1}$										
Témoin	0-5	0.10	0.52	5.62	1.35	0.09	0.32	4.86	1.98	4.27	3.07	0.42
	5-15	0.06	0.07	5.81	0.12	0.04	0.14	5.36	0.64	4.21	3.36	0.03
	15-30	0.03	0.03	3.77	0.03	0.02	0.11	3.42	0.24	4.27	3.75	0.01
	30-45	0.01	0.00	2.36	0.00	0.02	0.07	2.04	0.00	4.52	4.18	0.00
$CaCO_3$-nouveau	0-5	0.04	0.28	3.21	6.37	0.06	0.29	2.66	0.87	4.29	3.25	3.59
	5-15	0.04	0.05	7.34	0.31	0.04	0.13	6.19	0.92	4.07	3.28	0.08
	15-30	0.01	0.02	3.69	0.29	0.01	0.07	3.23	0.00	4.45	3.95	0.13
	30-45	0.01	0.00	2.91	0.17	0.01	0.05	2.50	0.00	4.63	4.19	0.10
$CaSO_4$-nouveau	0-5	0.13	0.55	7.72	4.17	0.11	0.35	5.59	2.10	4.16	3.03	1.12
	5-15	0.02	0.16	7.89	0.80	0.06	0.15	6.26	0.84	4.06	3.40	0.19
	15-30	0.01	0.06	4.04	0.21	0.05	0.09	3.58	0.00	4.45	3.86	0.09
	30-45	0.01	0.03	2.98	0.17	0.04	0.09	2.63	0.00	4.70	4.00	0.10
Mélange 80/20	0-5	0.08	0.32	5.72	2.61	0.08	0.24	4.16	0.63	4.42	3.34	0.94
	5-15	0.08	0.07	6.79	0.27	0.02	0.11	5.35	0.24	4.46	3.58	0.08
	15-30	0.03	0.05	3.87	0.23	0.00	0.07	3.33	0.00	4.59	3.98	0.10
	30-45	0.04	0.04	2.97	0.16	0.02	0.06	2.32	0.00	4.68	4.09	0.10

Fontainebleau (site 3): Octobre 1994 (2 répétitions) ; pas de statistiques

traitement	couche	Mn	Mg	Al	Ca	Na	K	Al^{3+}	H^+	pH-H_2O	pH-KCl	Ca/Al
	cm	$cmol_c\ kg^{-1}$										
Témoin	0-5	0.12	0.54	0.04	6.79	0.08	0.13	0.00	0.00	6.36	5.42	255
	5-15	0.12	0.31	0.00	3.76	0.08	0.07	0.00	0.00	6.01	4.88	*
	15-25	0.05	0.20	0.12	3.50	0.06	0.04	0.00	0.00	5.98	4.72	43.8
	25-45	0.01	0.22	0.01	10.70	0.08	0.06	0.00	0.00	7.08	5.67	1605
	45-65	0.01	0.11	1.01	8.97	0.05	0.06	0.00	0.00	6.73	5.68	13.3
$CaCO_3$	0-5	0.10	0.36	0.21	3.65	0.04	0.10	0.00	0.06	5.70	5.28	26.1
	5-15	0.03	0.23	0.01	4.23	0.04	0.06	0.00	0.00	6.55	5.33	635
	15-25	0.02	0.18	0.04	3.12	0.01	0.04	0.00	0.00	6.02	5.03	117.0
	25-45	0.01	0.16	0.37	4.26	0.01	0.03	0.00	0.41	6.15	5.17	17.3
	45-65	0.02	0.42	0.06	6.18	0.06	0.08	0.00	0.00	6.15	4.71	155
NPKCa	0-5	0.05	0.51	0.15	8.04	0.06	0.13	0.00	0.00	6.25	5.47	80.4
	5-15	0.03	0.17	0.90	4.44	0.05	0.07	0.15	0.74	5.84	5.13	7.4
	15-25	0.02	0.17	0.70	5.03	0.07	0.05	0.00	0.64	6.47	5.43	10.8
	25-45	0.02	0.32	0.05	6.83	0.12	0.08	0.00	0.00	6.78	5.69	205
	45-65	0.01	0.16	0.00	20.60	0.11	0.07	0.00	0.00	7.63	6.95	*

Les Trembles (site 4): Mars 1995 (3 répétitions) ; pas de statistiques

traitement	couche	Mn	Mg	Al	Ca	Na	K	Al^{3+}	H^+	pH-H_2O	pH-KCl	Ca/Al^{3+}
	cm	$cmol_c\ kg^{-1}$										
Témoin	0-5	0.25	0.71	2.58	0.90	0.11	0.41	1.25	1.92	3.73	3.05	1.08
	5-15	0.07	0.10	3.07	0.11	0.05	0.14	0.28	2.39	4.06	3.60	0.59
	15-30	0.05	0.08	2.78	0.07	0.04	0.11	0.27	2.22	4.36	3.93	0.39
	30-45	0.08	0.11	2.73	0.11	0.03	0.12	0.15	2.40	4.40	3.89	1.10
	45-60	0.07	0.52	3.67	0.09	0.10	0.13	0.13	3.18	4.58	3.80	1.04
NCa	0-5	0.30	0.50	2.61	1.29	0.06	0.26	0.95	2.03	3.97	3.30	2.04
	5-15	0.10	0.12	3.34	0.12	0.05	0.11	0.38	2.67	4.25	3.73	0.47
	15-30	0.11	0.10	3.18	0.09	0.03	0.10	0.17	2.78	4.43	3.86	0.79
	30-45	0.07	0.13	3.40	0.08	0.04	0.11	0.12	3.06	4.41	3.83	1.00
	45-60	0.04	0.43	3.95	0.09	0.06	0.13	0.20	3.26	4.47	3.77	0.68

Gaie Mariée (site 5): Mars 1995 (3 répétitions) ; pas de statistiques

traitement	couche	Mn	Mg	Al	Ca	Na	K	Al^{3+}	H^+	pH-H_2O	pH-KCl	Ca/Al^{3+}
	cm	$cmol_c\ kg^{-1}$										
Témoin	0-5	0.53	0.75	1.92	1.33	0.10	0.32	0.93	1.49	3.92	3.20	2.15
	5-15	0.05	0.14	2.83	0.16	0.06	0.10	0.29	2.49	4.16	3.56	0.83
	15-30	0.03	0.16	3.12	0.13	0.08	0.08	0.16	2.95	4.35	3.69	1.22
	30-45	0.02	0.59	4.07	0.16	0.10	0.12	0.17	3.75	4.47	3.64	1.41
	45-60	0.04	1.50	3.15	1.39	0.13	0.16	0.08	3.07	4.76	3.64	26.06
NCa	0-5	0.30	0.38	2.49	0.56	0.07	0.18	0.61	2.00	4.06	3.37	1.38
	5-15	0.08	0.11	2.45	0.11	0.06	0.09	0.21	2.05	4.32	3.71	0.79
	15-30	0.07	0.11	2.40	0.13	0.08	0.08	0.10	2.19	4.42	3.85	1.95
	30-45	0.10	0.34	3.16	0.22	0.14	0.10	0.13	2.94	4.53	3.78	2.54
	45-60	0.07	1.44	4.02	0.74	0.11	0.20	0.12	3.79	4.73	3.72	9.25

Rond du May (site 6): Septembre 1995 (2 répétitions) ; pas de statistiques

traitement	couche	Mn	Mg	Al	Ca	Na	K	Al^{3+}	H^+	pH-H_2O	pH-KCl	Ca/Al^{3+}
	cm	$cmol_c\ kg^{-1}$										
Témoin	0-5	0.10	0.41	3.20	0.46	0.11	0.16	1.05	2.74	3.97	3.10	0.66
	5-15	0.00	0.11	3.27	0.08	0.07	0.10	0.26	3.02	4.25	3.65	0.46
	15-30	0.02	0.10	3.10	0.07	0.05	0.08	0.11	2.89	4.44	3.88	0.95
	30-45	0.02	0.11	2.96	0.09	0.05	0.08	0.13	2.73	4.44	3.85	1.04
	45-60	0.02	0.18	3.57	0.08	0.06	0.07	0.21	3.20	4.42	3.82	0.57
NCa	0-5	0.09	0.49	2.36	0.42	0.08	0.18	0.96	2.14	3.99	3.10	0.66
	5-15	0.01	0.11	2.80	0.08	0.09	0.09	0.22	2.49	4.23	3.64	0.55
	15-30	0.01	0.11	2.41	0.07	0.05	0.08	0.10	2.22	4.44	3.90	1.05
	30-45	0.03	0.22	2.76	0.07	0.05	0.06	0.10	2.53	4.48	3.87	1.05
	45-60	0.02	0.49	3.20	0.08	0.06	0.06	0.11	3.12	4.62	3.81	1.09

Bertranges (site 7): Juin 1995 (3 répétitions) ; pas de statistiques

traitement	couche	Mn	Mg	Al	Ca	Na	K	Al^{3+}	H^+	pH-H_2O	pH-KCl	Ca/Al^{3+}
	cm	$cmol_c\ kg^{-1}$										
Témoin	0-5	0.82	0.85	0.99	2.38	0.09	0.51	0.20	0.90	4.97	4.08	17.85
	5-15	0.44	0.39	2.16	0.86	0.09	0.26	0.24	1.98	4.88	4.00	5.38
	15-30	0.33	0.30	2.04	0.67	0.09	0.14	0.22	1.85	4.86	4.05	4.57
CaO	0-5	0.69	0.71	1.09	2.94	0.10	0.40	0.21	0.94	4.87	4.21	21.00
	5-15	0.51	0.35	1.29	1.30	0.07	0.18	0.15	1.16	4.88	4.07	13.00
	15-30	0.22	0.25	1.97	0.52	0.06	0.13	0.13	1.82	4.76	4.03	6.00

Tronçais (site 8): Septembre 1995 (2 répétitions) ; pas de statistiques

traitement	couche	Mn	Mg	Al	Ca	Na	K	Al^{3+}	H^+	pH-H_2O	pH-KCl	Ca/Al^{3+}
	cm	$cmol_c\ kg^{-1}$										
Témoin	0-5	0.09	0.17	1.34	0.29	0.05	0.12	0.11	1.30	4.84	3.95	3.95
	5-15	0.02	0.09	1.35	0.11	0.16	0.20	0.09	1.30	4.63	3.97	1.83
	15-30	0.03	0.14	1.38	0.14	0.33	0.39	0.08	1.29	4.71	3.98	2.63
	30-45	0.07	0.19	1.37	0.18	0.21	0.30	0.09	1.29	4.72	3.97	3.00
	45-60	0.06	0.53	3.03	0.35	0.06	0.08	0.10	2.65	4.81	3.81	5.25
NPKCa	0-5	0.17	0.42	0.79	1.05	0.07	0.21	0.11	0.83	4.60	3.91	14.32
	5-15	0.03	0.15	1.26	0.26	0.05	0.11	0.05	1.20	4.46	4.03	7.80
	15-30	0.05	0.11	1.32	0.13	0.04	0.07	0.09	1.24	4.52	4.09	2.17
	30-45	0.04	0.12	1.37	0.14	0.11	0.16	0.09	1.24	4.63	4.11	2.33
	45-60	0.07	0.14	1.86	0.17	0.05	0.11	0.08	1.70	4.54	4.05	3.19

St.Anthonis 35c (site 9): Octobre 1995 (2 répétitions) ; pas de statistiques

traitement	couche	Mn	Mg	Al	Ca	Na	K	Al^{3+}	H^+	pH-H_2O	pH-KCl	Ca/Al^{3+}
	cm	$cmol_c\ kg^{-1}$										
Témoin	0-5	0.03	0.17	1.19	0.77	0.05	0.07	0.68	1.09	4.07	3.08	1.70
	5-15	0.01	0.05	1.68	0.18	0.05	0.03	0.41	1.47	4.00	3.41	0.66
	15-30	0.01	0.04	1.69	0.13	0.05	0.03	0.26	1.51	4.12	3.71	0.75
	30-45	0.00	0.04	1.68	0.10	0.08	0.02	0.22	1.48	4.14	3.80	0.68
	45-60	0.00	0.03	1.61	0.09	0.05	0.02	0.13	1.41	4.27	3.94	1.04
Ca	0-5	0.10	0.47	0.87	3.33	0.11	0.05	0.35	0.82	4.11	3.47	14.27
	5-15	0.01	0.12	1.79	0.56	0.12	0.10	0.34	1.54	4.13	3.58	2.47
	15-30	0.01	0.12	1.51	0.59	0.09	0.06	0.17	1.30	4.40	3.94	5.21
	30-45	0.01	0.09	1.52	0.37	0.09	0.03	0.13	1.32	4.48	3.97	4.27
	45-60	0.01	0.06	1.23	0.26	0.09	0.04	0.10	1.10	4.68	4.12	3.90

St.Anthonis 46a (site 10): Octobre 1995 (3 répétitions) ; pas de statistiques

traitement	couche	Mn	Mg	Al	Ca	Na	K	Al^{3+}	H^+	pH-H_2O	pH-KCl	Ca/Al^{3+}
	cm	$cmol_c\ kg^{-1}$										
Témoin	0-5	0.01	0.19	1.67	0.98	0.06	0.11	2.25	1.25	3.74	2.59	0.65
	5-15	0.00	0.02	1.55	0.15	0.01	0.04	0.83	1.35	4.01	2.66	0.27
	15-30	0.00	0.01	2.83	0.15	0.01	0.04	1.04	2.46	3.93	3.08	0.22
	30-45	0.00	0.01	2.59	0.07	0.01	0.03	0.70	2.03	4.05	3.50	0.15
	45-60	0.00	0.00	1.18	0.02	0.00	0.03	0.16	1.05	4.37	3.94	0.19
Ca	0-5	0.02	0.58	1.26	3.58	0.08	0.13	1.02	1.06	4.13	3.18	5.26
	5-15	0.00	0.06	2.20	0.34	0.02	0.06	0.86	1.85	4.03	3.14	0.59
	15-30	0.00	0.04	2.62	0.21	0.01	0.04	0.71	2.04	4.04	3.34	0.44
	30-45	0.00	0.01	2.50	0.06	0.02	0.03	0.30	2.06	4.27	3.83	0.30
	45-60	0.00	0.00	1.28	0.03	0.00	0.03	0.10	1.09	4.59	4.14	0.45

Annexe 4.2 Fiches de données pour la solution du sol du terrain

La Croix-Scaille (site 1 et 2): Mars 1995 ; statistiques par horizon

traitement	profondeur	S	Mg	Ca	Al	K	NO_3^-	NH_4^+	pH-H_2O	Ca/Al
	cm	$mmol_c\ l^{-1}$								mole/mole
Témoin	3	0.09	0.06	0.12	0.07	0.06	0.20	0.03	4.68b	2.6
$CaCO_3$-ancien	3	0.18	0.10	0.34	0.07	0.05	0.10	0.02	5.58a	7.3
$CaSO_4$-ancien	3	0.18	0.07	0.20	0.03	0.06	0.03	0.02	4.67b	10
$CaCO_3$-nouveau	3	0.20	0.10	0.24	0.05	0.06	0.19	0.03	5.50a	7.2
$CaSO_4$-nouveau	3	0.15	0.04	0.17	0.06	0.03	0.06	0.05	5.10ab	4.3
Mélange 80/20	3	0.22	0.06	0.29	0.03	0.03	0.04	0.01	5.09ab	15
Témoin	10	0.15b	0.10	0.21	0.06a	0.04	0.17	0	5.29	5.3
$CaCO_3$-ancien	10	0.19b	0.09	0.20	0.04b	0.03	0.09	0	5.75	7.5
$CaSO_4$-ancien	10	0.15b	0.08	0.23	0.06ab	0.03	0.08	0	5.60	5.8
$CaCO_3$-nouveau	10	0.14b	0.05	0.12	0.11ab	0.04	0.19	0.01	5.18	1.6
$CaSO_4$-nouveau	10	0.41a	0.06	0.30	0.04ab	0.02	0.03	0.01	4.98	11
Mélange 80/20	10	0.14b	0.05	0.18	0.04ab	0.03	0.09	0.01	5.26	6.8
Témoin	20	0.16b	0.08	0.19	0.05	0.04	0.18	0.03	5.45ab	5.7
$CaCO_3$-ancien	20	0.14b	0.06	0.18	0.03	0.02	0.08	0	5.79a	9.0
$CaSO_4$-ancien	20	0.27b	0.07	0.30	0.03	0.03	0.10	0	5.52ab	15
$CaCO_3$-nouveau	20	0.17b	0.03	0.16	0.10	0.03	0.22	0.01	5.30ab	2.4
$CaSO_4$-nouveau	20	0.56a	0.07	0.42	0.12	0.04	0.16	0.03	4.79b	5.3
Mélange 80/20	20	0.29b	0.06	0.24	0.08	0.02	0.10	0.01	5.03b	4.5
Témoin	35	0.23	0.08	0.15	0.03	0.02	0.08	0b	5.32	7.5
$CaCO_3$-ancien	35	0.25	0.07	0.20	0.01	0.03	0.05	0b	5.76	30
$CaSO_4$-ancien	35	0.35	0.08	0.29	0.06	0.03	0.06	0b	5.38	7.3
$CaCO_3$-nouveau	35	0.26	0.05	0.18	0.06	0.02	0.15	0.01b	5.44	4.5
$CaSO_4$-nouveau	35	0.37	0.06	0.28	0.07	0.04	0.14	0.02a	5.03	6.0
Mélange 80/20	35	0.31	0.07	0.27	0.04	0.03	0.07	0.03a	4.87	10

les lettres indiquent des différences entre traitements à $p<0.05$ pour chaque horizon

