

UNIVERSITÉ DU QUÉBEC À MONTRÉAL

COMPÉTITION RACINAIRE POUR L'ESPACE ENTRE
LA VÉGÉTATION HERBACÉE ET
DES JEUNES ARBRES DE DIFFÉRENTS STADES DE SUCCESSION

MÉMOIRE
PRÉSENTÉE
COMME EXIGENCE PARTIELLE
DE LA MAÎTRISE EN BIOLOGIE

PAR
AMÉLIE POITRAS LARIVIÈRE

JUILLET 2007

UNIVERSITÉ DU QUÉBEC À MONTRÉAL
Service des bibliothèques

Avertissement

La diffusion de ce mémoire se fait dans le respect des droits de son auteur, qui a signé le formulaire *Autorisation de reproduire et de diffuser un travail de recherche de cycles supérieurs* (SDU-522 – Rév.01-2006). Cette autorisation stipule que «conformément à l'article 11 du Règlement no 8 des études de cycles supérieurs, [l'auteur] concède à l'Université du Québec à Montréal une licence non exclusive d'utilisation et de publication de la totalité ou d'une partie importante de [son] travail de recherche pour des fins pédagogiques et non commerciales. Plus précisément, [l'auteur] autorise l'Université du Québec à Montréal à reproduire, diffuser, prêter, distribuer ou vendre des copies de [son] travail de recherche à des fins non commerciales sur quelque support que ce soit, y compris l'Internet. Cette licence et cette autorisation n'entraînent pas une renonciation de [la] part [de l'auteur] à [ses] droits moraux ni à [ses] droits de propriété intellectuelle. Sauf entente contraire, [l'auteur] conserve la liberté de diffuser et de commercialiser ou non ce travail dont [il] possède un exemplaire.»

TABLE DES MATIÈRES

LISTE DES FIGURES.....	v
LISTE DES TABLEAUX.....	vi
LISTE DES ABRÉVIATIONS.....	vii
RÉSUMÉ.....	viii
INTRODUCTION GÉNÉRALE.....	1
CHAPITRE I :	
ÉTAT DES CONNAISSANCES.....	3
1.1 Importance de la compétition racinaire.....	3
1.1.1 Importance de la compétition racinaire dans les plantations d'arbres.....	3
1.1.2 Exemples de réponses morphologiques et physiologiques de différentes espèces face à la compétition racinaire.....	4
1.2 Stratégie de croissance et compétition racinaire.....	6
1.2.1 Plasticité morphologique et physiologique.....	7
1.2.2 Partitionnement spatial et temporel.....	9
1.3 Mécanismes impliqués dans la compétition racinaire pour l'espace.....	13
1.3.1 Réponse à une zone de déplétion ou à un contact racinaire.....	13
1.3.2 Réponse à la libération d'une substance par les racines.....	13
1.3.3 Un exemple : le cas de <i>Larrea tridentata</i> et d' <i>Ambrosia dumosa</i>	14
1.4 Conclusion.....	15

CHAPITRE II :	
ARTICLE « COMPÉTITION RACINAIRE POUR L'ESPACE CHEZ DES ARBRES DE LUMIÈRE (PEUPLIER HYBRIDE ET BOULEAU BLANC) ET DES ARBRES PLUS TOLERANTS À L'OMBRE (ÉRABLE À SUCRE ET FRÊNE AMÉRICAIN) »	16
2.1 Introduction	16
2.2 Matériels et méthodes	19
2.2.1 Dispositif expérimental	19
2.2.2 Excavation des arbres et récolte des échantillons	21
2.2.3 Analyse	22
2.2.4 Statistiques	23
2.3 Résultats	23
2.3.1 Croissance des arbres	23
2.3.2 Nutriments	23
2.3.3 Végétation compétitrice	26
2.3.4 Récoltes des racines d'arbres	26
2.3.5 Biomasse racinaire	26
2.3.6 Architecture	28
2.3.7 Morphologie	29
2.4 Discussion	30
2.4.1 Évaluation de la qualité du dispositif expérimental	30
2.4.2 Racines des arbres	31
2.4.2.1 Production racinaire	31
2.4.2.2 Architecture et morphologie	33
2.4.2.3 Asymétrie	34

	iv
2.4.3 Communication entre les racines.....	35
2.4.4 Évolution des arbres de lumière vs arbres plus tolérants à l'ombre.....	36
2.5 Conclusion.....	37
CONCLUSION GÉNÉRALE ET PERSPECTIVE.....	40
ANNEXE A : Concentration de P et K dans les feuilles et les racines d'arbres.....	43
ANNEXE B : Dimension des arbres avant la récolte et leur croissance durant l'été 2005.....	45
RÉFÉRENCES CITÉES.....	47

LISTE DES FIGURES

Figure	Page
2.1 : Schéma du dispositif expérimental, vu de haut.....	19
2.2 : Concentration d'azote (mg/g) dans les racines d'arbre en fonction de l'espèce d'arbre pour les différents traitements.....	24
2.3 : Pourcentage de racines fines (RF d'un côté du pot/ RF total de l'arbre) en fonction de l'espèce d'arbre pour les différents traitements.....	26
2.4 : Biomasse totale des racines fines (RF) en fonctions de l'espèce d'arbres pour les différents traitements	26
2.5 : Nombre d'embranchement/ longueur de la racine en fonction de l'espèce d'arbre pour les différents traitements.....	27
2.6 : Longueur spécifique des racines en fonction de l'espèce d'arbres pour les différents traitements	28
A.1 : Concentration de P (mg/g) dans les racines d'arbres en fonction de l'espèce d'arbre pour les différents traitements.....	44
A.2 : Concentration de K (mg/g) dans les racines d'arbres en fonction de l'espèce d'arbre pour les différents traitements.....	44
B.1 : Croissance en hauteur (cm) des arbres dont la végétation était fertilisée ou non fertilisée.....	46
B.2 : Croissance en diamètre au collet (mm) des arbres dont la végétation était fertilisée ou non fertilisée.....	46