La Croix-Scaille (site 2): Juin 1995 ; statistiques par horizon (sauf NO_3^- et NH_4^+)

traitement	profondeur	S	Mn	Mg	Ca	Al	Na	K	NO_3^-	NH_4^+	pH-H_2O	Ca/Al
	cm	$mmol_c\ l^{-1}$										mole/mole
Témoin	3	0.15b	0.01	0.06	0.09b	0.12	0.12	0.02	*	*	3.90	1.1
$CaCO_3$-nouveau	3	0.12ab	0.01	0.05	0.14b	0.10	0.11	0.03	*	*	4.19	2.1
$CaSO_4$-nouveau	3	0.27ab	0.01	0.03	0.21b	0.12	0.07	0.02	0.05	0	4.10	2.6
Mélange 80/20	3	0.34a	0.01	0.06	0.66a	0.09	0.08	0.03	0.41	0.01	4.09	11
Témoin	10	0.09	0.01	0.04	0.06b	0.12	0.08b	0.02	0.17	0	3.94	0.75b
$CaCO_3$-nouveau	10	0.07	0.01	0.04	0.07ab	0.18	0.14a	0.03	0.36	0	4.15	0.58ab
$CaSO_4$-nouveau	10	0.25	0.01	0.04	0.26a	0.09	0.11ab	0.02	0.34	0	3.95	4.3a
Mélange 80/20	10	0.24	0	0.05	0.28ab	0.14	0.08b	0.02	0.24	0	3.88	3.0ab
Témoin	20	0.08	0.01	0.06	0.05c	0.25	0.10	0.05	0.32	0.02	4.17a	0.30c
$CaCO_3$-nouveau	20	0.18	0.01	0.03	0.08bc	0.10	0.10	0.02	0.09	0	4.40a	1.2b
$CaSO_4$-nouveau	20	0.30	0	0.03	0.21a	0.13	0.11	0.02	0.15	0.01	4.24a	2.4a
Mélange 80/20	20	0.35	0	0.04	0.23abc	0.28	0.11	0.02	0.08	0.01	3.92b	1.2b
Témoin	35	0.10b	0.01	0.04	0.05b	0.21	0.10	0.02	0.26	0	4.31	0.36b
$CaCO_3$-nouveau	35	0.18ab	0.01	0.04	0.12ab	0.15	0.12	0.02	0.21	0	4.33	1.2ab
$CaSO_4$-nouveau	35	0.43a	0.02	0.03	0.24a	0.28	0.07	0.04	0.28	0	4.40	1.29ab
Mélange 80/20	35	0.28a	0	0.04	0.18a	0.17	0.10	0.03	0.14	0.03	4.10	1.6a

les lettres indiquent des différences entre traitements à $p<0.05$ pour chaque horizon

La Croix-Scaille (site 2): Mars 1996 ; pas de statistiques

traitement	profondeur	S	Mn	Mg	Ca	Al	Na	K	NO_3^-	NH_4^+	pH-H_2O	Ca/Al
	cm	$mmol_c\ l^{-1}$										mole/mole
Témoin	3	0.14	0.01	0.05	0.10	0.14	0.15	0.08	>0.23	0.07	4.31	1.1
	10	0.15	0.02	0.06	0.14	0.20	0.08	0.06	0.31	0.01	4.31	1.1
	20	0.16	0.01	0.06	0.07	0.16	0.10	0.06	>0.21	0.08	4.53	0.66
	35	0.17	0.01	0.04	0.05	0.15	0.09	*	0.09	0.01	4.73	0.50
$CaCO_3$-nouveau	3	0.19	0.01	*	*	*	*	*	*	*	*	*
	10	0.13	*	0.02	0.05	0.13	0.09	0.04	0.08	0.01	4.41	0.58
	20	0.16	0.01	0.03	0.09	0.14	0.09	0.01	0.05	0	4.72	0.96
	35	*	*	*	*	*	*	*	*	*	*	*
$CaSO_4$-nouveau	3	*	*	*	*	*	*	*	*	*	*	*
	10	*	*	*	*	*	*	*	*	*	*	*
	20	0.22	0.01	0.04	0.21	0.13	0.05	0.01	0.09	0.01	4.6	2.4
	35	*	*	*	*	*	*	*	*	*	*	*
Mélange 80/20	3	0.01	*	*	*	*	*	*	*	*	*	*
	10	0.12	0	0.04	0.17	0.09	0.06	0.03	0.16	0.04	4.36	2.8
	20	0.29	0	0.03	0.19	0.18	0.08	0.01	0.09	0	4.46	1.6
	35	0.24	0	0.03	0.17	0.12	0.07	0.02	0.07	0.01	4.54	2.1

La Croix-Scaille (sites 1 et 2): Septembre 1995 ; pas de statistiques

traitement	profondeur	S	Mn	Mg	Ca	Al	Na	K	NO_3^-	NH_4^+	pH-H_2O	Ca/Al
	cm	$mmol_c\ l^{-1}$										mole/mole
Témoin	3	*	0.01	*	*	*	*	*	*	*	*	*
	10	0.26	0.01	0.08	*	*	*	*	*	*	*	*
	20	0.11	0.05	0.14	0.12	0.73	0.17	0.14	0.46	0.01	4.11	0.25
	35	0.11	0.04	0.11	0.22	0.95	0.14	0.05	0.27	0.01	4.40	0.35
$CaCO_3$-ancien	3	0.56	0.01	0.16	0.77	0.11	*	*	*	*	4.52	11
	10	0.34	0.01	0.12	0.51	0.15	0.16	0.04	0.36	0	3.92	5.1
	20	0.14	0	0.05	0.18	0.07	0.07	0.03	0.02	0	4.85	3.9
	35	0.14	0.01	0.03	0.21	0.11	0.08	0.03	0.20	0	4.58	2.9
$CaSO_4$-ancien	3	0.63	0.01	*	*	*	*	*	*	*	*	*
	10	*	*	*	*	*	*	*	*	*	*	*
	20	*	*	*	*	*	*	*	*	*	*	*
	35	*	*	*	*	*	*	*	*	*	*	*
$CaCO_3$-nouveau	3	0.06	*	*	*	*	*	*	*	*	*	*
	10	0.23	0	0.03	0.04	0.18	0.09	0.01	0.02	0	4.09	0.33
	20	0.12	0.01	0.04	0.13	0.11	0.10	0.02	0.15	0	4.62	1.8
	35	0.25	0.02	0.03	0.24	0.36	0.08	0.03	0.39	0	4.46	1.0
$CaSO_4$-nouveau	3	0.29	0.02	0.03	0.39	0.11	0.06	0.02	0.11	0	4.21	5.3
	10	0.27	0.01	0.03	0.20	0.08	0.08	0.02	0.01	0	4.31	3.8
	20	0.20	0.01	0.03	0.13	0.10	0.07	0.02	0.01	0	4.44	2.0
	35	0.48	0.02	0.04	0.32	0.44	0.08	0.07	0.33	0	4.48	1.1
Mélange 80/20	3	0.52	0	0.03	0.72	0.11	0.07	0.02	0.01	0.01	4.28	9.8
	10	0.36	0	0.03	0.15	0.17	0.08	0.01	0.04	0	3.85	1.3
	20	0.46	0	0.04	0.20	0.13	0.08	0.02	0.02	0	4.02	2.3
	35	0.38	0	0.04	0.16	0.11	0.09	0.01	0.01	0	4.02	2.2

Les Trembles (site 4): Mars 1995 ; pas de statistiques

traitement	profondeur	S	Mn	Mg	Ca	Al	Na	K	NO_3^-	NH_4^+	pH-H_2O	Ca/Al
	cm	$mmol_c\ l^{-1}$										mole/mole
Témoin	0-5	0.22	0.03	0.13	0.08	0.59	0.25	0.24	0	0.03	3.98	0.20
	5-15	0.12	0.01	0.08	0.08	0.07	0.31	0.13	0.01	0.12	*	1.7
	15-30	0.13	0.01	0.09	0.06	0.05	0.25	0.04	0.01	0.01	3.99	1.8
	30-45	0.15	0.01	0.09	0.05	0.02	0.23	0.03	0.01	0	3.83	3.8
	45-60	0.14	0.01	0.14	0.06	0.01	0.24	0.02	0.01	0.01	4.70	9.0
NCa	0-5	0.29	*	0.15	0.12	0.43	*	0.19	0	0.17	4.27	0.42
	5-15	0.16	*	0.07	0.05	0.07	*	0.03	0.01	0.09	4.08	1.1
	15-30	0.17	*	0.06	0.05	0.11	*	0.01	0.01	0	3.87	0.68
	30-45	0.19	*	0.09	0.06	0.11	*	0.01	0.01	0.01	3.80	0.82
	45-60	*	*	*	*	*	*	*	*	*	*	*

Gaie Mariée (site 5): Mars 1995 ; pas de statistiques

traitement	profondeur	S	Mn	Mg	Ca	Al	Na	K	NO_3^-	NH_4^+	pH-H_2O	Ca/Al
	cm	$mmol_c\ l^{-1}$										mole/mole
Témoin	0-5	0.48	0.02	0.12	0.15	0.11	0.21	0.14	0.02	0.26	4.32	2.0
	5-15	0.16	0.01	0.10	0.09	0.16	0.04	0.05	0.06	0.09	3.64	0.84
	15-30	0.16	0.01	0.08	0.08	0.06	0.20	0.04	0.01	0.04	3.67	2.0
	30-45	0.16	0.01	0.10	0.06	0.04	0.19	0.02	0.01	0.01	3.81	2.3
	45-60	0.26	0	0.15	0.10	0.01	0.25	0.01	0.01	0	4.32	15
NCa	0-5	0.25	0.02	0.16	0.15	1.03	0.23	0.18	0	0.12	4.32	0.22
	5-15	0.10	0.01	0.09	0.07	0.19	0.21	0.06	0	0.03	3.83	0.55
	15-30	0.14	0.01	0.08	0.09	0.12	0.18	0.06	0.01	0.02	3.71	1.1
	30-45	0.23	0.01	0.13	0.09	0.04	0.24	0.03	0.01	0.01	3.78	3.4
	45-60	0.22	0.01	0.14	0.12	0.01	0.24	0.03	0.01	0.01	4.44	18

Bertranges (site 7): Juin 1995 ; pas de statistiques

traitement	profondeur	S	Mn	Mg	Ca	Al	Na	K	NO_3^-	NH_4^+	pH-H_2O	Ca/Al
	cm	$mmol_c\ l^{-1}$										mole/mole
Témoin	0-5	0.21	0.01	0.24	0.38	0.24	0.25	0.13	0.18	0.11	5.38	2.4
	5-15	0.17	0.01	0.13	0.19	0.11	0.21	0.07	0.03	0.07	5.35	2.6
	15-30	0.17	0.02	0.14	0.26	0.04	0.38	0.23	0.03	0.16	5.07	9.8
CaO	0-5	0.27	0.01	0.26	0.39	0.37	0.30	0.13	0.03	0.11	5.41	1.6
	5-15	0.20	0.01	0.14	0.25	0.12	0.23	0.09	0.04	0.11	5.26	3.1
	15-30	0.17	0.02	0.11	0.23	0.03	0.27	0.08	0.02	0.09	5.51	12

Annexe 4.3 Fiches de résultats pour les racines

La Croix-Scaille: juin 1994 Biomasse racines fines (FRB en kg ha^{-1}), densité en longueur des racines fines FRLD (en cm cm^{-3}), longueur racinaire spécifique, pourcentage des racines très fines (< 0.5 mm) sur le total des racines fines (< 2 mm) (% de biomasse et de longueur racinaire), biomasse des racines grosses (CRB en kg ha^{-1}), masse des fines racines mortes (FRN en kg ha^{-1}) et densité en longueur des fines racines mortes (FRNLD en cm cm^{-3}); avec erreur standard en italic pour racines fines et grosses de 2 à 5 mm. Dans le cadre (racines fines; n = 30) tests statistiques par ANOVA et Student-Newman-Keuls interval pour chaque couche, révélant une valeur significativement plus basse pour **a** que pour **b** (P < 0.05).

		Racines fines (< 2 mm)					Racines grosses (> 2 mm)			Racines mortes	
	couche	FRB	FRLD	SRL	fraction très fine		CRB	CRB	CRB	FRN	FRNLD
	cm	kg ha^{-1}	cm cm^{-3}	m g^{-1}	%	%	kg ha^{-1}	kg ha^{-1}	kg ha^{-1}	kg ha^{-1}	cm cm^{-3}
traitement		n = 30			biomasse	longueur	2-5 mm	5-10	>10 mm	< 2 mm	
Témoin	0-5	799 *87*	3,22 *0,28*	23,5 *1,52* **b**	74.4	94.7	94 *42*	101	0	289	0.93
$CaCO_3$-V	0-5	1142 *153*	3,32 *0,31*	18,1 *1,43* **a**	72.8	93.7	143 *61*	82	0	160	0.52
$CaSO_4$-V	0-5	942 *67*	3,68 *0,20*	20,8 *1,03* **ab**	67.4	96.4	59 *22*	74	0	288	0.81
nouveau	0-5	739 *83*	3,30 *0,29*	24,7 *1,98* **b**	53.2	93.5	153 *72*	62	0	302	0,80
Témoin	5-15	1046 *105* **a**	1,67 *0,14* **a**	18,4 *1,63*	63.3	94,0	501 *142*	678	218	434	1.05
$CaCO_3$-V	5-15	975 *102* **ab**	1,34 *0,11* **a**	16,2 *1,24*	70.2	94.3	359 *128*	419	1482	308	0.48
$CaSO_4$-V	5-15	1370 *121* **b**	2,25 *0,15* **b**	18,0 *1,23*	60.7	94.3	447 *131*	71	557	504	0.45
nouveau	5-15	1024 *112* **ab**	1,56 *0,10* **a**	18,0 *1,60*	75.5	97.7	638 *188*	478	0	244	0.35
Témoin	15-30	854 *78*	1,19 *0,07* **ab**	24,0 *1,86*	79.4	98,0	285 *90*	835	1832	627	1.06
$CaCO_3$-V	15-30	1093 *144*	1,28 *0,12* **b**	22,6 *1,62*	98,0	99.4	494 *201*	199	1962	361	0.39
$CaSO_4$-V	15-30	1102 *209*	1,27 *0,09* **b**	22,6 *1,85*	58.7	95.9	412 *153*	776	912	823	0.47
nouveau	15-30	766 *93*	0,90 *0,10* **a**	20,8 *2,44*	62,0	98.8	804 *320*	439	976	113	0.13
Témoin	30-45	487 *55* **a**	0,68 *0,04*	26,1 *2,09* **b**	91.4	98,0	222 *84*	244	0	293	0,30
$CaCO_3$-V	30-45	738 *90* **b**	0,83 *0,07*	19,0 *1,07* **a**	68.8	95.6	299 *70*	261	551	262	0.25
$CaSO_4$-V	30-45	556 *40* **ab**	0,82 *0,04*	24,8 *1,59* **b**	63.6	95.2	171 *64*	97	260	228	0.27
nouveau	30-45	564 *39* **ab**	0,68 *0,05*	18,7 *1,05* **a**	69.5	95.6	168 *64*	271	122	47	0.06
Témoin	45-55	269 *162*	0,72 *0,41*	29,1 *4,16*			0	0	0	97	0,20
$CaCO_3$-V	45-55	251 *84*	0,46 *0,10*	22,0 *3,83*			0	0	0	210	0.22
$CaSO_4$-V	45-55	215 *116*	0,48 *0,19*	39,4 *14,8*			0	0	0	28	0.08
nouveau	45-55	179 *52*	0,53 *0,21*	26,1 *6,21*			0	0	0	29	0.09

		Racines vivantes						Racines mortes			
Totales:		< 2 mm		> 2 mm		Tout		< 2 mm		Tout	
		FRB	FRL	CRB	CRL	RB	RL	FRN	FRNL	RN	RNL
		kg	10^6 m	kg	10^6 m	kg	10^6 m	kg	10^6 m	kg	10^6 m
traitement		ha^{-1}	ha^{-1}	ha^{-1}	ha^{-1}	ha^{-1}	ha^{-1}	ha^{-1}	ha^{-1}	ha^{-1}	ha^{-1}
Témoin	0-55	3455	68,0	5010	0.5614	8465	68.6	1740	37.5	2310	37.6
$CaCO_3$-V		4199	66.3	6251	0,5330	10450	66.8	1301	19.2	3392	19.9
$CaSO_4$-V		4185	77.1	3836	0.5019	8021	77.6	1871	20.4	5472	21.1
nouveau		3272	61,0	4111	0.6168	7383	61.6	735	11.2	3296	11.6

La Croix-Scaille: sept. 1994 Biomasse racines fines (FRB en kg ha^{-1}), densité en longueur des racines fines (FRLD en cm cm^{-3}), longueur racinaire spécifique, pourcentage des racines très fines (< 0.5 mm) sur le total des racines fines (< 2 mm) (% de biomasse et de longueur racinaire), biomasse des racines grosses (CRB en kg ha^{-1}), masse des fines racines mortes (FRN en kg ha^{-1}) et densité en longueur des fines racines mortes (FRNLD en cm cm^{-3}); avec erreur standard en italic pour racines fines et grosses de 2 à 5 mm. Dans le cadre (racines fines; n = 12) tests statistiques par ANOVA et Student-Newman-Keuls interval pour chaque couche, révélant une valeur significativement plus basse pour **a** que pour **b** ($P < 0.05$).