LISTE DES TABLEAUX

Tableau	Page
2.1 : Concentration moyenne d'azote foliaire pour chaque arbre dans les différents traitements.....	23
2.2 : Probabilité (prob>F) obtenu par un test de mesure répétée univariée pour deux conditions pour les différentes mesures.....	23
2.3 : Probabilité (prob>F) obtenu par des tests de t sur les deux côté d'un même pot pour les différentes espèces et traitements pour les différentes mesures.....	24
A.1 : Concentration moyenne de phosphore et de potassium foliaire (mg/g) pour chaque arbre dans les différents traitements.....	44
B.1 : Dimension moyenne des arbres (hauteur et diamètre au collet) lors de la plantation.....	46

LISTE DES ABRÉVIATIONS

BOP : Bouleau blanc (*Betula papyrifera* March.)

Emb/long: Nombre d'embranchements de la racine / sa longueur (cm)

ERS : Érable à sucre (*Acer saccharum* March.)

FRB: Frêne américain ou Frêne blanc (*Fraxinus americana* L.)

K: Potassium

N: Azote

P: Phosphore

PEH : Peuplier hybride (*Populus deltoides* X *P. balsamifera*)

RF: Racine fine (< 2mm)

RG: Racine grosse (> 2mm)

SRL: Longueur spécifique des racines (de l'anglais specific root length)
(longueur de la racine (cm) / son poids sec (g))

RÉSUMÉ

La compétition racinaire, pour les ressources et l'espace, peut s'observer là où il y a interaction entre plusieurs plantes et elle peut provoquer une diminution de la croissance, de la survie ou de la fécondité de la plante voisine. Nos connaissances sur la compétition des ressources souterraines se sont beaucoup développées, par contre en ce qui concerne la compétition pour l'espace, il nous reste encore beaucoup à découvrir.

Notre recherche a donc porté sur la compétition racinaire pour l'espace. Nos objectifs étaient 1) de déterminer s'il existe une compétition racinaire pour l'espace chez des jeunes semis de 4 espèces d'arbres et 2) de comparer la sensibilité possible à la compétition pour l'espace entre 4 espèces d'arbres ayant des exigences écologiques différentes (le peuplier hybride, le bouleau blanc, l'érable à sucre et le frêne américain). Nous avons donc construit un système expérimental simple fait de pots séparés en deux pour simuler d'un côté un milieu sans compétition et de l'autre, un milieu avec beaucoup de compétition herbacée.

Nos résultats ont indiqué que la distribution (proportion de biomasse), la morphologie (SRL) et l'architecture (embranchements) des racines du bouleau blanc et la morphologie et l'architecture du peuplier étaient influencées par la présence physique d'autres racines, même lorsqu'il n'y avait aucune indication de compétition pour l'eau et les éléments nutritifs. Par contre, la croissance, la morphologie et l'architecture des racines fines de l'érable et du frêne n'étaient pas ou très peu influencées par la présence physique de racines d'espèces compétitrices. Pour toutes les espèces, cependant, la présence de racines d'espèces compétitrices avait un effet sur soit la distribution, la morphologie et/ou l'architecture lorsque cela se traduisait par une diminution de la disponibilité en nutriments. L'effet important de la compétition racinaire pour l'espace chez le bouleau blanc, et dans une moindre mesure chez le peuplier, pourrait s'expliquer au niveau évolutif par des besoins plus importants en ressources des espèces pionnières comparé aux espèces de fin de succession.

Mots clés : Compétition racinaire, compétition pour l'espace, architecture racinaire, morphologie racinaire

INTRODUCTION GÉNÉRALE

La compétition racinaire, pour les ressources et l'espace, peut s'observer partout où il y a interaction entre plusieurs plantes. Elle provoque une diminution de la croissance, de la survie ou de la fécondité de la plante voisine. Cette compétition souterraine peut être plus forte que celle observée à la surface du sol pour l'espace et la lumière, ce qui en fait un phénomène important à considérer dans la structure des communautés végétales. En outre, la compétition souterraine pour l'espace est encore peu étudiée et il reste encore plusieurs points à éclaircir sur ce sujet afin d'affiner nos connaissances.

Notre recherche porte donc sur la compétition racinaire pour l'espace dans un système expérimental simple fait de pots séparés en deux pour simuler d'un côté un milieu sans compétition et de l'autre, un milieu avec beaucoup de compétition herbacée. Dans cette perspective, le premier objectif de cette recherche sera de déterminer s'il y a une compétition racinaire pour l'espace entre des jeunes arbres (peuplier hybride, bouleau blanc, érable à sucre et frêne américain) et la végétation herbacée. Ensuite, notre second objectif sera de comparer la sensibilité de deux espèces d'arbres pionniers (peuplier hybride et bouleau blanc) et de deux espèces d'arbres de fin de succession (érable à sucre et frêne américain) à la compétition racinaire pour l'espace contre la végétation herbacée. En effet, il est connu que les stratégies d'exploitation du sol sont différentes d'une espèce à une autre.

La rencontre de ces deux objectifs nous permettra d'approfondir nos connaissances théoriques sur l'écologie fonctionnelle des différents arbres utilisés appliqués en particulier au couple « jeune arbre – végétation herbacée ». De plus, cela nous permettra de mieux déterminer la capacité compétitive des herbacées

pour l'espace afin de parfaire les différentes techniques de gestion de la compétition dans des systèmes de plantation d'arbre. La composante appliquée de cette recherche est donc intéressante du point de vue de l'aménagement des plantations forestières.

Afin de mieux comprendre l'enjeu, il sera discuté, dans un premier chapitre, de différentes connaissances théoriques sur le sujet. Nous y discuterons brièvement de l'importance de la compétition racinaire dans une perspective de plantation d'arbres, des différentes stratégies de croissance adoptées par les plantes soumises à une compétition racinaire et de ces effets sur l'assimilation des ressources et des différents mécanismes de communication racinaire pouvant conduire à une séparation spatiale des racines. Ensuite, le chapitre deux sera présenté sous la forme d'un article scientifique et détaillera la méthodologie et le dispositif expérimental utilisé. Nos résultats et nos conclusions y seront également exposés.

CHAPITRE I :

ÉTAT DES CONNAISSANCES

1.1 Importance de la compétition racinaire

Une grande partie de la compétition entre les plantes a lieu sous la surface du sol. En effet, contrairement à la compétition au-dessus du sol qui implique principalement une seule ressource soit la lumière, la compétition racinaire englobe une grande quantité de ressources telles que l'eau et une vingtaine de minéraux essentiels qui diffèrent au niveau de leur taille moléculaire, valence, niveau d'oxydation et mobilité dans le sol (Casper et Jackson 1997). De ce fait, en plus de la compétition à la surface du sol, la compétition sous le sol affectera souvent plusieurs mécanismes des plantes (Wilson 1988). En outre, comparé à la compétition pour la lumière, pour laquelle les plantes plus grandes ou plus larges ont un avantage disproportionné en ombrageant les plus petites, la compétition pour les ressources du sol semble beaucoup plus symétrique (Weiner et al. 1997). Ainsi, la végétation au sol peut avoir un fort impact sur la végétation arborescente simplement par l'intermédiaire de leurs racines.

1.1.1 Importance de la compétition racinaire dans les plantations d'arbres

Le succès de l'établissement d'une plantation d'arbres, ou plus précisément la survie et la croissance rapide des jeunes individus, est souvent déterminé par l'efficacité des pratiques sylvicoles. Le contrôle des herbacées étant une des plus importantes et des plus efficaces dans la combinaison « arbre – végétation herbacée » en l'absence de l'interférence associée à une large canopée (Nambiar et Zed 1980). En effet, plusieurs auteurs mentionnent le fait que la majorité des graminées sont plus efficaces pour l'assimilation de l'eau et ont un

taux de capture des éléments minéraux plus élevé que les arbres, principalement grâce à une densité racinaire plus élevée (Harmer 1996 ; Campbell et al. 1994). Ainsi, un mauvais contrôle de ces herbes pourrait mener à une baisse de la survie et de la croissance des pousses d'arbres, résultant en une perte économique substantielle pour l'industrie forestière (Löff 2000). D'ailleurs, on retrouve dans la littérature plusieurs évidences des bienfaits du contrôle de la végétation herbacée sur la production de bois (Boomsma et Hunter 1990 ; Nambiar et Sand 1993). De façon plus concrète, une revue menée par Wagner (2006) compilant 60 études à long terme portant sur le rôle du contrôle de la végétation dans le monde a démontré, dans 75% des cas, une augmentation de 30% à 500% de la productivité en terme de volume de bois lorsque la végétation compétitrice était contrôlée. Il est donc très important de considérer la compétition racinaire dans l'aménagement des plantations forestières.

1.1.2 Exemples de réponses morphologiques et physiologiques de différentes espèces face à la compétition racinaire

Plusieurs études (Harmer 1996 ; Coll et al. 2003 ; Coll et al. 2004) ont démontré que la présence de graminées était nuisible aux semis de hêtre (*Fagus Sylvatica* L.). Par exemple, une expérience en pot réalisée par Coll et al. (2004) démontre que les graminées sont à même de provoquer une contrainte hydrique ainsi qu'une forte limitation en azote. Dans ces conditions, l'arbre présentera un fonctionnement stomatique et photosynthétique réduit comparé à un second poussant à l'abri de la compétition. De plus, le manque d'eau est un des facteurs les plus nuisibles à la survie des arbres. Toutefois, l'effet morphologique de cette compétition sur les plants de hêtre est aussi intéressant. Si pour la première année aucune différence significative n'a pu être décelée, durant la deuxième année les hêtres enherbés ne présentaient aucune pousse longue et avaient des feuilles de petite taille et moins nombreuses en comparaison aux hêtres désherbés. Un problème de réserve trop basse pour permettre le développement des organes au printemps pourrait être la cause de cet effet à rebours. En outre, le manque d'eau lors de l'initiation des bourgeons peut également être mis en cause. Toutefois, il

est intéressant de constater qu'ici les changements morphologiques précédents sont habituellement attribués au seul facteur lumière alors que la compétition racinaire pourrait avoir aussi un rôle à jouer.

Enfin, non seulement la production de biomasse diminue chez les plants de hêtre en présence de compétition herbacée, mais en plus l'allocation de cette biomasse aux différentes parties de l'arbre se trouve également changée (Coll et al. 2004). Ainsi, les semis enherbés verront leur biomasse de racines fines et leur biomasse racinaire diminuer alors que leur ratio « racine/tige » augmentera comparé au semis exempts de compétition. La croissance totale du hêtre est donc négativement affectée par les racines des graminées alors que, toute proportion gardée, du point de vue de l'individu, le développement des racines est favorisé face au développement de la tige dans un milieu soumis à la compétition racinaire. Cette augmentation de l'allocation de carbone aux racines causé par la compétition souterraine pourrait être une réponse du hêtre face à la compétition pour l'eau et l'azote.

Tout comme le hêtre, le chêne (*Quercus sp*) est négativement affecté par la présence d'herbacées (Kolb et Steiner 1990 ; Collet et al. 1996 ; Davis et al. 1999 ; Löf 2000 ; Cheng et Bledsoe 2004). Ici encore, la végétation peut provoquer une baisse substantielle de la concentration en eau du sol, ce qui affecte la survie (Collet et al. 1996) et le taux de photosynthèse des arbres (Davis et al. 1999). Cependant, la diminution de la croissance des plants ne peut être que partiellement attribuée à la compétition pour l'eau puisqu'en l'absence de cette compétition hydrique, la présence de graminées est encore nuisible (Collet et al. 1996). En effet, la végétation interfère également avec l'assimilation de nutriments tel que l'azote (Collet et al. 1996 ; Cheng et Bledsoe 2004).