		Racines fines (< 2 mm)					Racines grosses (> 2 mm)			Racines mortes	
	couche	FRB	FRLD	SRL	fraction très fine		CRB	CRB	CRB	FRN	FRNLD
	cm	kg ha^{-1}	cm cm^{-3}	m g^{-1}	%	%	kg ha^{-1}	kg ha^{-1}	kg ha^{-1}	kg ha^{-1}	cm cm^{-3}
traitement		n = 12			biomasse	longueur	2-5 mm	5-10	>10 mm	< 2 mm	
Témoin	0-5	687 *116* **a**	2,61 *0,48*	22,2 *2,86*	46.7	87.2	366 *152*	0	0	152	1
$CaCO_3$-V	0-5	1217 *185* **b**	3,46 *0,48*	15,8 *1,64*	55.2	90	539 *210*	389	0	161	0.63
$CaSO_4$-V	0-5	1082 *138* **ab**	3,69 *0,41*	17,8 *1,07*	44.3	89.1	255 *142*	0	0	239	1.49
Témoin	5-15	974 *219*	1,59 *0,28*	18,7 *1,50*	55.7	92.4	404 *177*	484	931	137	0.46
$CaCO_3$-V	5-15	1064 *190*	1,56 *0,23*	16,6 *1,90*	64.6	91.6	308 *182*	383	0	130	0.19
$CaSO_4$-V	5-15	856 *208*	1,56 *0,25*	21,7 *1,74*	54.7	89.6	237 *94*	155	700	358	0.57
Témoin	15-30	835 *105* **a**	1,08 *0,07* **a**	22,4 *2,85*	36.9	87	255 *159*	0	0	164	0.28
$CaCO_3$-V	15-30	931 *101* **a**	1,11 *0,07* **a**	20,3 *2,60*	31	85.6	355 *196*	0	2009	188	0.13
$CaSO_4$-V	15-30	1389 *124* **b**	1,82 *0,15* **b**	20,8 *1,88*	49.6	90.5	455 *230*	0	0	605	0.97
Témoin	30-45	486 *94*	0,71 *0,06*	29,5 *4,17*	100	100	342 *214*	527	0	95	0.18
$CaCO_3$-V	30-45	848 *163*	1,03 *0,10*	23,3 *3,19*	55.2	91	443 *196*	0	0	82	0.18
$CaSO_4$-V	30-45	644 *127*	0,89 *0,12*	27,5 *4,54*	71.2	94.4	320 *216*	0	0	444	0.59
Témoin	45-55	152 *82*	0,42 *0,08*	35,2 *13,9*			0	0	0	80	0.09
$CaCO_3$-V	45-55	165 *53*	0,52 *0,07*	37,0 *16,2*			0	0	0	46	0.09
$CaSO_4$-V	45-55	331 *52*	0,77 *0,44*	21,8 *9,75*			0	0	0	184	0.26

Totales:		Racines vivantes < 2 mm		> 2 mm		Tout	Racines mortes < 2 mm			Tout	
		FRB	FRL	CRB	CRL	RB	RL	FRN	FRNL	RN	RNL
		kg	10^6 m	kg	10^6 m	kg	10^6 m	kg	10^6 m	kg	10^6 m
traitement		ha^{-1}	ha^{-1}	ha^{-1}	ha^{-1}	ha^{-1}	ha^{-1}	ha^{-1}	ha^{-1}	ha^{-1}	ha^{-1}
Témoin	0-55	3134	60,0	3309	0.5772	6443	60.6	628	17.5	1838	17.7
$CaCO_3$-V		4225	70.1	4426	0.5996	8651	70.7	607	10.7	1085	11,0
$CaSO_4$-V		4302	82.3	2122	0.4849	6424	82.8	1830	39,0	1965	39.2

La Croix-Scaille: mars 1995 Biomasse racines fines (FRB en kg ha^{-1}), densité en longueur des racines fines (FRLD en cm cm^{-3}), longueur racinaire spécifique, pourcentage des racines très fines (< 0.5 mm) sur le total des racines fines (< 2 mm) (% de biomasse et de longueur racinaire), biomasse des racines grosses (CRB en kg ha^{-1}), masse des fines racines mortes (FRN en kg ha^{-1}) et densité en longueur des fines racines mortes (FRNLD en cm cm^{-3}); avec erreur standard en italic pour racines fines et grosses de 2 à 5 mm. Dans le cadre (racines fines; n = 12) tests statistiques par ANOVA et Student-Newman-Keuls interval pour chaque couche, révélant une valeur significativement plus basse pour **a** que pour **b** (P < 0.05).

		Racines fines (< 2 mm)					Racines grosses (> 2 mm)			Racines mortes	
	couche	FRB	FRLD	SRL	fraction très fine		CRB	CRB	CRB	FRN	FRNLD
	cm	kg ha^{-1}	cm cm^{-3}	m g^{-1}	%	%	kg ha^{-1}	kg ha^{-1}	kg ha^{-1}	kg ha^{-1}	cm cm^{-3}
traitement		n = 12			biomasse	longueur	2-5 mm	5-10	>10 mm	< 2 mm	
Témoin	0-5	1057 *148* **ab**	2,02 *0,30*	11,2 *1,61*	81.5	96.9	486 *149*	0	0	166	1.26
$CaCO_3$-V	0-5	1152 *160* **ab**	2,62 *0,43*	11,5 *1,28*	35.8	77.1	318 *139*	862	0	326	2.13
$CaSO_4$-V	0-5	1140 *267* **ab**	2,17 *0,52*	10,5 *1,11*	62.5	91.5	264 *122*	0	0	280	0.96
$CaCO_3$-N	0-5	1023 *109* **b**	1,96 *0,23*	9,9 *0,87*	49.6	94.6	363 *164*	38	0	193	0.84
$CaSO_4$-N	0-5	597 *104* **a**	1,23 *0,16*	12,4 *1,63*	81.4	94.9	146 *78*	95	0	198	1.19
Mélange	0-5	1213 *190* **b**	1,94 *0,26*	8,4 *1,27*			233 *116*	341	0	268	1.68
Témoin	5-15	741 *135*	0,66 *0,10*	10,2 *1,17*	61.3	88.5	523 *174*	1186	1731	213	0.6
$CaCO_3$-V	5-15	756 *65*	0,66 *0,06*	9,3 *0,88*	65.6	90.5	690 *222*	731	543	247	0.6
$CaSO_4$-V	5-15	968 *191*	0,83 *0,15*	9,2 *0,83*	61.6	94.1	659 *134*	0	2358	359	0.3
$CaCO_3$-N	5-15	509 *68*	0,51 *0,07*	10,7 *0,95*	24.1	84	585 *167*	307	1356	343	0.52
$CaSO_4$-N	5-15	860 *80*	0,79 *0,17*	9,8 *1,62*	59.9	87.6	260 *127*	533	0	254	0.34
Mélange	5-15	696 *144*	0,51 *0,09*	8,4 *1,06*	48.2	94	1694 *1322*	1008	0	317	0.74
Témoin	15-30	511 *70*	0,37 *0,04*	13,7 *2,33*	48.3	88.3	583 *166*	327	569	390	0.56
$CaCO_3$-V	15-30	591 *80*	0,37 *0,06*	9,5 *1,12*	19.7	82.6	801 *236*	713	1906	432	0.53
$CaSO_4$-V	15-30	632 *122*	0,44 *0,07*	15,3 *3,37*	22.5	75.9	501 *201*	403	0	621	0.53
$CaCO_3$-N	15-30	597 *109*	0,50 *0,08*	14,7 *2,04*	76.7	96.3	544 *115*	1197	1254	539	0.51
$CaSO_4$-N	15-30	415 *62*	0,34 *0,06*	14,3 *1,85*	58.4	92.6	210 *131*	708	385	161	0.22
Mélange	15-30	454 *80*	0,38 *0,06*	19,5 *5,12*	79.4	93.5	358 *107*	201	0	106	0.15
Témoin	30-45	332 *54*	0,26 *0,03*	14,8 *2,42*	92.6	98.7	196 *112*	0	0	396	0.53
$CaCO_3$-V	30-45	384 *72*	0,28 *0,05*	12,4 *1,32*	70.9	95.9	332 *145*	535	1288	363	0.48
$CaSO_4$-V	30-45	614 *174*	0,32 *0,05*	11,0 *1,55*	39.8	90.2	390 *142*	129	1031	322	0.38
$CaCO_3$-N	30-45	323 *58*	0,29 *0,05*	14,0 *0,87*	100	100	282 *129*	0	0	283	0.24
$CaSO_4$-N	30-45	343 *57*	0,31 *0,06*	15,4 *2,35*	56.9	85.3	190 *112*	0	0	262	0.2
Mélange	30-45	465 *79*	0,35 *0,05*	13,5 *2,00*	38.6	88	480 *177*	797	535	197	0.23
Témoin	45-55	189 *158*	0,16 *0,12*	10,8 *2,53*			130 *130*	0	0	149	0.41
$CaCO_3$-V	45-55	394 *251*	0,42 *0,14*	14,1 *5,50*			0	1611	0	168	0.43
$CaSO_4$-V	45-55	46 *27*	0,09 *0,06*	17,2 *2,90*			0	0	0	305	0.35
$CaCO_3$-N	45-55	36 *20*	0,08 *0,05*	22,5 *0,26*			0	0	0	118	0.23
$CaSO_4$-N	45-55	88 *74*	0,05 *0,00*	18,1 *15,2*			0	0	0	62	0.13
Mélange	45-55	192 *81*	0,22 *0,16*	9,9 *4,22*			0	740	0	156	0.27

Totales:		Racines vivantes < 2 mm		> 2 mm		Tout		Racines mortes < 2 mm		Tout	
		FRB	FRL	CRB	CRL	RB	RL	FRN	FRNL	RN	RNL
		kg	10^6 m	kg	10^6 m	kg	10^6 m	kg	10^6 m	kg	10^6 m
traitement		ha^{-1}	ha^{-1}	ha^{-1}	ha^{-1}	ha^{-1}	ha^{-1}	ha^{-1}	ha^{-1}	ha^{-1}	ha^{-1}
Témoin	0-55	2830	27.7	5731	0.73	8561	28.4	1314	32.6	1732	32.7
$CaCO_3$-V		3277	33.7	10330	0.88	13607	34.6	1536	36.1	1893	36.3
$CaSO_4$-V		3400	31.4	5735	0.62	9135	32,0	1887	25,0	2448	25.3
$CaCO_3$-N		2488	27.6	5926	0.71	8414	28.3	1476	23,0	3974	23.3
$CaSO_4$-N		2303	24.2	2527	0.45	4830	24.7	937	16.9	937	16.9
Mélange		3020	28.1	6387	0.74	9407	28.8	1044	24.2	1426	24.2

La Croix-Scaille: juin 1995 Biomasse racines fines (FRB en kg ha^{-1}), densité en longueur des racines fines (FRLD en cm cm^{-3}), longueur racinaire spécifique, pourcentage des racines très fines (< 0.5 mm) sur le total des racines fines (< 2 mm) (% de biomasse et de longueur racinaire), biomasse des racines grosses (CRB en kg ha^{-1}), masse des fines racines mortes (FRN en kg ha^{-1}) et densité en longueur des fines racines mortes (FRNLD en cm cm^{-3}); avec erreur standard en italic pour racines fines et grosses de 2 à 5 mm. Dans le cadre (racines fines; n = 12) tests statistiques par ANOVA et Student-Newman-Keuls interval pour chaque couche, révélant une valeur significativement plus basse pour **a** que pour **b** ($P < 0.05$).

		Racines fines (< 2 mm)					Racines grosses (> 2 mm)			Racines mortes	
	couche	FRB	FRLD	SRL	fraction très fine		CRB	CRB	CRB	FRN	FRNLD
	cm	kg ha^{-1}	cm cm^{-3}	m g^{-1}	%	%	kg ha^{-1}	kg ha^{-1}	kg ha^{-1}	kg ha^{-1}	cm cm^{-3}
traitement		n = 12			biomasse	longueur	2-5 mm	5-10	>10 mm	< 2 mm	
Témoin	0-5	809 *100*	1,76 *0,20*	11,9 *1,22*	38.1	40	222 *106*	219	0	151	0.63
$CaCO_3$-N	0-5	816 *112*	1,63 *0,18*	11,8 *1,65*	55.3	56.2	267 *116*	0	0	241	0.2
$CaSO_4$-N	0-5	800 *137*	1,27 *0,21*	9,28 *1,34*	38.1	37.5	308 *104*	76	0	116	0.29
Mélange	0-5	958 *136*	2,19 *0,35*	12,0 *1,17*	62.7	66.4	573 *128*	0	0	223	0.78
Témoin	5-15	853 *136*	0,68 *0,09*	8,49 *0,86*	62	62.9	627 *218*	446	231	247	0.42
$CaCO_3$-N	5-15	713 *90*	0,60 *0,11*	8,39 *0,91*	62.5	55.1	383 *111*	163	0	190	0.23
$CaSO_4$-N	5-15	747 *61*	0,60 *0,07*	8,41 *0,98*	65.2	60.9	367 *117*	120	553	56	0.21
Mélange	5-15	878 *170*	0,67 *0,15*	8,38 *1,16*	58.6	54.8	618 *228*	927	617	227	0.38
Témoin	15-30	580 *114*	0,35 *0,04*	11,1 *1,54*	60.5	55.9	726 *319*	180	558	252	0.33
$CaCO_3$-N	15-30	648 *99*	0,43 *0,06*	11,2 *1,86*	59.7	65.2	556 *240*	1061	0	579	0.5
$CaSO_4$-N	15-30	711 *156*	0,46 *0,06*	12,8 *1,75*	65.9	70.9	311 *103*	690	0	431	0.4
Mélange	15-30	577 *150*	0,40 *0,10*	13,0 *2,43*	30.8	38.8	256 *100*	1245	522	646	0.53
Témoin	30-45	483 *115* **ab**	0,32 *0,07* **ab**	11,9 *1,48*	31.4	37.5	110 *51*	500	1085	274	0.38
$CaCO_3$-N	30-45	394 *76* **ab**	0,26 *0,07* **ab**	10,8 *1,47*	38.4	32	373 *184*	242	1451	290	0.3
$CaSO_4$-N	30-45	265 *53* **a**	0,19 *0,03* **a**	16,1 *3,21*	20.2	19.3	131 *70*	42	0	407	0.32
Mélange	30-45	636 *114* **b**	0,42 *0,06* **b**	11,0 *0,97*	35	51.5	233 *116*	1285	0	481	0.39
Témoin	45-55	243 *220*	0,69 *0,55*	43,0 *16,2*			0	0	0	135	0.29
$CaCO_3$-N	45-55	65 *18*	0,11 *0,01*	18,9 *6,26*			136 *136*	0	0	37	0.12
$CaSO_4$-N	45-55	97 *7*	0,22 *0,04*	23,5 *6,07*			162 *162*	691	0	94	0.23
Mélange	45-55	98 *61*	0,08 *0,05*	8,54 *0,04*			0	0	0	49	0.15

Totales:		Racines vivantes < 2 mm		> 2 mm		Tout	Racines mortes < 2 mm			Tout	
		FRB	FRL	CRB	CRL	RB	RL	FRN	FRNL	RN	RNL
		kg	10^6 m	kg	10^6 m	kg	10^6 m	kg	10^6 m	kg	10^6 m
traitement		ha^{-1}	ha^{-1}	ha^{-1}	ha^{-1}	ha^{-1}	ha^{-1}	ha^{-1}	ha^{-1}	ha^{-1}	ha^{-1}
Témoin	0-55	2968	32.6	4904	0.66	7872	33.3	1059	20.8	3907	21.1
$CaCO_3$-N		2636	25.6	4632	0.72	7268	26.3	1337	16.5	3246	16.8
$CaSO_4$-N		2620	24.4	3451	0.66	6071	25.1	1104	16.6	1104	16.6
Mélange		3147	30.8	6276	0.77	9423	31.6	1626	22.9	1746	23.0

La Croix-Scaille: sept. 1995 Biomasse racines fines (FRB en kg ha^{-1}), densité en longueur des racines fines (FRLD en cm cm^{-3}), longueur racinaire spécifique, pourcentage des racines très fines (< 0.5 mm) sur le total des racines fines (< 2 mm) (% de biomasse et de longueur racinaire), biomasse des racines grosses (CRB en kg ha^{-1}), masse des fines racines mortes (FRN en kg ha^{-1}) et densité en longueur des fines racines mortes (FRNLD en cm cm^{-3}); avec erreur standard en italic pour racines fines et grosses de 2 à 5 mm. Dans le cadre (racines fines; n = 12) tests statistiques par ANOVA et Student-Newman-Keuls interval pour chaque couche, révélant des différences (les lettres différentes **a**, **b** et **c** indiquent lesquels atteignent un seuil de $p<0.05$).

		Racines fines (< 2 mm)					Racines grosses (> 2 mm)			Racines mortes	
	couche	FRB	FRLD	SRL	fraction très fine		CRB	CRB	CRB	FRN	FRNLD
	cm	kg ha^{-1}	cm cm^{-3}	m g^{-1}	%	%	kg ha^{-1}	kg ha^{-1}	kg ha^{-1}	kg ha^{-1}	cm cm^{-3}
traitement		n = 12			biomasse	longueur	2-5 mm	5-10	>10 mm	< 2 mm	
Témoin	0-5	990 *120* **ab**	1,64 *0,21* **ab**	8,66 *0,74*	31.2	72.7	233 *86*	427	977	456	1.43
$CaCO_3$-V	0-5	987 *147* **ab**	2,06 *0,32* **ab**	11,3 *1,24*	47.2	85	89 *62*	273	0	320	1.31
$CaSO_4$-V	0-5	1283 *255* **b**	2,33 *0,32* **b**	11,3 *1,39*	26.5	73.9	415 *170*	0	0	166	0.97
$CaCO_3$-N	0-5	572 *76* **a**	1,13 *0,13* **a**	11,4 *1,74*	52.2	80.6	226 *113*	0	0	252	0.89
$CaSO_4$-N	0-5	653 *140* **ab**	1,38 *0,19* **ab**	12,6 *1,77*	36.7	74.6	176 *106*	0	0	185	0.68
Mélange	0-5	938 *161* **ab**	1,82 *0,22* **ab**	12,6 *1,94*	17.5	66.6	516 *186*	0	0	347	1.45
Témoin	5-15	755 *59*	0,54 *0,06*	7,16 *0,54* **a**	29.7	72.9	396 *154*	95	0	323	0.57
$CaCO_3$-V	5-15	508 *87*	0,46 *0,08*	9,6 *1,19* **ab**	38.3	72.4	269 *128*	191	0	330	0.56
$CaSO_4$-V	5-15	642 *136*	0,58 *0,10*	10,2 *0,90* **b**	15.7	60.3	110 *61*	207	1435	308	0.54
$CaCO_3$-N	5-15	797 *136*	0,52 *0,08*	7,25 *0,99* **ab**	20.4	66.4	772 *222*	526	0	304	0.6
$CaSO_4$-N	5-15	544 *117*	0,68 *0,16*	23,3 *11,9* **ab**	42.6	90.7	273 *125*	676	0	152	0.32
Mélange	5-15	933 *189*	0,58 *0,08*	8,69 *1,46* **ab**	58	82.6	674 *233*	0	437	308	0.38
Témoin	15-30	544 *118*	0,45 *0,07*	15,3 *2,35*	28	75	153 *153*	442	0	267	0.39
$CaCO_3$-V	15-30	572 *107*	0,51 *0,13*	14,4 *1,71*	66	85.2	234 *103*	1293	0	294	0.38
$CaSO_4$-V	15-30	547 *114*	0,45 *0,07*	15,1 *1,91*	28.7	76.9	726 *181*	979	0	582	0.58
$CaCO_3$-N	15-30	675 *165*	0,46 *0,07*	14,9 *2,42*	45.4	83.2	280 *123*	1346	1901	558	0.52
$CaSO_4$-N	15-30	814 *117*	0,53 *0,07*	10,6 *1,00*	19.7	69.1	633 *295*	0	0	281	0.43
Mélange	15-30	794 *183*	0,52 *0,11*	11,0 *1,22*	26.9	65.4	767 *326*	1078	0	244	0.48
Témoin	30-45	224 *62* **c**	0,23 *0,05* **a**	19,2 *2,45* **b**	28.3	78.4	43 *43*	605	788	276	0.36
$CaCO_3$-V	30-45	734 *160* **a**	0,56 *0,10* **b**	13,5 *1,29* **ab**	38.9	75.9	356 *243*	617	0	522	0.54
$CaSO_4$-V	30-45	413 *86* **bc**	0,38 *0,05* **ab**	17,7 *2,10* **ab**	37.2	86	225 *101*	0	560	344	0.47
$CaCO_3$-N	30-45	374 *73* **bc**	0,24 *0,03* **a**	11,7 *1,52* **a**	43.8	75.3	156 *156*	0	0	763	0.58
$CaSO_4$-N	30-45	500 *112* **abc**	0,42 *0,09* **ab**	16,8 *2,81* **ab**	28.3	75.7	431 *238*	0	0	297	0.48
Mélange	30-45	657 *99* **ab**	0,40 *0,07* **ab**	10,4 *1,53* **a**	12.2	67.7	323 *240*	478	1421	415	0.57
Témoin	45-55	228 *101*	0,30 *0,02*	16,8 *8,14*			316 *316*	0	0	243	0.56
$CaCO_3$-V	45-55	528 *380*	0,43 *0,11*	13,9 *8,00*			760 *760*	0	0	209	0.52
$CaSO_4$-V	45-55	242 *51*	0,49 *0,01*	21,3 *4,26*			279 *279*	0	0	213	0.49
$CaCO_3$-N	45-55	377 *217*	0,23 *0,08*	7,51 *2,25*			0	0	0	218	0.37
$CaSO_4$-N	45-55	828 *191*	0,58 *0,09*	7,67 *2,87*			292 *292*	0	0	238	0.34
Mélange	45-55	101 *60*	0,21 *0,06*	26,2 *9,57*			0	0	0	72	0.16