Toutefois, durant la première année suivant la transplantation, le chêne semble beaucoup moins affecté par la présence d'herbacées indésirables que le hêtre (Löf 2000). Cette différence s'expliquerait par un taux de croissance

racinaire plus élevé durant l'interférence de la végétation et des racines, pour des pousses de même taille, plus profondes chez le chêne que chez le hêtre. De ce fait, un système racinaire mieux développé permettrait une meilleure assimilation des ressources du sol par l'intermédiaire d'une augmentation de la surface d'absorption des racines ainsi que par l'accessibilité à un volume de sol où la compétition racinaire est moins présente et donc les ressources plus disponibles (Collet et al. 1996). De surcroît, les études de Collet et al. (1996 et 2006) sur *Quercus petraea* (Mattus) ont démontré un développement spatial des racines différent entre les semis poussant avec et sans compétition herbacée. En effet, les chênes poussant dans un sol nu ont produit des racines à toutes les profondeurs alors que ceux évoluant sous une compétition n'ont pas développé beaucoup de racines dans les 30 premiers centimètres, là où la densité racinaire des graminées atteint son maximum. La réduction du développement latéral des racines dans ces 30 cm suggère que les racines des graminées ont restreint la croissance des racines des semis de chêne. De plus, une diminution de la grandeur du système racinaire a été détectée lorsque les arbres se développaient en présence de la végétation. Ces contraintes peuvent également avoir joué un rôle dans la réduction de la croissance des semis de chênes.

1.2 Stratégie de croissance et compétition racinaire

Dans la nature, chaque espèce étant unique, on observe des différences dans les stratégies de croissance (Bazzaz 1996) et donc dans les habilités compétitives des espèces. Par exemple, pour qu'une plante ait un avantage compétitif sur une autre, en ce qui concerne l'eau et les nutriments, elle doit être capable (i) d'acquérir une plus grande proportion d'eau et/ou de nutriments ; (ii) d'utiliser l'eau et les nutriments plus efficacement pour produire de la biomasse et/ou (iii) d'allouer son eau et ses nutriments de façon à maximiser sa capacité à survivre et à croître (Nambiar et Sands 1993). Dans le cadre de ce travail, nous nous attarderons plus précisément sur le premier point traitant de l'acquisition des ressources. Ici, différents traits comme la (i) plasticité morphologique et

physiologique ou le (ii) partitionnement spatial et temporel des racines dans le sol sont à considérer.

1.2.1 Plasticité morphologique et physiologique

La capacité d'opérer localement des ajustements morphologiques ou physiologiques dans l'environnement du sol peut être critique pour le succès compétitif d'une plante. Les avantages de la plasticité peuvent être vus en terme d'augmentation de l'assimilation des ressources et en terme d'augmentation de la vitesse d'acquisition de ces mêmes ressources (Casper et Jackson 1997). En effet, il ne faut pas oublier qu'une augmentation dans la vitesse du taux d'assimilation peut être vraiment importante en présence de compétiteurs.

Un exemple de plasticité morphologique est fourni par l'étude de Drew et Saker (1975) qui ont observé la croissance des racines de l'orge en réponse à un enrichissement localisé sur seulement une partie du système racinaire. Ils ont pu constater que les racines se trouvant dans les zones enrichies proliféraient, c'est-à-dire qu'elles avaient tendance à être plus petites en diamètre et plus nombreuses en densité que celles retrouvées dans un sol non enrichi, ce qui leur conférait une surface d'absorption plus grande. En outre, les racines épaisses ont un gradient de déplétion plus abrupte et une zone de déplétion plus large que les racines fines (Nambiar et Sand 1993). Dans un même ordre d'idée, d'autres études (Fitter 1985 et Farler et Fitter 1999) ont démontré une augmentation de la longueur des racines par rapport à leur poids sec (SRL) en réponse à une augmentation localisée des nutriments. Il est également possible d'observer le phénomène inverse. En effet, une augmentation de la SRL peut également s'observer pour échapper à des zones pauvres ou encore en réponse à la compétition de d'autres espèces (Curt et al. 2005). Ainsi, les arbres étant capable de développer des racines minces et longues pourraient avoir une plus faible probabilité de ressentir les effets négatifs de la compétition en comparaison à ceux développant des racines courtes et larges. En effet, selon Nambiar et Sand (1993) les racines fines sont plus efficaces dans l'absorption des nutriments immobiles et grâce à leur gradient de déplétion peu

abrupte, elles peuvent absorber les nutriments dans des sols où la concentration de ceux-ci est trop basse pour les racines plus grossières. Toutefois, il ne faut pas oublier que ces bénéfiques entraînent un coût élevé puisque les racines longues et fines ont une durée de vie beaucoup plus courte (Eissenstat 1992).

L'ajustement architectural est un autre type de plasticité morphologique ayant le potentiel d'accroître l'assimilation des ressources (Fitter et al. 1991). Toutefois, comme l'allocation sélective de la biomasse dans les différentes parties de la plante peut être considérée comme son architecture dans son sens large, il est important de préciser qu'ici nous faisons surtout référence à des changements locaux dans la topologie, la longueur des racines ou dans l'angle ou le nombre des embranchements racinaires. Fitter et al. (1991) ont d'ailleurs créé un modèle capable d'exprimer « l'efficacité d'exploitation » de différents systèmes racinaires qui peut se définir comme étant le ratio du volume de sol occupé par la zone de déplétion autour des racines sur le volume de tissus racinaire. Les résultats du modèle ont démontré qu'une « efficacité d'exploitation » élevée était associée à une topologie en forme de squelette de hareng (où les embranchements se retrouvent de façon prédominante sur l'axe principale) et possédant des inter-embranchements long. Enfin, en ce qui concerne plus précisément notre champ d'étude, dans un système « arbre – végétation herbacée », l'habilité de l'arbre à compétitionner avec les herbacées sera directement dépendante de la taille et de la géométrie de son système racinaire (Nambiar et Sands 1993). Par exemple, une étude a démontré que les effets adverses des herbacées sur le stress hydrique, l'assimilation des nutriments, la survie et la croissance des pins, étaient aggravés si le nombre de racines latérales de premier ordre était réduit lors de la transplantation (Nambiar et Sands 1993).