		Racines vivantes					Racines mortes				
Totales:		< 2 mm		> 2 mm		Tout		< 2 mm		Tout	
		FRB	FRL	CRB	CRL	RB	RL	FRN	FRNL	RN	RNL
		kg	10^6 m	kg	10^6 m	kg	10^6 m	kg	10^6 m	kg	10^6 m
traitement		ha^{-1}	ha^{-1}	ha^{-1}	ha^{-1}	ha^{-1}	ha^{-1}	ha^{-1}	ha^{-1}	ha^{-1}	ha^{-1}
Témoin	0-55	2741	26.8	4475	0.41	7216	27.2	1565	29.7	2796	30,0
$CaCO_3$-V		3329	35.2	4082	0.62	7411	35.8	1675	21.1	2815	31.4
$CaSO_4$-V		3127	34.9	4936	0.76	8063	35.7	1613	30.9	3183	31.2
$CaCO_3$-N		2795	23.6	5207	0.71	8002	24.3	2095	30.5	2217	30.6
$CaSO_4$-N		3339	33.9	2481	0.69	5820	34.6	1153	23.7	1197	23.7
Mélange		3423	30.7	5694	0.79	9117	31.5	1386	28.2	1983	28.4

La Croix-Scaille: mars 1996 Biomasse racines fines (FRB en kg ha^{-1}), densité en longueur des racines fines (FRLD en cm cm^{-3}), longueur racinaire spécifique, pourcentage des racines très fines (< 0.5 mm) sur le total des racines fines (< 2 mm) (% de biomasse et de longueur racinaire), biomasse des racines grosses (CRB en kg ha^{-1}), masse des fines racines mortes (FRN en kg ha^{-1}) et densité en longueur des fines racines mortes (FRNLD en cm cm^{-3}); avec erreur standard en italic pour racines fines et grosses de 2 à 5 mm. Dans le cadre (racines fines; n = 12) tests statistiques par ANOVA et Student-Newman-Keuls interval pour chaque couche, révélant une valeur significativement plus basse pour **a** que pour **b** ($P < 0.05$).

		Racines fines (< 2 mm)					Racines grosses (> 2 mm)			Racines mortes	
	couche	FRB	FRLD	SRL	fraction très fine		CRB	CRB	CRB	FRN	FRNLD
	cm	kg ha^{-1}	cm cm^{-3}	m g^{-1}	%	%	kg ha^{-1}	kg ha^{-1}	kg ha^{-1}	kg ha^{-1}	cm cm^{-3}
traitement		n = 12			biomasse	longueur	2-5 mm	5-10	>10 mm	< 2 mm	
témoin	0-5	1026 *129*	2,54 *0,29*	12,7 *0,78*	64.2	89.4	139 77	180	0	190	0.81
$CaCO_3$-N	0-5	918 *129*	1,75 *0,21*	10,2 *0,95*	36.2	79.5	477 *232*	773	0	218	0.51
$CaSO_4$-N	0-5	901 *103*	2,14 *0,23*	12,5 *1,22*	40.7	83.3	253 *98*	0	0	125	0.48
Mélange	0-5	1034 *140*	2,35 *0,36*	11,6 *0,83*	51.4	88.8	328 *132*	0	0	187	0.65
Témoin	5-15	1092 *181* **ab**	0,95 *0,13* **b**	9,91 *1,23*	56.4	84.6	765 *233*	1059	1744	427	0.78
$CaCO_3$-N	5-15	678 *65* **a**	0,48 0,03 **a**	7,62 *0,68*	38.1	80.9	421 *146*	782	0	259	0.33
$CaSO_4$-N	5-15	1155 *121* **b**	0,98 *0,08* **b**	9,00 *0,77*	47	81.5	553 *128*	46	767	240	0.4
Mélange	5-15	712 *96* **ab**	0,64 *0,09* **a**	9,42 *0,72*	47.9	84.7	1129 *304*	1396	2880	103	0.17
Témoin	15-30	571 *81*	0,35 *0,04* **a**	10,3 *1,16*	50	88.6	439 *179*	363	0	371	0.39
$CaCO_3$-N	15-30	838 *114*	0,52 *0,06* **b**	10,0 *0,56*	25.3	75.9	462 *172*	729	0	291	0.29
$CaSO_4$-N	15-30	689 *109*	0,46 *0,06* **ab**	10,8 *0,96*	37.6	88.3	133 *70*	228	0	268	0.25
Mélange	15-30	646 *73*	0,36 *0,04* **a**	8,78 *0,78*	21.1	69.2	798 *202*	729	469	139	0.15
Témoin	30-45	340 *71* **a**	0,26 *0,06*	13,8 *1,58*	59.9	88.3	202 *130*	471	0	175	0.19
$CaCO_3$-N	30-45	414 *78* **a**	0,28 *0,04*	13,6 *2,24*	33.9	84.4	372 *184*	810	992	296	0.22
$CaSO_4$-N	30-45	353 *51* **a**	0,26 *0,04*	12,7 *1,65*	29.1	78.6	225 *112*	0	0	145	0.14
Mélange	30-45	639 *105* **b**	0,43 *0,07*	10,7 *1,26*	33.4	79.5	569 *131*	233	531	158	0.16
Témoin	45-55	222 *160*	0,26 *0,16*	13,6 *2,57*			0	0	0	151	0.19
$CaCO_3$-N	45-55	185 *37*	0,23 *0,05*	12,5 *0,05*			0	726	0	97	0.19
$CaSO_4$-N	45-55	277 *240*	0,21 *0,11*	16,4 *10,22*			0	0	0	52	0.11
Mélange	45-55	331 *165*	0,32 *0,22*	8,41 *2,29*			133 *133*	0	0	92	0.17

Totales:		Racines vivantes < 2 mm		> 2 mm		Tout	Racines mortes < 2 mm			Tout	
		FRB	FRL	CRB	CRL	RB	RL	FRN	FRNL	RN	RNL
		kg	10^6 m	kg	10^6 m	kg	10^6 m	kg	10^6 m	kg	10^6 m
traitement		ha^{-1}	ha^{-1}	ha^{-1}	ha^{-1}	ha^{-1}	ha^{-1}	ha^{-1}	ha^{-1}	ha^{-1}	ha^{-1}
Témoin	0-55	3251	34,0	5362	0.61	8613	34.6	1314	22.5	4707	23.1
$CaCO_3$-N		3033	28,0	6544	0.78	9577	28.8	1161	15.4	2622	15.7
$CaSO_4$-N		3375	33.4	2205	0.42	5580	33.8	830	13.4	1592	13.6
Mélange		3362	33.1	9195	1.08	12557	34.2	679	11.4	1128	11.6

Fontainebleau: octobre 1994 Biomasse racines fines (FRB en kg ha^{-1}), densité en longueur des racines fines (FRLD en cm cm^{-3}), longueur racinaire spécifique, pourcentage des racines très fines (< 0.5 mm) sur le total des racines fines (< 2 mm) (% de biomasse et de longueur racinaire), biomasse des racines grosses (CRB en kg ha^{-1}), masse des fines racines mortes (FRN en kg ha^{-1}) et densité en longueur des fines racines mortes (FRNLD en cm cm^{-3}); avec erreur standard en italic pour racines fines et grosses de 2 à 5 mm. Dans le cadre (racines fines; n = 18 pour 0-45 cm et n = 6 pour 45-65 cm) tests statistiques par ANOVA et Student-Newman-Keuls interval pour chaque couche, révélant une valeur significativement plus basse pour **a** par rapport à **b** et pour **b** par rapport à **c** (P < 0.05).

		Racines fines (< 2 mm)			fraction très fine		Racines grosses (> 2 mm)			Racines mortes	
traitement	couche cm	FRB kg ha^{-1} n = 18	FRLD cm cm^{-3}	SRL m g^{-1}	% biomasse	% longueur	CRB kg ha^{-1} 2-5 mm	CRB kg ha^{-1} 5-10	CRB kg ha^{-1} >10 mm	FRN kg ha^{-1} < 2 mm	FRNLD cm cm^{-3}
Témoin	0-5	898 *144* **a**	4.95 *0.81* **a**	30.4 *2.83*	58.5	94.7	40 *28*	0	0	296	2.24
CaO	0-5	984 *94* **a**	5.87 *0.50* **a**	31.5 *2.21*	71.6	94.4	0	0	0	437	3.34
NPKCa	0-5	1420 *135* **b**	8.37 *0.88* **b**	30.6 *1.90*	78.7	96.1	40 *28*	0	0	175	2.27
Témoin	5-15	1079 *166* **a**	2.08 *0.36* **a**	19.0 *1.28* **a**	46.5	94.4	65 *45*	141	0	341	1.07
CaO	5-15	1630 *177* **b**	3.75 *0.33* **b**	24.3 *1.38* **b**	85.7	99.0	625 *180*	374	0	525	0.98
NPKCa	5-15	2508 *220* **c**	6.04 *0.57* **c**	24.3 *1.49* **b**	78.5	98.7	611 *168*	687	0	332	0.68
Témoin	15-25	591 *108* **a**	0.97 *0.18* **a**	18.9 *1.96*	69.5	95.1	263 *183*	425	0	226	0.36
CaO	15-25	881 *135* **a**	1.33 *0.14* **a**	19.9 *2.59*	75.0	97.1	436 *158*	463	0	107	0.30
NPKCa	15-25	1420 *134* **b**	2.42 *0.24* **b**	17.4 *1.26*	62.2	93.4	720 *301*	723	334	503	0.48
Témoin	25-45	481 *123* **a**	0.46 *0.09* **a**	33.2 *4.85* **b**	59.7	93.8	145 *107*	0	0	311	0.26
CaO	25-45	725 *146* **ab**	0.49 *0.11* **a**	16.6 *2.35* **a**	30.9	84.8	453 *247*	0	0	539	0.44
NPKCa	25-45	1137 *171* **b**	0.90 *0.14* **b**	17.0 *1.92* **a**	42.6	84.6	639 *216*	531	0	197	0.18
Témoin	45-65	343 *157*	0.25 *0.07* **a**	35.9 *12.4*			104 *104*	0	0	212	0.17
CaO	45-65	525 *218*	0.33 *0.11* **a**	22.2 *6.55*			0	0	0	777	0.31
NPKCa	45-65	739 *132*	0.69 *0.15* **b**	18.5 *2.22*			0	0	0	910	0.23
Témoin	65-75	195 *189*	0.43 *0.38*	56.4 *35.3*			129 *129*	0	0	106	0.17
CaO	65-75	163 *0.64*	0.14 *0.01*	8.58 *0.53*			384 *384*	0	0	389	0.31
NPKCa	65-75	436 *297*	0.67 *0.58*	11.8 *5.20*			622 *588*	0	0	455	0.23

Totales:		Racines vivantes < 2 mm		> 2 mm		Tout	Racines mortes < 2 mm			Tout	
traitement		FRB kg ha^{-1}	FRL 10^6 m ha^{-1}	CRB kg ha^{-1}	CRL 10^6 m ha^{-1}	RB kg ha^{-1}	RL 10^6 m ha^{-1}	FRN kg ha^{-1}	FRNL 10^6 m ha^{-1}	RN kg ha^{-1}	RNL 10^6 m ha^{-1}
Témoin	0-75	3587	74	1312	0.36	4899	74.4	1492	35.7	1492	35.7
CaO		4908	98	2735	0.60	7643	98.6	2774	47.7	7340	49.5
NPKCa		7660	165	4907	0.81	12567	165.8	2572	33.2	2572	33.2

Bertranges: juin 1995 Biomasse racines fines (FRB en kg ha^{-1}), densité en longueur des racines fines (FRLD en cm cm^{-3}), longueur racinaire spécifique, pourcentage des racines très fines (< 0.5 mm) sur le total des racines fines (< 2 mm) (% de biomasse et de longueur racinaire), biomasse des racines grosses (CRB en kg ha^{-1}), masse des fines racines mortes (FRN en kg ha^{-1}) et densité en longueur des fines racines mortes (FRNLD en cm cm^{-3}); avec erreur standard en italic pour racines fines et grosses de 2 à 5 mm. Dans le cadre (racines fines; n = 16) tests statistiques par ANOVA et Student-Newman-Keuls interval pour chaque couche, révélant pas de différences significatives.

		Racines fines (< 2 mm)			fraction très fine		Racines grosses (> 2 mm)			Racines mortes	
traitement	couche cm	FRB kg ha^{-1} n = 16	FRLD cm cm^{-3}	SRL m g^{-1}	% biomasse	% longueur	CRB kg ha^{-1} 2-5 mm	CRB kg ha^{-1} 5-10	CRB kg ha^{-1} >10 mm	FRN kg ha^{-1} < 2 mm	FRNLD cm cm^{-3}
Témoin	0-5	658 *122*	2.37 *0.36*	25.0 *3.98*	65.1	90.3	65 *37*	0	0	202	0.83
CaO	0-5	786 *136*	3.09 *0.55*	20.3 *1.98*	60.4	87.8	14 *14*	0	0	253	1.44
Témoin	5-15	1131 *164*	1.76 *0.29*	16.3 *2.03*	49.3	81.9	261 *101*	589	0	234	0.54
CaO	5-15	1314 *197*	1.97 *0.33*	15.2 *1.29*	53.3	88.1	469 *98*	870	454	560	1.06
Témoin	15-30	854 *127*	0.60 *0.08*	14.1 *1.80*	65.8	88.9	374 *106*	1454	0	241	0.19
CaO	15-30	914 *170*	0.56 *0.09*	14.2 *3.40*	30.0	78.5	781 *194*	527	1348	390	0.35
Témoin	30-45	125 *35*	0.28 *0.13*	14.4 *4.61*			77 *77*	0	0	44	0.13
CaO	30-45	404 *215*	0.43 *0.17*	17.5 *3.20*			402 *402*	977	0	123	0.47

Totales:		Racines vivantes < 2 mm		> 2 mm		Tout	Racines mortes < 2 mm			Tout	
traitement		FRB kg ha^{-1}	FRL 10^6 m ha^{-1}	CRB kg ha^{-1}	CRL 10^6 m ha^{-1}	RB kg ha^{-1}	RL 10^6 m ha^{-1}	FRN kg ha^{-1}	FRNL 10^6 m ha^{-1}	RN kg ha^{-1}	RNL 10^6 m ha^{-1}
Témoin	0-45	2768	40.3	2820	0.50	5588	40.8	721	13.3	1178	13.4
CaO		3418	50.0	5842	0.70	9260	50.7	1326	29.2	1326	29.2

Les Trembles: mars 1995 Biomasse racines fines (FRB en kg ha^{-1}), densité en longueur des racines fines (FRLD en cm cm^{-3}), longueur racinaire spécifique, pourcentage des racines très fines (< 0.5 mm) sur le total des racines fines (< 2 mm) (% de biomasse et de longueur racinaire), biomasse des racines grosses (CRB en kg ha^{-1}), masse des fines racines mortes (FRN en kg ha^{-1}) et densité en longueur des fines racines mortes (FRNLD en cm cm^{-3}); avec erreur standard en italic pour racines fines et grosses de 2 à 5 mm. Dans le cadre (racines fines; n = 16) tests statistiques par ANOVA et Student-Newman-Keuls interval pour chaque couche, révélant une valeur significativement plus basse pour **a** que pour **b** (P < 0.05).

		Racines fines (< 2 mm)					Racines grosses (> 2 mm)			Racines mortes	
	couche	FRB	FRLD	SRL	fraction très fine		CRB	CRB	CRB	FRN	FRNLD
	cm	kg ha^{-1}	cm cm^{-3}	m g^{-1}	%	%	kg ha^{-1}	kg ha^{-1}	kg ha^{-1}	kg ha^{-1}	cm cm^{-3}
traitement		n = 16			biomasse	longueur	2-5 mm	5-10	>10 mm	< 2 mm	
Témoin	0-5	1516 *119*	4.69 *0.36*	15.9 *0.94*	66.5	89.5	156 *74*	0	0	552	2.41
NCa	0-5	1439 *102*	4.30 *0.34*	15.1 *0.79*	53.2	89.2	129 *88*	0	0	457	1.13
Témoin	5-15	992 *99*	0.97 *0.11*	10.0 *0.90*	39.5	83.3	516 *177*	917	0	958	0.75
NCa	5-15	1121 *134*	1.08 *0.12*	10.3 *0.87*	27.1	77.8	632 *153*	867	713	563	0.51
Témoin	15-30	700 *116*	0.51 *0.09*	12.2 *1.25*	37.7	85.5	1083 *315*	93	311	734	0.75
NCa	15-30	740 *91*	0.49 *0.05*	11.4 *1.25*	43.1	87.1	467 *170*	311	0	891	0.55
Témoin	30-45	378 *66* **a**	0.27 *0.03* **a**	13.3 *1.77*	31.8	80.0	346 *118*	355	0	266	0.29
NCa	30-45	592 *73* **b**	0.37 *0.03* **b**	11.1 *1.31*	50.9	85.3	513 *220*	493	0	667	0.52
Témoin	45-60	305 *55*	0.21 *0.03*	14.5 *2.48*	64.1	87.3	305 *55*	119	0	34	0.06
NCa	45-60	517 *91*	0.26 *0.04*	9.59 *1.24*	41.0	83.1	134 *56*	0	264	279	0.16
Témoin	60-75	466 *66*	0.22 *0.06*	6.97 *1.14*			466 *66*	0	0	96	0.14
NCa	60-75	104 *66*	0.12 *0.08*	17.2 *4.31*			0	0	0	99	0.11

		Racines vivantes					Racines mortes				
Totales:		< 2 mm		> 2 mm		Tout		< 2 mm		Tout	
		FRB	FRL	CRB	CRL	RB	RL	FRN	FRNL	RN	RNL
		kg	10^6 m	kg	10^6 m	kg	10^6 m	kg	10^6 m	kg	10^6 m
traitement		ha^{-1}	ha^{-1}	ha^{-1}	ha^{-1}	ha^{-1}	ha^{-1}	ha^{-1}	ha^{-1}	ha^{-1}	ha^{-1}
Témoin	0-75	4357	51.3	4667	0.87	9024	52.2	2640	38.2	4270	38.76
NCa		4513	50.8	4523	0.69	9036	51.5	2956	31.0	3607	31.02

Gaie Mariée: mars 1995 Biomasse racines fines (FRB en kg ha^{-1}), densité en longueur des racines fines (FRLD en cm cm^{-3}), longueur racinaire spécifique, pourcentage des racines très fines (< 0.5 mm) sur le total des racines fines (< 2 mm) (% de biomasse et de longueur racinaire), biomasse des racines grosses (CRB en kg ha^{-1}), masse des fines racines mortes (FRN en kg ha^{-1}) et densité en longueur des fines racines mortes (FRNLD en cm cm^{-3}); avec erreur standard en italic pour racines fines et grosses de 2 à 5 mm. Dans le cadre (racines fines; n = 16) tests statistiques par ANOVA et Student-Newman-Keuls interval pour chaque couche, révélant une valeur significativement plus basse pour **a** que pour **b** (P < 0.05).

		Racines fines (< 2 mm)					Racines grosses (> 2 mm)			Racines mortes	
	couche	FRB	FRLD	SRL	fraction très fine		CRB	CRB	CRB	FRN	FRNLD
	cm	kg ha^{-1}	cm cm^{-3}	m g^{-1}	%	%	kg ha^{-1}	kg ha^{-1}	kg ha^{-1}	kg ha^{-1}	cm cm^{-3}
traitement		n = 16			biomasse	longueur	2-5 mm	5-10	>10 mm	< 2 mm	
Témoin	0-5	1023 *82* **b**	3.33 *0.30*	16.6 *1.04*	54.0	90.9	187 *76*	0	0	321	0.97
NCa	0-5	813 *73* **a**	2.93 *0.38*	18.9 *1.69*	61.9	93.6	89 *72*	0	0	318	1.06
Témoin	5-15	786 *86*	0.70 *0.09* **a**	9.48 *0.97* **a**	42.7	85.2	551 *122*	350	0	336	0.42
NCa	5-15	977 *167*	1.17 *0.18* **b**	14.9 *2.01* **b**	68.3	92.0	490 *107*	201	0	922	0.81
Témoin	15-30	559 *127*	0.42 *0.08*	12.0 *1.47*	38.6	81.3	550 *224*	100	319	244	0.26
NCa	15-30	751 *96*	0.52 *0.07*	10.5 *1.06*	22.1	91.5	595 *215*	407	0	391	0.55
Témoin	30-45	485 *92*	0.31 *0.06*	13.4 *2.35*	36.4	80.9	229 *116*	299	0	455	0.29
NCa	30-45	389 *50*	0.29 *0.04*	14.8 *2.69*	59.4	84.8	322 *178*	0	0	135	0.13
Témoin	45-60	183 *51*	0.10 *0.02*	14.9 *2.84*	86.0	96.8	89 *64*	483	0	104	0.10
NCa	45-60	208 *64*	0.11 *0.02*	15.7 *5.08*	39.6	73.4	75 *39*	0	697	220	0.11
Témoin	60-75	421 *147*	0.14 *0.03*	6.77 *2.39*			188 *188*	0	0	73	0.15
NCa	60-75	148 *67*	0.10 *0.06*	19.0 *10.8*			472 *472*	0	0	139	0.08

		Racines vivantes					Racines mortes				
Totales:		< 2 mm		> 2 mm		Tout		< 2 mm		Tout	
		FRB	FRL	CRB	CRL	RB	RL	FRN	FRNL	RN	RNL
		kg	10^6 m	kg	10^6 m	kg	10^6 m	kg	10^6 m	kg	10^6 m
traitement		ha^{-1}	ha^{-1}	ha^{-1}	ha^{-1}	ha^{-1}	ha^{-1}	ha^{-1}	ha^{-1}	ha^{-1}	ha^{-1}
Témoin	0-75	3457	38.3	3345	0.66	6802	39.0	1533	21.0	2706	21.3
NCa		3286	41.8	3348	0.68	6634	42.5	2125	26.2	4795	26.4

Rond du May: sept. 1995 Biomasse racines fines (FRB en kg ha^{-1}), densité en longueur des racines fines (FRLD en cm cm^{-3}), longueur racinaire spécifique, pourcentage des racines très fines (< 0.5 mm) sur le total des racines fines (< 2 mm) (% de biomasse et de longueur racinaire), biomasse des racines grosses (CRB en kg ha^{-1}), masse des fines racines mortes (FRN en kg ha^{-1}) et densité en longueur des fines racines mortes (FRNLD en cm cm^{-3}); avec erreur standard en italic pour racines fines et grosses de 2 à 5 mm. Dans le cadre (racines fines; n = 16) tests statistiques par ANOVA et Student-Newman-Keuls interval pour chaque couche, révélant une valeur significativement plus basse pour **a** que pour **b** ($P < 0.05$).

		Racines fines (< 2 mm)					Racines grosses (> 2 mm)			Racines mortes	
	couche	FRB	FRLD	SRL	fraction très fine		CRB	CRB	CRB	FRN	FRNLD
	cm	kg ha^{-1}	cm cm^{-3}	m g^{-1}	%	%	kg ha^{-1}	kg ha^{-1}	kg ha^{-1}	kg ha^{-1}	cm cm^{-3}
traitement		n = 16			biomasse	longueur	2-5 mm	5-10	>10 mm	< 2 mm	
Témoin	0-5	2194 *179*	5.11 *0.50*	11.9 *0.91*	28.2	80.1	464 *155*	132	0	95	0.73
NCa	0-5	1716 *223*	4.12 *0.46*	12.8 *0.82*	34.5	77.7	289 *98*	399	0	220	0.99
Témoin	5-15	1043 *119*	0.92 *0.09*	9.65 *0.88*	20.7	63.6	497 *105*	398	0	298	0.58
NCa	5-15	827 *75*	0.81 *0.09*	9.95 *0.69*	28.6	78.6	562 *126*	254	0	494	0.75
Témoin	15-30	1209 *124* **b**	0.63 *0.06*	8.25 *0.68* **a**	22.0	76.3	888 *213*	755	922	844	0.82
NCa	15-30	651 *95* **a**	0.46 *0.06*	12.3 *1.43* **b**	48.3	79.7	588 *154*	118	0	316	0.58
Témoin	30-45	1091 *137* **b**	0.61 *0.07*	9.08 *0.98*	26.5	76.5	827 *206*	1437	0	997	0.88
NCa	30-45	598 *81* **a**	0.45 *0.07*	12.7 *1.58*	53.9	83.4	386 *168*	390	0	480	0.60
Témoin	45-60	777 *95*	0.47 *0.06*	9.95 *0.98*	24.6	75.6	367 *120*	527	0	334	0.49
NCa	45-60	563 *86*	0.35 *0.04*	10.7 *1.01*	42.5	78.5	209 *113*	278	0	145	0.28
Témoin	60-75	633 *341*	0.43 *0.18*	11.3 *1.84*			0	0	0	334	0.49
NCa	60-75	554 *420*	0.32 *0.19*	11.4 *3.59*			0	0	0	145	0.28

		Racines vivantes					Racines mortes				
Totales:		< 2 mm		> 2 mm		Tout		< 2 mm		Tout	
		FRB	FRL	CRB	CRL	RB	RL	FRN	FRNL	RN	RNL
		kg	10^6 m	kg	10^6 m	kg	10^6 m	kg	10^6 m	kg	10^6 m
traitement		ha^{-1}	ha^{-1}	ha^{-1}	ha^{-1}	ha^{-1}	ha^{-1}	ha^{-1}	ha^{-1}	ha^{-1}	ha^{-1}
Témoin	0-75	6947	66.9	7214	1.05	14161	68	2902	49.6	4254	49.9
NCa		4905	52.3	3473	0.67	8382	53	1800	38.3	4491	38.5

Tronçais: sept. 1995 Biomasse racines fines (FRB en kg ha^{-1}), densité en longueur des racines fines (FRLD en cm cm^{-3}), longueur racinaire spécifique, pourcentage des racines très fines (< 0.5 mm) sur le total des racines fines (< 2 mm) (% de biomasse et de longueur racinaire), biomasse des racines grosses (CRB en kg ha^{-1}), masse des fines racines mortes (FRN en kg ha^{-1}) et densité en longueur des fines racines mortes (FRNLD en cm cm^{-3}); avec erreur standard en italic pour racines fines et grosses de 2 à 5 mm. Dans le cadre (racines fines; n = 16) tests statistiques par ANOVA et Student-Newman-Keuls interval pour chaque couche, révélant pas de différences significatives.

		Racines fines (< 2 mm)					Racines grosses (> 2 mm)			Racines mortes	
	couche	FRB	FRLD	SRL	fraction très fine		CRB	CRB	CRB	FRN	FRNLD
	cm	kg ha^{-1}	cm cm^{-3}	m g^{-1}	%	%	kg ha^{-1}	kg ha^{-1}	kg ha^{-1}	kg ha^{-1}	cm cm^{-3}
traitement		n = 16			biomasse	longueur	2-5 mm	5-10	>10 mm	< 2 mm	
Témoin	0-5	879 *65*	2.50 *0.19*	14.9 *0.87*	38.6	76.9	104 *65*	0	0	353	1.46
NPKCa	0-5	997 *83*	2.68 *0.24*	14.0 *1.26*	32.0	83.7	164 *81*	0	0	232	1.55
Témoin	5-15	977 *100*	0.82 *0.08*	8.74 *0.59*	28.3	76.2	658 *152*	970	0	421	0.78
NPKCa	5-15	1026 *118*	0.76 *0.09*	7.68 *0.57*	29.8	78.8	896 *159*	331	601	533	0.89
Témoin	15-30	863 *118*	0.41 *0.04*	8.17 *0.65*	21.5	70.8	730 *214*	1189	1609	684	0.63
NPKCa	15-30	810 *124*	0.43 *0.06*	8.86 *0.95*	32.4	77.3	968 *222*	672	2431	746	0.79
Témoin	30-45	577 *91*	0.25 *0.03*	9.57 *2.41*	37.9	78.3	511 *160*	802	424	249	0.33
NPKCa	30-45	513 *105*	0.23 *0.04*	9.51 *2.22*	29.9	73.4	579 *312*	0	0	373	0.39
Témoin	45-60	324 *88*	0.18 *0.04*	14.0 *7.09*	10.3	57.1	171 *171*	0	1234	249	0.33
NPKCa	45-60	526 *173*	0.17 *0.03*	8.41 *1.82*	16.0	51.9	396 *214*	252	802	373	0.39

		Racines vivantes					Racines mortes				
Totales:		< 2 mm		> 2 mm		Tout		< 2 mm		Tout	
		FRB	FRL	CRB	CRL	RB	RL	FRN	FRNL	RN	RNL
		kg	10^6 m	kg	10^6 m	kg	10^6 m	kg	10^6 m	kg	10^6 m
traitement		ha^{-1}	ha^{-1}	ha^{-1}	ha^{-1}	ha^{-1}	ha^{-1}	ha^{-1}	ha^{-1}	ha^{-1}	ha^{-1}
Témoin	0-60	3620	33.3	8402	0.82	12022	34.1	1956	34.6	2301	34.7
NPKCa		3872	33.5	8092	0.93	11964	34.4	2257	40.1	3409	40.4

St.Anthonis 35c: oct. 1995 Biomasse racines fines (FRB en kg ha^{-1}), densité en longueur des racines fines (FRLD en cm cm^{-3}), longueur racinaire spécifique, pourcentage des racines très fines (< 0.5 mm) sur le total des racines fines (< 2 mm) (% de biomasse et de longueur racinaire), biomasse des racines grosses (CRB en kg ha^{-1}), masse des fines racines mortes (FRN en kg ha^{-1}) et densité en longueur des fines racines mortes (FRNLD en cm cm^{-3}); avec erreur standard en italic pour racines fines et grosses de 2 à 5 mm. Dans le cadre (racines fines; n = 16) tests statistiques par ANOVA et Student-Newman-Keuls interval pour chaque couche, révélant une valeur significativement plus basse pour **a** que pour **b** (P < 0.05).

		Racines fines (< 2 mm)			fraction très fine		Racines grosses (> 2 mm)			Racines mortes	
	couche	FRB	FRLD	SRL	%	%	CRB	CRB	CRB	FRN	FRNLD
	cm	kg ha^{-1}	cm cm^{-3}	m g^{-1}			kg ha^{-1}	kg ha^{-1}	kg ha^{-1}	kg ha^{-1}	cm cm^{-3}
traitement		n = 16			biomasse	longueur	2-5 mm	5-10	>10 mm	< 2 mm	
Témoin	0-5	1132 *101* **a**	4.65 *0.34* **a**	21.3 *0.88*	58.6	92.6	61 *30*	0	0	494	1.48
Ca	0-5	1677 *189* **b**	7.76 *0.79* **b**	23.8 *0.91*	66.0	93.2	108 *54*	46	0	628	1.84
Témoin	5-15	1331 *117*	2.04 *0.18*	15.8 *1.02*	44.5	88.5	300 *105*	285	0	910	2.31
Ca	5-15	1068 *101*	1.74 *0.12*	17.3 *1.18*	33.3	82.2	433 *126*	189	0	561	1.53
Témoin	15-30	1831 *161*	1.81 *0.13*	15.3 *0.77*	35.1	84.5	1065 *194*	541	1641	740	1.40
Ca	15-30	1751 *124*	1.63 *0.11*	14.5 *0.85*	33.6	84.4	738 *139*	1915	882	525	1.22
Témoin	30-45	1326 *129*	1.33 *0.13*	15.8 *1.04*	53.6	85.8	813 *158*	1085	2441	349	0.93
Ca	30-45	1278 *125*	1.19 *0.10*	14.8 *0.94*	44.6	87.3	981 *194*	1127	1624	398	0.62
Témoin	45-60	803 *138*	0.87 *0.13* **b**	18.9 *1.40*	65.3	86.7	257 *96*	205	0	552	0.65
Ca	45-60	828 *145*	0.61 *0.06* **a**	14.6 *1.68*	60.0	87.2	219 *107*	82	0	400	0.53
Témoin	60-75	120 *75*	0.07 *0.02*	11.5 *4.73*			0	0	0	238	0.33
Ca	60-75	295 *232*	0.30 *0.25*	13.5 *2.25*			0	0	0	179	0.34

		Racines vivantes					Racines mortes				
Totales:		< 2 mm		> 2 mm		Tout	< 2 mm			Tout	
		FRB	FRL	CRB	CRL	RB	RL	FRN	FRNL	RN	RNL
		kg	10^6 m	kg	10^6 m	kg	10^6 m	kg	10^6 m	kg	10^6 m
traitement		ha^{-1}	ha^{-1}	ha^{-1}	ha^{-1}	ha^{-1}	ha^{-1}	ha^{-1}	ha^{-1}	ha^{-1}	ha^{-1}
Control	0-75	6543	104.9	8694	1.05	15237	106.0	3283	80.2	3617	80.5
Ca		6897	112.2	8344	1.11	15241	113.3	2691	65.2	2984	65.4

St.Anthonis 46a: oct. 1995 Biomasse racines fines (FRB en kg ha^{-1}), densité en longueur des racines fines (FRLD en cm cm^{-3}), longueur racinaire spécifique, pourcentage des racines très fines (< 0.5 mm) sur le total des racines fines (< 2 mm) (% de biomasse et de longueur racinaire), biomasse des racines grosses (CRB en kg ha^{-1}), masse des fines racines mortes (FRN en kg ha^{-1}) et densité en longueur des fines racines mortes (FRNLD en cm cm^{-3}); avec erreur standard en italic pour racines fines et grosses de 2 à 5 mm. Dans le cadre (racines fines; n = 16) tests statistiques par ANOVA et Student-Newman-Keuls interval pour chaque couche, révélant une valeur significativement plus basse pour **a** que pour **b** (P < 0.05).