La plasticité physiologique fait référence à un changement dans le taux d'assimilation des nutriments qui serait attribuable à l'altération des attributs d'une enzyme ou à d'autres traits physiologiques (Casper et Jackson 1997). Comme la compétition a lieu à cause du chevauchement des zones de déplétion,

ce qui diminue l'assimilation des nutriments (Baldwin 1976 dans Casper et Jackson 1997), la plasticité physiologique devrait augmenter l'assimilation des nutriments relativement mobiles comparativement à ceux moins mobiles. Inversement, la prolifération racinaire serait moins bénéfique pour l'assimilation des nutriments relativement mobiles puisqu'une racine seule permet d'obtenir une zone de déplétion d'un plus large volume de sol (Robinson 1996).

1.2.2 Partitionnement spatial et temporel

En plus de son étendu et de sa taille, le chevauchement du système racinaire avec celui des individus voisins semble être un bon indicateur du potentiel des interactions compétitives entre individus (Brisson et Reynolds 1994). Dans ce sens, une séparation spatiale des racines semble effectivement réduire la compétition racinaire (Nambiar et Sand 1993) ce qui pourrait être expliqué par le partitionnement des différentes niches écologiques entre les individus (Burch et al. 1997). En outre, les différentes stratégies d'exploitation du sol pourraient être aussi importantes que les différences rapportées dans la croissance aérienne pour expliquer la coexistence des espèces (Bauhus et Messier 1999).

Tout d'abord, lorsqu'on observe la séparation verticale des racines, on constate que la plupart des graminées et des herbes ont une limite physiologique à leur croissance racinaire en profondeur en comparaison aux arbustes et aux arbres. Ainsi, pour qu'une racine profonde soit engagée dans un processus de compétition racinaire, cela dépend de la profondeur des racines des plants voisins. En effet, un modèle de simulation utilisé par Franco et Nobel (1990) a démontré que l'exploitation de différentes profondeurs de sol pouvait réduire le potentiel de compétition. Par la suite, certains auteurs comme Le Roux et al. (1995) ont proposé de séparer les plantes en deux différents groupes fonctionnels d'après les ressources qu'elles utilisaient (ressource profonde ou de surface). Une étude effectuée par Jackson et al. (1996) a d'ailleurs démontré de façon distincte que les plantes des deux groupes (herbacées vs plantes ligneuses) ont des profils

racinaires distincts. Dans le même ordre d'idées, une seconde étude menée par Ehleringer et al. (1991) a pu vérifier, à l'aide d'isotopes d'hydrogène, le fait que les deux groupes de plantes recueillaient leur eau à des profondeurs différentes. Malgré tout, il est important de mentionner qu'un chevauchement spatial et fonctionnel peut avoir lieu entre la végétation herbacée et les arbres ou arbustes. En effet, certaines graminées ont des racines plus profondes que 5 m et la plupart des espèces ligneuses sont également capables d'assimiler des ressources présentes autant en surface qu'en profondeur (Casper et Jackson 1997).

Un autre point important à mentionner est le fait que la présence d'herbacées autour d'un arbre influencera la croissance de ses racines. Même s'il est accepté que les arbres produisent des racines plus profondes que les herbacées, un arbre désherbé produira des racines beaucoup plus superficielles qu'un autre poussant en présence de végétation herbacée (Dawson et al. 2001). Ainsi, les racines d'une plante peuvent influencer la croissance et la distribution des racines d'une autre plante. En outre, cette différence dans la distribution racinaire entre les arbres et les herbacées reflète le fait que les plantes peuvent éviter de se retrouver dans le même espace compétitif (Mou et al. 1995).

Malgré le phénomène de séparation verticale des racines, les nutriments sont largement concentrés à la surface du sol et la compétition racinaire pour ces nutriments a donc majoritairement lieu dans cette région (Nambiar et Sand 1993). En effet, on peut constater que la densité racinaire des arbres diminue, selon différentes distributions en fonction l'espèce, avec la profondeur du sol (Curt et Prévosto 2003). Ainsi, on peut penser que l'attribut « racine profonde » des arbres leur fournirait un avantage compétitif pour l'eau et non pour les nutriments. L'étude de Sand et Nambiar (1984) pourrait démontrer cette éventualité puisqu'ils ont trouvé que le potentiel hydrique des aiguilles à midi diminuait et que la résistance stomatale augmentait lorsque le pourcentage de couverture de la végétation herbacée autour de *Pinus radiata* augmentait, cependant ces effets négatifs des herbes sur les arbres diminuaient à mesure que l'arbre vieillissait (ou

augmentait en taille). On peut donc supposer qu'au fur et à mesure de leur croissance, les pins vont progressivement atteindre des nappes d'eau à des profondeurs qui seront inaccessibles aux herbacées. Toutefois, même si les racines présentes à une certaine profondeur dans le sol sont rares, leur contribution à l'assimilation de l'eau et des nutriments ne doit pas être sous-estimée. En effet, les racines profondes pourraient agir comme une trappe pour les nutriments lessivés à la surface du sol ou encore elles pourraient être efficaces dans l'exploration de zones localisées riches en nutriments présentes à une certaine profondeur (Nambiar et Sand 1993).