		Racines fines (< 2 mm)			fraction très fine		Racines grosses (> 2 mm)			Racines mortes	
	couche	FRB	FRLD	SRL	%	%	CRB	CRB	CRB	FRN	FRNLD
	cm	kg ha^{-1}	cm cm^{-3}	m g^{-1}			kg ha^{-1}	kg ha^{-1}	kg ha^{-1}	kg ha^{-1}	cm cm^{-3}
traitement		n = 16			biomasse	longueur	2-5 mm	5-10	>10 mm	< 2 mm	
Témoin	0-5	2093 *332*	6.68 *0.95*	16.2 *0.88* **a**	63.8	90.7	106 *77*	0	0	812	2.67
Ca	0-5	1755 *182*	7.53 *0.69*	22.2 *0.93* **b**	47.0	91.5	86 *51*	88	0	697	3.18
Témoin	5-15	1099 *176*	1.43 *0.27*	13.3 *1.10* **a**	48.8	91.1	289 *99*	697	0	557	0.72
Ca	5-15	1056 *99*	1.89 *0.20*	17.9 *0.87* **b**	48.1	89.8	474 *135*	600	0	288	0.48
Témoin	15-30	1136 *189*	0.80 *0.15*	10.4 *0.76* **a**	36.8	86.4	507 *121*	404	879	438	0.45
Ca	15-30	881 *130*	0.87 *0.09*	16.7 *1.51* **b**	39.1	84.1	426 *130*	763	0	372	0.41
Témoin	30-45	577 *85*	0.34 *0.05*	9.99 *0.91*	26.7	74.0	164 *54*	1111	267	520	0.36
Ca	30-45	730 *91*	0.39 *0.04*	8.61 *0.44*	24.4	78.2	226 *117*	510	0	568	0.38
Témoin	45-60	357 *73*	0.16 *0.03*	12.1 *2.87*	29.2	68.3	156 *78*	0	0	805	0.35
Ca	45-60	435 *114*	0.16 *0.03*	12.1 *4.41*	27.0	67.8	192 *89*	152	0	737	0.30
Témoin	60-75	98 *75*	0.04 *0.01*	20.7 *13.1*			0	0	0	213	0.17
Ca	60-75	189 *163*	0.06 *0.02*	23.0 *16.2*			0	0	0	244	0.14

		Racines vivantes					Racines mortes				
Totales:		< 2 mm		> 2 mm		Tout	< 2 mm			Tout	
		FRB	FRL	CRB	CRL	RB	RL	FRN	FRNL	RN	RNL
		kg	10^6 m	kg	10^6 m	kg	10^6 m	kg	10^6 m	kg	10^6 m
traitement		ha^{-1}	ha^{-1}	ha^{-1}	ha^{-1}	ha^{-1}	ha^{-1}	ha^{-1}	ha^{-1}	ha^{-1}	ha^{-1}
Control	0-75	5360	67.2	4580	0.56	9940	67.8	3345	40.5	3492	40.6
Ca		5046	78.7	3517	0.59	8563	79.3	2906	39.2	3137	39.3

Annexe 4.4 Fiches de résultats pour les mycorhizes

La Croix-Scaille: mars 1995 Nombre total d'apex avec mycorhizes (M in 10^9 ha^{-1}), longueur des racines fines (L en 10^6 m ha^{-1}), longueur spécifique des racines (SRL en m g^{-1}), nombre d'apex par cm de racine fine (N/l) et pourcentage de mycorhizes par morphotypes principaux (A1-C2) en fonction des traitements calciques 5 années (V) et 1 année (N) après l'application (pour les racines n = 12 pour 0-45 cm et 2 pour 45-55 cm; pour les mycorhizes n = 4 pour 0-45 cm et 2 pour 45-55 cm; les effets significatifs entre traitements à l'intérieur de la même couche indiqués avec des lettres différentes a, b, et c ; @ = non testé pour valeur somme)

Couche		racines				morphotypes mycorhiziens en %					
cm		M	L	SRL	N/l	A1	A2	B	C1	C2tot	Ctot
0-5	Témoin	3.98	10.1	11.2	4.94 **ab**	0	0	2	62	36	98
	$CaCO_3$-V	3.06	13.1	11.5	2.68 **b**	15	4	1	47	34	81
	$CaCO_3$-N	3.55	9.82	9.91	4.35 **ab**	0	2	6	66	26	92
	$CaSO_4$-V	6.46	10.9	10.5	3.46 **ab**	2	14	0	50	34	84
	$CaSO_4$-N	2.67	6.15	12.4	4.67 **ab**	0	8	6	56	29	85
	Mélange	5.58	9.70	8.40	5.46 **a**	1	4	6	65	24	89
5-15	Témoin	3.11	6.55	10.2	3.60	10	1	1	59	29	88
	$CaCO_3$-V	2.02	6.62	9.32	2.99	1	0	2	51	47	98
	$CaCO_3$-N	5.16	5.14	10.7	6.66	2	0	1	40	57	97
	$CaSO_4$-V	4.98	8.25	9.23	4.34	1	1	1	52	45	97
	$CaSO_4$-N	1.86	7.93	9.76	3.09	1	1	1	47	50	97
	Mélange	1.63	5.15	8.41	3.35	1	11	1	43	44	87
15-30	Témoin	1.97	5.58	13.7	3.10	1	1 **b**	0	78 **a**	19 **b**	97
	$CaCO_3$-V	0.52	5.59	9.53	1.65	2	0 **b**	1	53 **b**	44 **ab**	97
	$CaCO_3$-N	1.87	7.50	14.7	2.40	2	0 **b**	1	51 **b**	46 **a**	97
	$CaSO_4$-V	0.70	6.62	15.3	1.60	1	1 **b**	1	68 **ab**	28 **ab**	96
	$CaSO_4$-N	1.24	5.03	14.3	2.42	0	1 **b**	1	58 **ab**	41 **ab**	99
	Mélange	1.24	5.73	19.5	1.85	5	8 **a**	6	48 **b**	32 **ab**	80
30-45	Témoin	0.49	3.84	14.8	1.81	0	1	1	66	32	98
	$CaCO_3$-V	0.37	4.23	12.4	1.02	0	0	0	58	42	100
	$CaCO_3$-N	0.75	4.28	14.0	1.63	1	0	2	47	50	97
	$CaSO_4$-V	0.97	4.81	11.0	2.05	1	1	2	68	28	96
	$CaSO_4$-N	0.77	4.59	15.4	1.29	0	0	0	65	34	99
	Mélange	1.32	5.27	13.5	2.18	0	1	7	60	32	92
45-55	Témoin	0.16	1.64	10.8	1.12	0	0	2	78 **a**	20 **b**	98
	$CaCO_3$-V	0.46	4.17	14.1	1.17	0	0	0	58 **b**	41 **a**	99
	$CaCO_3$-N	0.07	0.82	22.5	0.82	0	0	0	77 **ab**	23 **ab**	100
	$CaSO_4$-V	0.22	0.88	17.2	1.94	0	0	0	76 **ab**	24 **ab**	100
	$CaSO_4$-N	0.17	0.47	18.1	3.82	0	0	0	46 **ab**	54 **ab**	100
	Mélange	0.31	2.23	9.85	1.17	0	0	3	69 **ab**	28 **ab**	97
somme		ns	@	@	ns	ns	ns	*	*	*	ns

La Croix-Scaille: juin 1995 Nombre total d'apex avec mycorhizes (M in 10^9 ha^{-1}), longueur des racines fines (L en 10^6 m ha^{-1}), longueur spécifique des racines (SRL en m g^{-1}), nombre d'apex par cm de racine fine (N/l) et pourcentage de mycorhizes par morphotypes principaux (A1-C2) en fonction des traitements calciques 1 année (N) après l'application (pour les racines n = 12 pour 0-45 cm et 2 pour 45-55 cm; pour les mycorhizes n = 4 pour 0-45 cm et 2 pour 45-55 cm; les effets significatifs entre traitements à l'intérieur de la même couche indiqués avec des lettres différentes a et b ; @ = non testé pour valeur somme)

Couche		racines				morphotypes mycorhiziens en %							
cm		M	L	SRL	N/l	A1	A2	B	C1	C2oth	C2(X)	C2tot	Ctot
0-5	Témoin	3.17	8.78 **ab**	11.9	4.70 **ab**	0	0 **b**	1	71	16	12	28	99
	$CaCO_3$-N	4.49	8.16 **ab**	11.8	4.92 **ab**	0	2 **ab**	2	55	21	21	42	97
	$CaSO_4$-N	2.74	6.33 **b**	9.28	3.59 **b**	0	2 **ab**	1	69	14	15	29	98
	Mélange	6.94	11.0 **a**	12.0	6.04 **a**	0	5 **a**	0	59	20	16	36	95
5-15	Témoin	0.92	6.82	8.49	1.97	0	3	1	55	20	21	41	96
	$CaCO_3$-N	2.18	6.04	8.39	3.38	0	1	6	63	18	13	31	94
	$CaSO_4$-N	1.27	5.97	8.41	2.70	0	1	1	67	21	10	31	98
	Mélange	1.31	6.71	8.38	2.48	1	1	0	61	15	22	37	98
15-30	Témoin	0.45 **b**	5.29	11.1	1.49 **b**	0	0	0	71	15	14	29	100
	$CaCO_3$-N	2.22 **a**	6.47	11.2	2.99 **a**	0	2	0	64	25	8	33	97
	$CaSO_4$-N	2.03 **a**	6.91	12.8	2.66 **ab**	0	1	0	65	26	8	34	99
	Mélange	1.21 **ab**	5.99	13.0	2.38 **ab**	0	2	0	69	17	12	29	98
30-45	Témoin	0.40	4.81 **ab**	11.9	1.33	0	1	0	64	16	19	35	99
	$CaCO_3$-N	0.58	3.86 **ab**	10.8	1.47	0	1	0	64	19	16	35	99
	$CaSO_4$-N	0.78	2.91 **a**	16.1	2.26	0	0	1	77	16	6	22	99
	Mélange	0.82	6.33 **b**	11.0	1.71	0	1	0	63	25	11	36	99
45-55	Témoin	0.87	6.88	43.0	1.38	0	0	0	70	26	4	30	100
	$CaCO_3$-N	0.16	1.11	18.9	1.42	0	0	0	76	20	5	25	101
	$CaSO_4$-N	0.22	2.24	23.5	1.12	0	2	0	74	25	0	25	99
	Mélange	0.13	0.84	8.54	2.44	0	0	0	57	29	14	43	100
somme		ns	@	@	ns	ns	ns	ns	ns	ns	ns	ns	ns

La Croix-Scaille: septembre 1995 Nombre total d'apex avec mycorhizes (M in 10^9 ha^{-1}), longueur des racines fines (L en 10^6 m ha^{-1}), longueur spécifique des racines (SRL en m g^{-1}), nombre d'apex par cm de racine fine (N/l) et pourcentage de mycorhizes par morphotypes principaux (A1-C2) en fonction des traitements calciques 5 années (V) et 1 année (N) après l'application (pour les racines n = 12 pour 0-45 cm et 2 pour 45-55 cm; pour les mycorhizes n = 4 pour 0-45 cm et 2 pour 45-55 cm; les effets significatifs entre traitements à l'intérieur de la même couche indiqués avec des lettres différentes a, b, et c ; @ = non testé pour valeur somme)

Couche		racines				morphotypes mycorhiziens en %							
cm		M	L	SRL	N/l	A1	A2	B	C1	C2oth	C2(X)	C2tot	Ctot
0-5	Témoin	3.97	8.22 **ab**	8.66	5.15	1	1	2	79 **a**	7 **b**	10	17 **b**	96
	$CaCO_3$-V	3.56	10.3 **ab**	11.3	3.77	1	7	3	51 **b**	17 **a**	21	38 **a**	89
	$CaCO_3$-N	4.05	5.65 **c**	11.4	6.76	0	2	0	70 **ab**	16 **ab**	12	28 **ab**	98
	$CaSO_4$-V	5.30	11.7 **a**	11.3	4.43	1	16	2	58 **b**	11 **ab**	14	25 **ab**	83
	$CaSO_4$-N	2.41	6.99 **bc**	12.6	4.01	0	6	0	70 **ab**	12 **ab**	12	24 **ab**	94
	Mélange	4.30	9.12 **ab**	12.6	3.77	0	6	2	78 **a**	6 **b**	8	14 **b**	92
5-15	Témoin	0.91	5.43	7.16 **b**	2.40	0	0	0	69	10	21 **ab**	31 **ab**	100
	$CaCO_3$-V	0.96	4.59	9.6 **ab**	1.61	0	1	0	53	16	30 **a**	46 **a**	99
	$CaCO_3$-N	0.82	5.23	7.25 **ab**	1.61	0	0	0	64	15	20 **ab**	35 **ab**	99
	$CaSO_4$-V	2.24	5.80	10.2 **a**	3.42	1	6	0	71	17	5 **b**	22 **b**	93
	$CaSO_4$-N	0.87	6.77	23.3 **ab**	2.14	0	0	0	71	11	18 **ab**	29 **ab**	100
	Mélange	1.81	5.78	8.69 **ab**	3.30	0	3	0	64	11	22 **a**	33 **ab**	97
15-30	Témoin	2.88	6.72	15.3	3.19	0	1	3	77	7 **b**	12	19	96
	$CaCO_3$-V	1.12	7.66	14.4	1.56	0	0	0	80	13 **ab**	7	20	100
	$CaCO_3$-N	1.24	6.84	14.9	2.51	0	1	0	65	15 **ab**	19	34	99
	$CaSO_4$-V	2.00	6.78	15.1	2.29	0	1	0	75	17 **a**	7	24	99
	$CaSO_4$-N	1.87	8.02	10.6	2.22	0	1	1	72	9 **b**	16	25	97
	Mélange	2.60	7.76	11.0	2.03	0	3	2	76	13 **ab**	7	20	96
30-45	Témoin	0.95	3.39 **b**	19.2 **a**	2.28	0	1	1	78 **a**	8 **b**	12 **a**	20	98
	$CaCO_3$-V	1.38	8.38 **a**	13.5 **ab**	2.39	0	0	0	77 **ab**	17 **a**	6 **ab**	23	100
	$CaCO_3$-N	0.54	3.56 **b**	11.7 **b**	1.70	0	1	0	69 **ab**	16 **ab**	14 **ab**	30	99
	$CaSO_4$-V	2.18	5.68 **ab**	17.7 **ab**	3.17	0	0	0	65 **ab**	15 **a**	19 **ab**	35	100
	$CaSO_4$-N	1.08	6.28 **ab**	16.8 **ab**	1.68	0	1	0	79 **ab**	20 **ab**	1 **b**	21	100
	Mélange	1.10	6.01 **ab**	10.4 **b**	2.19	0	2	1	67 **b**	12 **ab**	18 **ab**	30	97
45-55	Témoin	1.47	3.00 **b**	16.8	5.27	0	0	0	54	32	14	46	100
	$CaCO_3$-V	2.87	4.29 **ab**	13.9	6.30	0	0	0	49	44	7	51	100
	$CaCO_3$-N	0.46	2.35 **ab**	7.51	1.91	0	0	0	64	30	5	35	99
	$CaSO_4$-V	2.65	4.94 **a**	21.3	5.56	0	0	0	53	40	8	48	101
	$CaSO_4$-N	2.15	5.80 **ab**	7.67	3.56	0	0	5	59	35	1	36	95
	Mélange	0.49	2.06 **b**	26.2	2.39	0	4	0	48	22	26	48	96
somme		ns	@	@	ns	ns	ns	ns	ns	*	ns	ns	ns

La Croix-Scaille: mars 1996 Nombre total d'apex avec mycorhizes (M in 10^9 ha^{-1}), longueur des racines fines (L en 10^6 m ha^{-1}), longueur spécifique des racines (SRL en m g^{-1}), nombre d'apex par cm de racine fine (N/l) et pourcentage de mycorhizes par morphotypes principaux (A1-C2) en fonction des traitements calciques 18 mois (N) après l'application (pour les racines n = 12 pour 0-45 cm et 2 pour 45-55 cm; pour les mycorhizes n = 4 pour 0-45 cm et 2 pour 45-55 cm; les effets significatifs entre traitements à l'intérieur de la même couche indiqués avec des lettres différentes a et b ; @ = non testé pour valeur somme)

Couche		racines				morphotypes mycorhiziens en %							
cm		M	L	SRL	N/l	A1	A2	B	C1	C2oth	C2(X)	C2tot	Ctot
0-5	Témoin	9.40	12.7	12.7	6.26	0	1	5	73	7	14	21	94
	$CaCO_3$-N	3.78	8.75	10.2	3.60	0	1	0	77	13	10	23	100
	$CaSO_4$-N	6.22	10.7	12.5	5.38	0	1	1	80	2	16	18	98
	Mélange	6.69	11.7	11.6	5.26	0	5	1	82	6	7	13	95
5-15	Témoin	7.51 **a**	9.50 **a**	9.91	6.04 **a**	0	2	3	79	3	13	16	95
	$CaCO_3$-N	1.73 **b**	4.82 **b**	7.62	2.96 **b**	2	1	2	83	7	6	13	96
	$CaSO_4$-N	5.41 **ab**	9.83 **a**	9.00	5.63 **ab**	0	1	0	69	1	28	29	98
	Mélange	2.38 **b**	6.37 **b**	9.42	3.71 **ab**	0	3	1	80	11	6	17	97
15-30	Témoin	2.92	5.28 **b**	10.3	4.15	0	0	1	79	9	11	20 **a**	99
	$CaCO_3$-N	3.01	7.85 **a**	9.95	3.60	0	0	0	93	2	6	8 **b**	101
	$CaSO_4$-N	2.52	6.87 **ab**	10.8	3.31	0	0	0	79	2	19	21 **ab**	100
	Mélange	1.92	5.33 **b**	8.78	2.97	0	1	1	85	2	10	12 **ab**	97
30-45	Témoin	1.65	3.90 **b**	13.8	3.45 **a**	0	1	5	76	10	8	18	94
	$CaCO_3$-N	0.70	4.22 **b**	13.6	1.52 **b**	0	1	0	80	8	12	20	100
	$CaSO_4$-N	1.31	3.85 **b**	12.7	2.57 **ab**	0	1	0	87	4	8	12	99
	Mélange	2.34	6.45 **a**	10.7	2.89 **ab**	0	1	4	82	5	9	14	96
45-55	Témoin	0.44	2.62	13.6	3.05	0	1	1	77	4	17 **ab**	21 **ab**	98
	$CaCO_3$-N	0.54	2.31	12.5	2.36	0	0	1	90	4	5 **b**	9 **ab**	99
	$CaSO_4$-N	0.63	2.09	16.4	3.34	0	4	1	91	3	1 **b**	4 **b**	95
	Mélange	0.57	3.17	8.41	1.59	0	0	0	72	4	24 **a**	28 **a**	100
somme		*	@	@	ns	ns	ns	*	ns	ns	ns	ns	ns

Fontainebleau: octobre 1994 Nombre total d'apex avec mycorhizes (M in 10^9 ha^{-1}), longueur des racines fines (L en 10^6 m ha^{-1}), longueur spécifique des racines (SRL en m g^{-1}), nombre d'apex par cm de racine fine (N/l) et pourcentage de mycorhizes par morphotypes principaux (A1-C2) en fonction des traitements calciques 25 années après l'application (pour les racines n = 18 pour 0-45 cm et 6 pour 45-65 cm; pour les mycorhizes n = 4; les effets significatifs entre traitements à l'intérieur de la même couche indiqués avec des lettres différentes a, b, et c ; @ = non testé pour valeur somme)