En plus du partitionnement vertical des racines, certaines espèces optent également pour une stratégie de partitionnement horizontal ou d'évitement des autres racines d'une même profondeur. Toutefois, ici il est beaucoup plus difficile de séparer les différentes espèces en groupes fonctionnels distincts, comme effectué plus haut. Un exemple de ce phénomène de ségrégation spatiale a été étudié par Brisson et Reynolds (1994) dans un site monospécifique d'arbustes creosotebush. Dans cette étude, ils ont observé une interaction entre la croissance des racines et la présence de voisins qui affectait le niveau de chevauchement du système racinaire et donc son arrangement spatial. En fait, ceci se traduisait par une réduction significative du chevauchement du système racinaire, ce qui suggérait que la compétition pour les ressources chez l'arbuste creosotebush passait premièrement par la compétition pour l'espace souterrain. Ainsi, dans ce milieu on pouvait observer chez la plupart des individus un déplacement de la tige par rapport au centre de son système racinaire, de même qu'une déviation de la forme circulaire (excentricité) du système racinaire lui-même.

Suite à tous les exemples précédents, il est important de constater que l'espace physique en soi n'est pas obligatoirement considéré comme une ressource nécessaire aux plantes, mais plutôt comme étant relié à l'acquisition des ressources comme l'eau et les nutriments (McConnaughay et Bazzaz 1992). En effet, peut-être qu'une plante ne développera pas ses racines là où une autre plante

y a déjà établi les siennes, puisqu'elle y diminuera automatiquement la quantité de ressources présentes. Pourtant, pour une plante se développant dans un environnement spatialement limité, le déploiement des ses organes foreurs (ici les racines) peut être contraint, ce qui résultera en une diminution dans l'assimilation des ressources et entraînera une répercussion négative sur la croissance et la reproduction de la plante (McConnaughay et Bazzaz 1991). La question est de savoir si la croissance d'une plante peut être limitée par la présence de racines voisines dans le sol même si celle-ci ne diminue pas la concentration des ressources disponibles. Selon une étude de McConnaughay et Bazzaz (1992), la présence de racines artificielles provoque une obstruction localisée et une fragmentation du sol, ce qui altère le développement architectural du système racinaire davantage qu'il n'en réduit son volume. Ceci peut créer, dans certains cas, le rapprochement de racines d'un même système racinaire qui pourront ensuite développer un chevauchement de leurs zones de déplétion (McConnaughay et Bazzaz 1992). Ce phénomène diminuera la quantité totale de sol exploré par le système racinaire de la plante et diminuera donc ainsi la quantité totale de nutriments disponibles pour l'assimilation (Fitter 1987). La ressource « espace dans le sol » pourrait donc être importante à considérer par rapport à la performance des plantes.

Enfin, il existe également un partitionnement temporel des racines qui fait référence à l'établissement et l'utilisation de racines à des moments différents dans la saison due à des variations dans la disponibilité des ressources. Les partitionnements, spatial et temporel, des ressources du sol peuvent être reliés. En effet, les racines profondes peuvent permettre aux plantes d'accéder à une source d'eau disponible après que la couche de sol supérieure soit asséchée, permettant ainsi à l'organisme d'augmenter son temps de croissance entre les événements de précipitations et même de persister une fois que ses voisins seront morts ou en dormance (Weltzin et McPherson, 1997)

1.3 Mécanismes impliqués dans la compétition racinaire pour l'espace

Suite à l'observation du partitionnement spatial du sol entre les plantes, on est à même de se demander quels types de mécanismes peuvent intervenir dans ce phénomène et comment les racines peuvent-elles communiquer entre elles pour indiquer leur présence aux autres individus. Voici donc trois mécanismes possibles au phénomène de la réduction de l'élongation des organes forageurs en présence d'un autre système racinaire et/ou d'évitement des racines d'une autre plante : (1) réponse à la zone de déplétion de l'eau et des nutriments autour de la racine, (2) réponse au contact des racines d'une autre plante et (3) réponse à la libération d'une substance diffusée par les racines.

1.3.1 Réponse à une zone de déplétion ou à un contact racinaire

La réponse à une zone de déplétion fait référence à la compétition racinaire pour les nutriments où les racines se développent davantage là où les nutriments sont en abondance (Drew et Saker 1975 et Crabtree et Bernston 1994). La réponse au contact racinaire implique quant à lui une réaction face à un obstacle physique ou à une fragmentation du sol (McConnaughay et Bazzaz 1992) qui peut modifier l'architecture du système racinaire.

1.3.2 Réponse à la libération d'une substance par les racines

La libération de substances par les racines, appelée exsudat, peut servir à réguler les communautés de micro-organismes du sol, résister aux herbivores, encourager les symbioses bénéfiques, changer les propriétés chimiques et physiques du sol et inhiber la croissance de d'autres espèces de plantes (Nardi et al. 2000). Lorsqu'on parle de la libération de certains métabolites secondaires ayant des effets délétères sur la croissance ou la survie d'une plante, il est alors question d'allelopathie. L'allelopathie peut jouer un rôle important dans l'établissement et le maintien de communauté végétales terrestres (Walker T. S. 2003). Plusieurs composés sécrétés par les racines de plantes sont d'ailleurs reconnus comme ayant des effets délétères sur d'autres plantes (Flores H. E. et al. 1999 et Bais H. P. et al. 2004). Ainsi, les composés allélochimiques ont un rôle à

jouer dans la communication entre racines de plantes dans un environnement naturel. Toutefois, en plus de ces composés chimiques secondaires, les racines de plantes sécrètent beaucoup d'autres substances qui, sans être délétères pour les autres plantes, pourraient également jouer un rôle dans la communication entre les racines.

1.3.3 Un exemple : le cas de *Larrea tridentata* et d'*Ambrosia dumosa*

Mahall et Callaway (1991 et 1992) ont étudié les effets de la présence et du contact inter-espèce et intra-espèce de deux plantes : *Larrea tridentata* Cov et *Ambrosia dumosa* Payne. Chez *Ambrosia* la réponse racinaire se faisait après contact, ce qui suggérait que la détection inter-racine requérait soit un contact ou encore que la relation était arbitrée par la diffusion de substances sur une très courte distance (hypothèse infirmée suite à l'utilisation de carbone activé). De plus, ce mécanisme de détection par contact comprenait une capacité de reconnaissance entre soi-même et les autres individus de la même espèce. Par contre, chez *Larrea* le contact n'était pas nécessaire, l'inhibition avait lieu à une certaine distance, ce qui suggérait la présence d'une substance racinaire allélopathique libérée et diffusée dans le sol. De plus, les racines de *Larrea* pouvaient, contrairement à *Ambrosia*, affecter celles d'autres espèces. En effet, le fait que les racines de *Larrea* ne sont pas inhibées par celles d'*Ambrosia* indique la présence d'un certain degré de spécificité taxonomique dans le mécanisme de reconnaissance de *Ambrosia* comparé à celui de *Larrea* dont la présence affecte *Ambrosia*. Cet exemple démontre bien que les plantes peuvent transmettre, recevoir et répondre à un signal complexe (qui peut avoir une spécificité taxonomique) leur permettant de communiquer entre elles indépendamment des ressources disponibles. Ainsi, la communication entre les racines pourrait entraîner une réduction de la compétition pour les ressources limitantes entre voisins par le partage de l'espace, ce qui peut être très important à considérer dans l'écologie d'une plante.

1.4 Conclusion

La compétition racinaire est un phénomène très important dans l'établissement et le maintien des communautés végétales naturelles et, par le fait même, dans la gestion des plantations d'arbres. En outre, cette compétition est très complexe puisque chaque espèce peut adopter des stratégies de croissance différentes pour y faire face. Toutefois, on considère souvent uniquement la compétition racinaire pour les ressources sans prendre en compte la compétition racinaire pour l'espace. Pourtant, différentes expériences commencent à démontrer l'existence de la compétition racinaire pour l'espace chez certaines plantes et indiquent également des mécanismes qui pourraient être impliqués dans cette compétition. La présente étude tentera donc de déterminer s'il y a présence de compétition racinaire pour l'espace chez différentes espèces d'arbres. De plus, il sera comparé des espèces utilisant différentes stratégies de croissance à la surface du sol (arbres de stades de succession différents) afin de démontrer la possibilité d'une sensibilité différente à la compétition racinaire pour l'espace.

CHAPITRE II :

ARTICLE : COMPÉTITION RACINAIRE POUR L'ESPACE CHEZ DES ARBRES DE LUMIÈRE (PEUPLIER HYBRIDE ET BOULEAU BLANC) ET DES ARBRES PLUS TOLERANTS À L'OMBRE (ÉRABLE À SUCRE ET FRÊNE AMÉRICAIN)

2.1 Introduction

La compétition chez les plantes est un phénomène très connu en écologie et pourtant encore mal compris par les chercheurs. La confrontation entre les idées de Grime et de Tilman en est un bon exemple (Grime 1979, Tilman 1987, Tilman 1988, Thompson et Grime 1988). En effet, Grime (1973, 1979) suggère que l'intensité de la compétition interspécifique augmente le long d'un gradient de productivité. La compétition devrait ainsi être plus intense dans les habitats productifs puisque ces types d'habitats supportent un taux de croissance élevé et une grande quantité de biomasse. Inversement, les habitats improductifs, supportant un faible taux de croissance et peu de biomasse au dessus du sol, devrait subir une faible intensité de compétition. Les espèces avec de forte habilité compétitive devrait donc dominer les habitats productif alors que les espèces avec des habilitées moins compétitives seront confiné aux habitats moins productif où la compétition n'est pas intense. D'un autre côté, la théorie de Tilman (1987, 1988) suggère qu'il n'y a pas de changement dans l'intensité de la compétition le long d'un gradient de productivité mais plutôt un changement dans le type de compétition. Ainsi, les habitats improductifs devraient être caractérisés par une intense compétition pour les ressources du sol alors que les habitats plus productifs seraient caractérisés par une compétition pour la lumière. Cette théorie suggère que chaque espèce est spécialisée pour un ratio particulier de ressources

du sol et de lumière et également que les espèces qui dominent un habitat particulier sont également les compétiteurs supérieurs pour le ratio de ressource présent dans cet habitat. Malgré le fait qu'on retrouve dans la littérature des études qui appuient l'une ou l'autre de ces théories, il semble que tous les éléments déterminant de la dominance de certaines espèces sur d'autres dans un milieu donné ne soit pas pris en cause. En effet, on commence à considérer l'espace physique comme une ressource importante pour le développement des plantes (McConnaughay and Bazzaz 1991, 1992).

La disponibilité de l'espace physique pour la croissance, soit racinaire ou de la couronne, n'est généralement pas considéré comme une ressource, mais plutôt comme le résultat d'un amalgame des différentes ressources essentielles : lumière, eau et nutriments (Bergeron, Harper et Townsend 1986). Pourtant, pour des plantes se développant dans un environnement spatialement limité, le déploiement de leurs organes forageurs pourrait être contraint, ce qui pourrait entraîner une réduction de la capacité d'acquisition des ressources. Ainsi, l'espace physique pourrait être un facteur à part entière important à considérer. Par exemple, une étude de McConnaughay et Bazzaz (1991) a montré qu'en contraignant l'espace souterrain disponible, à l'aide de pots de différente grosseur, chez plusieurs espèces de plantes annuelles on obtenait une importante réduction de la croissance et de la reproduction des plantes. Suite à ces résultats, on peut se demander si la présence de compétiteurs pourrait avoir un impact sur l'espace physique disponible pour une plante. Dans cet ordre d'idée, McConnaughay et Bazzaz ont effectué une étude (1992) qui a démontré que la présence de racines artificielles pouvait contraindre et modifier le développement racinaire de quatre espèces de plante.