Couche		racines				morphotypes mycorhiziens en %					
cm		M	L	SRL	N/l	A1	A2	B	C1	C2	Ctot
0-5	Témoin	10.7	24.7 **b**	30.4	4.03	0	4	5	36 **a**	55 **b**	91
	$CaCO_3$	9.70	29.3 **b**	31.5	4.85	5	3	6	40 **a**	44 **b**	84
	NPKCa	25.6	41.9 **a**	30.6	5.48	0	6	3	12 **b**	79 **a**	91
5-15	Témoin	7.83 **b**	20.8 **c**	19.0 **b**	4.57	1	7	3	35 **a**	54	89
	$CaCO_3$	12.6 **b**	37.5 **b**	24.3 **a**	3.97	2	10	3	32 **a**	53	85
	NPKCa	38.8 **a**	60.4 **a**	24.3 **a**	5.20	1	14	5	9 **b**	72	81
15-25	Témoin	2.53	9.70 **b**	18.9	3.05	3	5	4	43 **a**	46	89
	$CaCO_3$	4.31	13.3 **b**	19.9	3.46	1	4	5	25 **b**	65	90
	NPKCa	6.17	24.2 **a**	17.4	2.61	1	20	2	9 **b**	69	78
25-45	Témoin	1.36	9.3 **b**	33.2 **a**	1.24	1 **b**	0 **b**	4	48 **a**	47	95 **a**
	$CaCO_3$	1.34	9.8 **b**	16.6 **b**	2.06	0 **b**	5 **b**	4	30 **ab**	61	91 **a**
	NPKCa	3.40	17.9 **a**	17.0 **b**	1.63	3 **a**	18 **a**	5	12 **b**	61	73 **b**
45-65	Témoin	0.65	5.1 **b**	35.9	1.36	1	2	2	44 **a**	51	95
	$CaCO_3$	0.65	6.7 **b**	22.2	1.66	1	1	11	26 **ab**	60	88
	NPKCa	2.46	13.8 **a**	18.5	1.57	9	18	3	14 **b**	56	70
somme		*	@	@	ns	ns	*	ns	*	*	*

Les Trembles: mars 1995 Nombre total d'apex avec mycorhizes (M in 10^9 ha^{-1}), longueur des racines fines (L en 10^6 m ha^{-1}), longueur spécifique des racines (SRL en m g^{-1}), nombre d'apex par cm de racine fine (N/l) et pourcentage de mycorhizes par morphotypes principaux (A1-C2) en fonction des traitements calciques 26 années après l'application (pour les racines n = 16 pour 0-60 cm et 1 pour 60-75 cm; pour les mycorhizes n = 4 pour 0-60 cm et 1 pour 60-75 cm; les effets significatifs entre traitements à l'intérieur de la même couche indiqués avec des lettres différentes a et b ; @ = non testé pour valeur somme)

Couche		racines				morphotypes mycorhiziens en %							
cm		M	L	SRL	N/l	A1	A2	B	C1	C2oth	C2(X)	C2tot	Ctot
0-5	Témoin	22.00	23.5	15.9	8.90	1	2 **b**	4	48	19	27	46	94
	$CaCO_3$	10.95	21.5	15.1	5.59	4	6 **a**	0	43	26	20	46	89
5-15	Témoin	5.88	9.70	10.0	4.89 **a**	2	3	1	33	29	31 **a**	60	93
	$CaCO_3$	2.71	10.7	10.3	2.27 **b**	0	6	0	48	31	15 **b**	46	94
15-30	Témoin	1.39	7.7	12.2	2.77	1	5	0	41	30	23	53	94
	$CaCO_3$	1.15	7.4	11.4	1.92	2	4	2	46	27	18	45	91
30-45	Témoin	0.72	4.0 **b**	13.3	2.11	2	6	0	40	28	24	52	92
	$CaCO_3$	1.80	5.5 **a**	11.1	3.44	1	3	1	44	31	20	51	95
45-60	Témoin	0.75	3.1	14.5	2.1	0	2	1	42	30	25	55	97
	$CaCO_3$	0.48	3.9	9.6	1.7	0	3	1	46	30	20	50	96
60-75	Témoin	0.07	3.3	7.0	0.17	0	13	0	57	30	0	30	87
	$CaCO_3$	0.29	1.8	17.2	6.16	0	0	0	48	36	17	53	101
somme		ns	@	@	ns	ns	ns	ns	ns	ns	ns	ns	ns

Gaie Mariée: mars 1995 Nombre total d'apex avec mycorhizes (M in 10^9 ha^{-1}), longueur des racines fines (L en 10^6 m ha^{-1}), longueur spécifique des racines (SRL en m g^{-1}), nombre d'apex par cm de racine fine (N/l) et pourcentage de mycorhizes par morphotypes principaux (A1-C2) en fonction des traitements calciques 27 années après l'application (pour les racines n = 16 pour 0-60 cm et 3 pour 60-75 cm; pour les mycorhizes n = 4 pour 0-60 cm et 1 pour 60-75 cm; les effets significatifs entre traitements à l'intérieur de la même couche indiqués avec des lettres différentes a et b ; @ = non testé pour valeur somme)

Couche		racines				morphotypes mycorhiziens en %							
cm		M	L	SRL	N/l	A1	A2	B	C1	C2oth	C2(X)	C2tot	Ctot
0-5	Témoin	6.45	16.7	16.6	3.77	1	4	1	43	23	27	50	93
	$CaCO_3$	9.87	14.7	18.9	4.12	1	7	3	48	16	25	41	89
5-15	Témoin	1.15	7.0 **b**	9.5 **b**	2.38	2	10	0	36	33 **a**	19	52 **a**	88
	$CaCO_3$	3.37	11.7 **a**	14.9 **a**	3.70	2	6	3	54	22 **b**	12	34 **b**	88
15-30	Témoin	1.01	6.2	12.0	2.70	3	3	3	36	32	24	56	92
	$CaCO_3$	1.14	7.8	10.5	2.30	2	6	0	41	32	20	52	93
30-45	Témoin	0.50	4.7	13.4	3.27	0	2	0	37	45	16	61	98
	$CaCO_3$	1.44	4.4	14.8	2.10	4	1	0	34	39	23	62	96
45-60	Témoin	0.06	1.5	14.9	0.97	0	0	0	37	46	17	63	100
	$CaCO_3$	0.11	1.7	15.7	1.51	2	0	0	47	41	10	51	98
60-75	Témoin	0.11	2.2	6.8	0.75	0	0	0	34	66	0	66	100
	$CaCO_3$	0.18	1.5	19	3.02	0	1	1	46	33	18	51	97
somme		ns	@	@	ns	ns	ns	ns	ns	ns	ns	*	ns

Rond du May: septembre 1995 Nombre total d'apex avec mycorhizes (M in 10^9 ha^{-1}), longueur des racines fines (L en 10^6 m ha^{-1}), longueur spécifique des racines (SRL en m g^{-1}), nombre d'apex par cm de racine fine (N/l) et pourcentage de mycorhizes par morphotypes principaux (A1-C2) en fonction des traitements calciques 27 années après l'application (pour les racines n = 16 pour 0-60 cm et pour les mycorhizes n = 4 pour 0-60; les effets significatifs entre traitements à l'intérieur de la même couche indiqués avec des lettres différentes a et b ; @ = non testé pour valeur somme)

Couche		racines				morphotypes mycorhiziens en %							
cm		M	L	SRL	N/l	A1	A2	B	C1	C2oth	C2(X)	C2tot	Ctot
0-5	Témoin	13.6	25.5	11.9	6.61	0	2	2	54	10	33	43	97
	$CaCO_3$	8.17	20.6	12.8	4.02	0	2	0	57	15	26	41	98
5-15	Témoin	3.02	9.2	9.70	2.82	0	4	0	44 **b**	19	33	52	96
	$CaCO_3$	1.97	8.1	10.0	2.87	0	2	1	61 **a**	13	24	37	98
15-30	Témoin	3.30	9.4	8.3 **b**	3.30	0	3	0	52	14	30	44	96
	$CaCO_3$	2.45	6.9	12.3 **a**	3.11	0	3	1	48	20	28	48	96
30-45	Témoin	4.37	9.2	9.10	3.94	0	2	0	70	8	20	28	98
	$CaCO_3$	2.22	6.7	12.7	3.31	0	4	2	62	18	14	32	94
45-60	Témoin	5.68	7.1	10.0	4.94	0	2	3	63	7	25	32	95
	$CaCO_3$	1.05	5.2	10.7	1.85	0	0	0	60	22	17	39	99
somme		*	@	@	ns	ns	ns	ns	ns	*	ns	ns	ns

Bertranges: juin 1995 Nombre total d'apex avec mycorhizes (M in 10^9 ha^{-1}), longueur des racines fines (L en 10^6 m ha^{-1}), longueur spécifique des racines (SRL en m g^{-1}), nombre d'apex par cm de racine fine (N/l) et pourcentage de mycorhizes par morphotypes principaux (A1-C2) en fonction des traitements calciques 24 années après l'application (pour les racines n = 16 pour 0-30 cm et 2 pour 30-45 cm; pour les mycorhizes n = 4 pour 0-30 et 2 pour 30-45 cm; les effets significatifs entre traitements à l'intérieur de la même couche indiqués avec des lettres différentes a et b ; @ = non testé pour valeur somme)

Couche		racines				morphotypes mycorhiziens en %							
cm		M	L	SRL	N/l	A1	A2	B	C1	C2oth	C2(X)	C2tot	Ctot
0-5	Témoin	10.8	11.8	25.0	5.33	0	1 **a**	3	50	15	33	48	98
	$CaCO_3$	10.6	15.4	20.3	6.77	0	6 **a**	2	33	23	36	59	92
5-15	Témoin	6.47	17.6	16.3	4.07	0	1	0	44	13 **b**	42	55	99
	$CaCO_3$	17.7	19.7	15.2	6.69	0	1	0	26	23 **a**	49	72	98
15-30	Témoin	10.1	9.1	14.1	17.7	0	2	0	50	20	28	48	98
	$CaCO_3$	1.91	8.5	14.2	2.38	0	1	0	44	19	35	54	98
30-45	Témoin	3.61	1.8	14.4	2.51	0	0	2	54	28	17	45	99
	$CaCO_3$	12.2	6.4	17.5	3.55	0	1	0	45	18	36	54	99
somme		ns	@	@	ns	ns	ns	ns	*	ns	ns	*	ns

Tronçais: septembre 1995 Nombre total d'apex avec mycorhizes (M in 10^9 ha^{-1}), longueur des racines fines (L en 10^6 m ha^{-1}), longueur spécifique des racines (SRL en m g^{-1}), nombre d'apex par cm de racine fine (N/l) et pourcentage de mycorhizes par morphotypes principaux (A1-C2) en fonction des traitements calciques 14 années après l'application (pour les racines n = 16 pour 0-30 cm et entre 4 et 13 pour 30-60 cm; pour les mycorhizes n = 4 pour 0-60; les effets significatifs entre traitements à l'intérieur de la même couche indiqués avec des lettres différentes a et b ; @ = non testé pour valeur somme)

Couche		racines				morphotypes mycorhiziens en %							
cm		M	L	SRL	N/l	A1	A2	B	C1	C2oth	C2(X)	C2tot	Ctot
0-5	Témoin	6.79	12.5	14.9	5.32	0	1	1	48	25 **a**	25	50	98 **a**
	NPKCa	4.68	13.4	14.0	5.30	0	7	8	50	8 **b**	28	36	86 **b**
5-15	Témoin	3.64	8.2	8.74	4.29	0	0	2	52	20	26	46	98 **a**
	NPKCa	3.01	7.6	7.68	4.82	0	12	1	51	17	19	36	87 **b**
15-30	Témoin	1.75	6.2	8.17	3.11	0	1	2	47	25	25	50	97
	NPKCa	1.72	6.5	8.86	3.17	0	5	2	48	13	31	44	92
30-45	Témoin	1.46	3.7	9.57	3.39	0	0	2	45	21	32	53	98
	NPKCa	1.73	3.5	9.51	5.07	0	2	2	37	14	43	57	94
45-60	Témoin	1.20	2.7	14.0	5.37	0	0	0	59	22	19	41	100
	NPKCa	1.56	2.5	8.41	6.50	0	0	0	50	14	36	50	100
somme		ns	@	@	ns	ns	*	ns	ns	*	ns	ns	*

St. Anthonis 35c: octobre 1995 Nombre total d'apex avec mycorhizes (M in 10^9 ha^{-1}), longueur des racines fines (L en 10^6 m ha^{-1}), longueur spécifique des racines (SRL en m g^{-1}), nombre d'apex par cm de racine fine (N/l) et pourcentage de mycorhizes par morphotypes principaux (A1-C2) en fonction des traitements calciques 7 années après l'application (pour les racines n = 16 pour 0-60 cm et 2 pour 60-75 cm; pour les mycorhizes n = 4 pour 0-60 et 2 pour 60-75 cm; les effets significatifs entre traitements à l'intérieur de la même couche indiqués avec des lettres différentes a et b ; @ = non testé pour valeur somme)

Couche		racines				morphotypes mycorhiziens en %							
cm		M	L	SRL	N/l	A1	A2	B	C1	C2oth	C2(X)	C2tot	Ctot
0-5	Témoin	41.2	23.3 **b**	21.3	17.3	0	0	14	60	7	19	26	86
	$CaCO_3$	59.1	38.8 **a**	23.8	11.4	0	8	1	61	10	20	30	91
5-15	Témoin	12.2	20.4	15.8	5.19	0	0	6	64	3	27	30	94
	$CaCO_3$	11.0	17.4	17.3	7.47	0	1	2	82	5	10	15	97
15-30	Témoin	26.9	27.1	15.3	9.80	0	0	12	71	1 **b**	15	16	87
	$CaCO_3$	28.8	24.5	14.5	10.7	0	0	2	82	6 **a**	10	16	98
30-45	Témoin	19.6	20.0	15.8	10.2	0	0	13	72	4	11	15	87
	$CaCO_3$	15.0	17.9	14.8	8.41	0	0	1	93	4	2	6	99
45-60	Témoin	8.76	13.1 **a**	18.9	7.06	0	0	5	82	5	8	13	95
	$CaCO_3$	7.04	9.2 **b**	14.6	7.28	1	2	2	86	8	1	9	95
60-75	Témoin	0.59	1.0	11.5	6.04	0	0	0	83	13	3	16	99
	$CaCO_3$	4.65	4.5	13.5	8.09	0	4	0	61	33	2	35	96
somme		ns	@	@	ns	ns	ns	*	ns	*	ns	ns	ns

St. Anthonis 46a: octobre 1995 Nombre total d'apex avec mycorhizes (M in 10^9 ha^{-1}), longueur des racines fines (L en 10^6 m ha^{-1}), longueur spécifique des racines (SRL en m g^{-1}), nombre d'apex par cm de racine fine (N/l) et pourcentage de mycorhizes par morphotypes principaux (A1-C2) en fonction des traitements calciques 7 années après l'application (pour les racines n = 16 pour 0-60 cm et 3 pour 60-75 cm; pour les mycorhizes n = 4 pour 0-60 et 3 pour 60-75 cm; les effets significatifs entre traitements à l'intérieur de la même couche indiqués avec des lettres différentes a et b ; @ non testé pour valeur somme)

Couche		racines				morphotypes mycorhiziens en %							
cm		M	L	SRL	N/l	A1	A2	B	C1	C2oth	C2(X)	C2tot	Ctot
0-5	Témoin	19.5	33.4	16.2 **b**	5.77	0	8	1	74	8	9	17	91
	$CaCO_3$	35.3	37.6	22.2 **a**	8.03	0	11	1	50	8	30	38	88
5-15	Témoin	3.22 **b**	14.3	13.3 **b**	4.42	1	4	2	84	7	3	10	94
	$CaCO_3$	13.8 **a**	18.9	17.9 **a**	9.65	0	7	2	63	6	21	27	90
15-30	Témoin	1.44	12.1	10.4 **b**	2.56	0	0	0	88	8	4	12	100 **a**
	$CaCO_3$	13.8	13.0	16.7 **a**	11.5	0	6	4	63	9	18	27	90 **b**
30-45	Témoin	0.99	5.1	9.99	3.08	0	1	2	79	10	8	18	97
	$CaCO_3$	5.68	5.9	8.61	6.49	0	3	7	76	9	5	14	90
45-60	Témoin	0.39	2.3	12.1	4.73	0	2	7	73	8	9	14	87
	$CaCO_3$	0.54	2.4	12.1	3.31	0	13	0	69	8	10	18	87
60-75	Témoin	0.23	0.5	20.7	4.87	0	0	0	53	32	15	47	100
	$CaCO_3$	0.36	0.9	23.0	4.25	0	3	1	59	23	14	37	90
somme		ns	@	@	ns	ns	ns	ns	*	ns	*	ns	*

Annexe 4.5 Fiches de données des éléments minéraux dans les racines fines

La Croix-Scaille (site 1) : Juin 1994 ; pas de statistique										
traitement	prof	n	S	P	K	Ca	Mg	Mn	Al	Ca/Al
	cm					g kg^{-1}				mole/mole
Témoin	0-5	2	1.22	0.78	6.46	6.86	1.27	0.17	*	*
	5-15	2	1.75	0.71	5.69	9.60	1.82	0.21	*	*
	15-30	2	1.17	0.45	10.36	7.18	1.45	0.17	*	*
	30-45	2	1.41	0.88	4.08	6.78	1.95	0.17	*	*
	45-55	2	1.51	1.18	11.80	10.10	2.11	0.30	*	*
$CaCO_3$-V	0-5	2	1.01	0.39	4.73	5.06	1.42	0.05	*	*
	5-15	2	0.79	0.46	2.65	5.71	1.64	0.07	*	*
	15-30	2	0.76	0.25	9.70	5.80	1.27	0.08	*	*
	30-45	2	0.71	0.26	5.95	4.40	1.80	0.08	*	*
	45-55	2	0.75	0.11	9.84	5.79	2.58	0.11	*	*
$CaSO_4$-V	0-5	2	1.66	0.83	9.47	8.51	2.31	0.22	*	*
	5-15	2	1.46	0.67	4.07	4.61	1.67	0.20	*	*
	15-30	2	0.99	0.54	3.58	4.95	1.53	0.16	*	*
	30-45	2	1.79	0.59	5.57	6.77	2.03	0.21	*	*
	45-55	2	1.76	0.85	7.97	7.09	1.78	0.21	*	*
Nouveau	0-5	1	2.60	1.43	2.73	13.98	2.05	0.10	*	*
bloc	5-15	1	2.73	1.25	3.30	9.22	1.88	0.15	*	*
	15-30	1	2.65	0.93	0.29	8.54	1.74	0.20	*	*
	30-45	1	1.32	0.68	15.90	4.87	1.55	0.15	*	*
	45-55	1	1.45	2.53	8.02	13.02	2.43	0.52	*	*

La Croix-Scaille (site 1) : Septembre 1994 ; pas de statistique										
traitement	prof	n	S	P	K	Ca	Mg	Mn	Al	Ca/Al
						g kg^{-1}				mole/mole
Témoin	0-5	2	1.29	0.73	4.09	3.47	1.16	0.13	*	*
	5-15	2	1.95	0.80	4.25	3.00	0.94	0.15	*	*
	15-30	2	1.13	0.56	3.51	6.18	0.94	0.24	*	*
	30-45	2	1.12	0.42	3.72	2.66	0.95	0.08	*	*
	45-55	2	1.55	0.89	5.45	2.93	1.43	0.20	*	*
$CaCO_3$-V	0-5	1	0.75	0.54	1.38	6.30	1.32	0.11	*	*
	5-15	2	1.54	0.76	8.33	5.47	0.83	1.06	*	*
	15-30	2	0.74	0.40	2.56	2.28	0.60	0.04	*	*
	30-45	2	0.90	0.52	2.93	1.40	1.15	0.07	*	*
	45-55	2	1.34	0.89	3.29	3.26	0.63	0.07	*	*
$CaSO_4$-V	0-5	2	1.52	0.73	7.65	6.32	1.17	0.17	*	*
	5-15	2	1.09	0.59	6.89	4.98	1.41	0.10	*	*
	15-30	2	0.39	0.51	2.60	3.58	0.96	0.10	*	*
	30-45	2	1.85	1.36	4.06	4.34	0.72	0.07	*	*
	45-55	2	0.88	0.44	3.62	4.40	0.97	0.06	*	*

La Croix-Scaille (sites 1 et 2) : Mars 1995 ; pas de statistique

traitement	prof	n	S	P	K	Ca	Mg	Mn	Al	Ca/Al
						g kg^{-1}				mole/mole
Témoin	0-5	2	*	0.86	2.04	2.33	0.79	0.35	1.65	0.945
	5-15	2	*	0.59	2.05	1.66	0.73	0.27	2.86	0.39
	15-30	2	*	0.37	2.26	1.44	0.76	0.23	5.87	0.165
	30-45	2	*	0.30	2.57	1.06	0.67	0.27	7.33	0.105
	45-55	1	*	0.24	3.25	1.91	0.84	0.04	5.90	0.225
$CaCO_3$-V	0-5	2	*	0.53	2.33	3.93	0.89	0.10	1.62	1.635
	5-15	2	*	0.34	2.74	2.40	0.90	0.08	3.53	0.465
	15-30	2	*	0.26	2.78	1.53	0.74	0.07	6.48	0.165
	30-45	2	*	0.23	3.05	1.60	0.98	0.07	6.79	0.165
	45-55	1	*	0.21	3.06	1.91	0.95	0.02	7.44	0.165
$CaSO_4$-V	0-5	1	*	0.66	2.40	2.30	1.04	0.28	0.46	3.375
	5-15	2	*	0.59	2.47	2.30	0.65	0.15	6.40	0.24
	15-30	2	*	0.44	3.16	2.24	0.72	0.23	7.99	0.195
	30-45	2	*	0.47	3.57	1.80	0.68	0.15	9.78	0.12
	45-55	1	*	0.26	4.28	2.73	1.19	0.09	10.46	0.18
$CaCO_3$-N	0-5	2	*	0.33	1.39	1.79	0.52	0.06	2.30	0.525
	5-15	2	*	0.49	1.87	1.74	0.50	0.13	4.54	0.255
	15-30	2	*	0.35	2.09	1.78	0.63	0.21	6.32	0.195
	30-45	2	*	0.47	8.37	1.62	0.56	0.20	8.03	0.135
	45-55	2	*	0.26	2.49	2.31	0.62	0.08	8.90	0.18
$CaSO_4$-N	0-5	2	*	1.08	2.72	2.30	0.73	0.19	2.74	0.57
	5-15	2	*	0.60	3.56	1.85	0.69	0.23	4.57	0.27
	15-30	2	*	0.30	2.27	1.82	0.63	0.17	6.58	0.18
	30-45	2	*	0.33	2.57	1.33	0.64	0.10	9.09	0.105
	45-55	1	*	0.31	2.43	1.87	0.54	0.13	7.30	0.18
Mélange	0-5	2	*	0.68	2.41	2.75	0.72	0.11	2.26	0.825
	5-15	2	*	0.62	2.65	1.05	0.72	0.14	2.35	0.30
	15-30	2	*	0.60	2.37	1.43	0.71	0.06	4.92	0.195
	30-45	2	*	0.37	2.50	1.03	0.67	0.05	4.61	0.15
	45-55	1	*	1.36	6.45	8.37	1.41	0.52	2.21	2.55

La Croix-Scaille (site 2) : Juin 1995 ; pas de statistique

traitement	prof	n	S	P	K	Ca	Mg	Mn	Al	Ca/Al
						g kg^{-1}				mole/mole
Témoin	0-5	2	*	0.57	1.79	2.90	0.87	0.18	1.67	1.17
	5-15	2	*	0.33	1.55	1.34	0.48	0.09	2.30	0.39
	15-30	2	*	0.39	2.48	2.53	1.00	0.13	7.21	0.24
	30-45	2	*	0.33	3.26	1.68	0.97	0.19	8.76	0.135
$CaCO_3$-N	0-5	2	*	0.68	2.25	4.08	0.62	0.17	1.50	1.83
	5-15	2	*	0.35	1.96	1.63	0.52	0.20	3.59	0.30
	15-30	2	*	0.32	3.18	2.05	0.69	0.15	6.92	0.195
	30-45	2	*	0.29	4.38	1.69	0.69	0.16	8.84	0.135
$CaSO_4$-N	0-5	2	*	0.65	2.43	2.84	0.66	0.19	2.53	0.765
	5-15	2	*	0.47	3.27	2.89	0.82	0.15	4.11	0.48
	15-30	2	*	0.50	3.32	3.53	0.73	0.17	6.31	0.375
	30-45	2	*	0.40	3.17	1.60	0.67	0.11	8.53	0.12
Mélange	0-5	2	*	0.79	2.25	3.31	0.77	0.05	2.60	0.855
	5-15	2	*	0.54	1.73	2.10	0.70	0.06	3.10	0.45
	15-30	2	*	0.59	2.75	1.90	0.74	0.04	6.58	0.195
	30-45	2	*	0.41	3.22	1.68	0.71	0.04	9.93	0.12

La Croix-Scaille (sites 1 et 2) : Septembre 1995 ; pas de statistique										
traitement	prof	n	S	P	K	Ca	Mg	Mn	Al	Ca/Al
						g kg^{-1}				mole/mole
Témoin	0-5	2	2.02	1.20	5.25	3.16	1.08	0.26	4.65	0.57
	5-15	2	1.26	0.57	4.43	2.65	1.09	0.28	7.59	0.225
	15-30	2	1.93	0.78	4.36	2.44	1.18	0.32	9.15	0.225
	30-45	2	1.38	0.39	5.86	1.88	1.08	0.57	13.00	0.105
$CaCO_3$-V	0-5	2	1.58	0.84	3.07	8.46	0.99	0.10	2.92	1.86
	5-15	2	1.54	0.67	4.12	4.90	1.01	0.11	7.70	0.405
	15-30	2	0.98	0.45	4.51	5.39	1.15	0.07	6.10	0.585
	30-45	2	1.21	0.50	5.33	1.97	1.02	0.10	15.04	0.09
$CaSO_4$-V	0-5	2	1.26	0.73	3.51	3.78	1.06	0.40	2.69	0.99
	5-15	2	1.20	0.65	4.76	3.12	1.15	0.40	7.33	0.285
	15-30	2	1.25	0.54	6.86	3.29	1.51	0.38	12.61	0.195
	30-45	2	1.61	0.63	6.00	2.28	1.30	0.30	13.54	0.135
$CaCO_3$-N	0-5	2	1.25	0.78	3.28	4.16	1.08	0.13	4.24	0.855
	5-15	2	1.24	0.70	4.30	3.44	0.96	0.18	5.48	0.42
	15-30	2	1.82	0.54	4.25	3.31	1.14	0.21	17.60	0.195
	30-45	2	2.40	0.77	4.47	2.15	1.24	0.24	14.88	0.105
$CaSO_4$-N	0-5	2	1.43	0.81	3.92	3.00	0.91	0.36	4.13	0.495
	5-15	2	1.95	0.98	4.74	3.30	0.97	0.19	9.48	0.24
	15-30	2	1.21	0.48	6.56	4.86	1.05	0.15	10.96	0.345
	30-45	2	1.05	0.48	5.58	2.61	0.95	0.16	12.87	0.135
Mélange	0-5	2	1.25	0.87	3.01	3.78	1.08	0.09	2.66	0.96
	5-15	2	1.24	0.78	3.40	3.89	0.84	0.07	4.30	0.75
	15-30	2	2.08	0.94	4.76	3.28	1.35	0.09	11.13	0.20
	30-45	2	1.94	0.66	6.43	2.29	1.30	0.09	11.31	0.15

Fontainebleau (site 3) : Octobre 1994 ; pas de statistique										
traitement	prof	n	S	P	K	Ca	Mg	Mn	Al	Ca/Al
						g kg^{-1}				mole/mole
Témoin	0-5	1	1.31	0.40	1.88	14.09	1.42	0.21	*	*
	5-15	1	0.96	0.13	1.47	13.42	1.30	0.36	*	*
	15-25	1	0.79	0.02	1.42	12.93	0.82	0.22	*	*
	25-45	1	0.52	0.00	2.56	12.71	1.02	0.08	*	*
	45-65	1	0.87	0.00	3.74	32.89	1.45	0.06	*	*
CaO	0-5	1	1.25	0.38	7.69	20.04	1.21	0.17	*	*
	5-15	1	1.10	0.00	5.44	25.20	1.34	0.12	*	*
	15-25	1	1.13	0.00	4.85	20.27	2.00	0.27	*	*
	25-45	1	1.02	0.00	3.68	14.54	0.96	0.09	*	*
	45-65	1	1.07	0.22	6.43	36.07	1.16	0.09	*	*
NPKCa	0-5	1	1.34	0.51	1.46	7.32	1.81	0.19	*	*
	5-15	1	1.03	0.36	1.64	3.75	1.96	0.20	*	*
	15-25	1	0.78	0.18	1.51	8.06	1.49	0.30	*	*
	25-45	1	0.80	0.00	2.09	7.40	1.81	0.20	*	*
	45-65	1	0.80	0.00	2.12	13.89	1.54	0.10	*	*

Les Trembles (site 4) : Mars 1995 ; pas de statistique										
traitement	prof	n	S	P	K	Ca	Mg	Mn	Al	Ca/Al
						g kg^{-1}				mole/mole
Témoin	0-5	2	*	0.47	2.34	2.04	0.99	0.54	1.08	1.275
	5-15	2	*	0.37	2.44	2.90	0.85	0.47	2.11	0.93
	15-30	2	*	0.22	2.52	1.51	0.86	0.23	4.79	0.21
	30-45	2	*	0.27	3.09	1.31	0.71	0.21	6.72	0.135
	45-60	2	*	0.18	2.69	2.68	1.26	0.14	5.24	0.345
NCa	0-5	2	*	0.50	2.57	3.23	1.08	0.49	1.23	1.77
	5-15	2	*	0.33	1.96	2.25	0.84	0.18	4.38	0.345
	15-30	2	*	1.13	2.50	2.93	0.91	0.24	4.42	0.45
	30-45	2	*	0.28	2.66	1.45	0.77	0.18	4.35	0.225
	45-60	2	*	0.21	2.63	0.86	1.03	0.15	3.33	0.18

Gaie Mariée (site 5) : Mars 1995 ; pas de statistique										
traitement	prof	n	S	P	K	Ca	Mg	Mn	Al	Ca/Al
						g kg^{-1}				mole/mole
Témoin	0-5	2	*	0.40	2.30	2.59	1.33	0.55	0.89	1.965
	5-15	2	*	0.34	2.73	2.57	1.23	0.47	2.79	0.63
	15-30	2	*	0.30	3.04	2.04	1.01	0.20	5.53	0.255
	30-45	2	*	0.24	3.36	4.02	0.95	0.16	4.22	0.645
	45-60	2	*	0.18	2.95	2.14	1.08	0.08	4.69	0.30
NCa	0-5	2	*	0.58	2.59	5.17	1.20	1.18	2.64	1.32
	5-15	2	*	0.37	2.65	4.95	0.99	1.16	2.34	1.425
	15-30	2	*	0.37	2.00	4.51	1.30	0.22	4.39	0.69
	30-45	1	*	0.27	2.98	4.67	1.30	0.23	3.58	0.885
	45-60	1	*	0.19	3.18	4.83	0.92	0.18	2.76	1.185

Rond du May (site 6) : Septembre 1995 ; pas de statistique										
traitement	prof	n	S	P	K	Ca	Mg	Mn	Al	Ca/Al
						g kg^{-1}				mole/mole
Témoin	0-5	2	1.24	0.54	4.03	3.91	1.55	0.70	1.67	1.65
	5-15	2	0.94	0.37	3.79	3.40	1.68	0.47	3.77	0.615
	15-30	2	0.89	0.43	4.01	2.16	1.12	0.46	5.42	0.285
	30-45	2	0.86	0.37	4.88	1.84	1.38	0.37	5.52	0.24
	45-60	1	0.84	0.37	5.89	1.91	1.29	0.30	5.85	0.225
NCa	0-5	2	1.14	0.50	3.59	4.46	1.61	0.58	1.55	2.01
	5-15	2	1.14	0.36	3.95	3.31	1.43	0.35	4.20	0.585
	15-30	2	1.17	0.35	3.93	4.03	1.38	0.39	5.44	0.525
	30-45	2	0.85	0.34	4.64	4.25	1.31	0.23	4.92	0.81
	45-60	2	0.96	0.32	4.51	2.56	1.40	0.28	4.55	0.375

Bertranges (site 7) : Juin 1995 ; pas de statistique										
traitement	prof	n	S	P	K	Ca	Mg	Mn	Al	Ca/Al
						g kg^{-1}				mole/mole
Témoin	0-5	2	*	0.48	3.59	3.10	1.37	0.23	6.27	0.33
	5-15	2	*	0.41	2.61	3.97	1.21	0.39	4.81	0.555
	15-30	2	*	0.33	2.51	4.57	1.10	0.22	4.34	0.705
CaO	0-5	2	*	0.34	2.63	5.65	1.51	0.29	3.76	1.005
	5-15	2	*	0.32	2.14	4.35	1.37	0.35	4.52	0.645
	15-30	2	*	0.29	2.54	6.25	1.47	0.25	4.17	1.005

Tronçais (site 8) : Septembre 1995 ; pas de statistique										
traitement	prof	n	S	P	K	Ca	Mg	Mn	Al	Ca/Al
						g kg^{-1}				mole/mole
Témoin	0-5	2	1.13	0.57	4.98	4.86	1.80	0.88	3.92	0.87
	5-15	2	0.89	0.46	4.77	4.77	1.64	0.71	4.75	0.705
	15-30	2	1.00	0.50	6.19	3.61	1.61	0.75	5.51	0.45
	30-45	1	1.15	0.53	6.31	5.82	1.85	0.47	5.96	0.66
NPKCaMg	0-5	2	1.63	1.13	6.22	4.86	1.66	0.77	3.69	0.885
	5-15	2	1.12	0.91	3.99	4.01	1.57	0.56	4.77	0.57
	15-30	2	1.06	0.75	3.63	4.59	1.39	0.48	5.36	0.585
	30-45	2	1.31	0.86	6.58	2.89	1.39	0.32	8.13	0.24

St.Anthonis 35c (site 9) : Octobre 1995 ; pas de statistique										
traitement	prof	n	S	P	K	Ca	Mg	Mn	Al	Ca/Al
						g kg^{-1}				mole/mole
Témoin	0-5	2	1.449	0.697	1.956	4.889	1.119	0.137	1.089	6.75
	5-15	2	1.467	0.87	1.974	4.618	1.022	0.175	3.477	1.95
	15-30	2	1.659	0.798	2.327	3.33	0.88	0.163	5.05	0.975
	30-45	2	1.4	0.62	2.263	2.575	0.651	0.125	4.916	0.795
	45-60	2	1.687	0.489	2.435	1.762	0.563	0.08	6.548	0.42
Ca	0-5	2	1.777	0.947	1.826	6.031	1.279	0.201	1.458	6.0
	5-15	2	1.343	1.169	1.731	3.637	0.921	0.268	4.387	1.23
	15-30	2	1.334	0.795	2.151	4.718	1.039	0.258	4.964	1.41
	30-45	2	1.404	0.711	1.795	5.628	1.007	0.142	5.525	1.5
	45-60	2	2.131	0.436	1.45	3.964	0.833	0.057	8.514	0.705

St.Anthonis 46a (site 10) : Octobre 1995 ; pas de statistique										
traitement	prof	n	S	P	K	Ca	Mg	Mn	Al	Ca/Al
						g kg^{-1}				mole/mole
Témoin	0-5	3	1.45	0.69	2.25	5.79	1.04	0.06	1.09	7.95
	5-15	3	1.34	0.68	1.70	4.17	0.74	0.02	4.11	1.5
	15-30	3	1.10	0.67	2.92	3.17	0.63	0.02	5.19	0.93
	30-45	3	1.03	0.61	2.12	1.97	0.47	0.01	7.31	0.405
	45-60	3	0.80	0.50	1.80	0.95	0.31	0.01	8.10	0.18
Ca	0-5	3	1.41	0.71	2.13	6.32	1.47	0.04	0.91	10.5
	5-15	3	1.06	0.54	2.22	5.61	1.12	0.03	2.41	3.45
	15-30	3	1.10	0.63	2.07	3.91	0.83	0.02	5.15	1.125
	30-45	3	0.95	0.56	2.40	2.45	0.73	0.01	9.14	0.39
	45-60	3	1.39	0.48	2.12	0.38	0.31	0.00	11.28	0.06

université HENRI POINCARÉ
NANCY 1

FACULTÉ DES SCIENCES

Monsieur **BAKKER Mark**

DOCTORAT de l'UNIVERSITE HENRI POINCARE, NANCY-I

en SCIENCES DE LA TERRE

VU, APPROUVÉ ET PERMIS D'IMPRIMER

Nancy, le 14 décembre 1998 n°106

Le Président de l'Université

UNIVERSITÉ HENRI POINCARÉ
LE PRÉSIDENT

J.P. FINANCE

3C-F9