La présence physique de compétiteurs aux niveaux racinaire pourrait donc limiter le développement des plantes. Ce que nous ne savons pas est si cet effet physique est plus important pour certaines espèces que pour d'autres. Notre recherche porte donc sur la compétition racinaire pour l'espace dans un système

expérimental simple fait de pots séparés en deux pour simuler d'un côté un milieu sans compétition et de l'autre, un milieu avec beaucoup de compétition herbacée. De plus, le côté avec végétation de la moitié des pots fut fertilisé pour annuler l'effet de la compétition racinaire pour les nutriments. Nos objectifs étaient 1) de déterminer s'il existe une compétition racinaire pour l'espace chez des jeunes semis de 4 espèces d'arbres et 2) de comparer la sensibilité et la réponse à la compétition pour l'espace entre 4 espèces d'arbres ayant des exigences écologiques différentes (le peuplier hybride (*Populus deltoides* X *P. balsamifera*), le bouleau blanc (*Betula papyrifera* March.), l'érable à sucre (*Acer saccharum* March.) et le frêne américain (*Fraxinus americana* L.)). En effet, certaines études ont démontrées des différences dans les stratégies de croissance et de compétition pour les ressources chez des espèces de stades de succession différents (Bazzaz 1979 et Messier et al. 1999). Il serait donc intéressant d'observer s'il y a également des différences dans les stratégies de compétition racinaire pour l'espace entre ces quatre espèces et également s'il est possible de catégoriser ces stratégies selon le stade de succession de l'espèce d'arbre. Ainsi, les différentes stratégies d'exploitation du sol pourraient être aussi importantes que les différences rapportées dans la croissance aérienne pour expliquer la coexistence des espèces (Bauhus et Messier 1999).

En se basant sur notre système expérimental, nous avons supposé que 1) les semis des quatre espèces d'arbres serait sensible à la compétition racinaire pour les nutriments, 2) les semis des quatre espèces d'arbres serait sensible à la compétition racinaire pour l'espace et 3) les semis des arbres de lumière (peuplier hybride et bouleau blanc) seraient plus sensibles à la compétition racinaire pour l'espace comparé aux arbres plus tolérants à l'ombre (érable à sucre et frêne américain). En effet, on serait porté à croire que les arbres de lumière modifieraient d'avantage l'architecture et la morphologie de leur système racinaire en présence de végétation herbacée puisque ces arbres passent une bonne partie de leur croissance en présence d'une végétation herbacée abondante. Ainsi, les espèces pionnières se seraient adaptées à éviter la compétition racinaire des

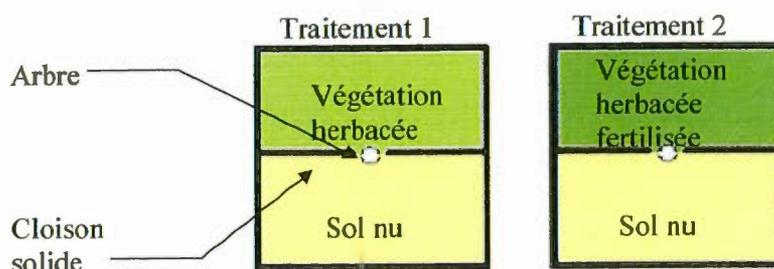
autres espèces et à développer leurs racines rapidement là où la compétition est plus faible. À l'inverse, les espèces de fin de succession se seraient adaptées à s'établir et croître en sous bois, dans des conditions où la compétition racinaire est moins forte. En effet, l'ombrage des arbres ne permet pas à la plupart des plantes herbacées de se développer de façon aussi dense que dans les champs où s'établissent les arbres de lumière. Toutefois, la présence de racines d'arbres bien établies engendrerait également une compétition racinaire pour l'espace, d'où notre hypothèse que les arbres tolérants à l'ombre réagiraient également à la compétition racinaire pour l'espace.

2.2 Matériels et méthodes

2.2.1 Dispositif expérimental

Pour chacune des quatre espèces d'arbres choisis, soit le peuplier hybride, le bouleau blanc, l'érable à sucre et le frêne américain, 16 semis ont chacun été plantés dans un pot de 75 cm de longueur x 75 cm de largeur x 30 cm de profond. Les pots (fait en contre-plaqué) ont été divisés en deux moitiés égales en insérant une cloison étanche (fait en contre-plaqué) au centre du pot. Un espace étroit était par la suite créé au centre de la cloison pour y insérer le système racinaire d'un semis. D'un côté du pot, un mélange de sol sans végétation a été établi et de l'autre un mélange de sol avec végétation compétitrice. De plus, pour la moitié des pots, la végétation compétitrice a été fertilisée 5 fois durant l'été afin de pallier à tout manque de nutriments possibles causé par l'absorption des nutriments par la végétation et le semis. Nous utiliserons donc le terme «traitement 1» pour indiquer les pots où la végétation herbacée n'a pas été fertilisée et le terme «traitement 2» là où la végétation herbacée a été fertilisée. La figure 2.1 montre un schéma du dispositif expérimental.

Figure 2.1 : Schéma du dispositif expérimental, vu de haut



La végétation herbacée présente dans une moitié des pots était composée de fétuque rouge traçante salsa (*Festuca rubra*) et de ray grass anglais (*Lolium multiflorum*). La profondeur moyenne d'enracinement de ces plantes est d'environ 30 cm, d'où la profondeur de nos boîtes. Ainsi, les racines des arbres qui se sont développées du côté du pot avec de la végétation herbacée n'ont pas pu éviter la compétition racinaire. De plus, nous avons choisi deux espèces herbacées qui sont connues pour être compétitivement agressives, mais dont aucune évidence dans la littérature ne nous indique qu'elles puissent avoir des effets allélopathiques sur nos quatre espèces d'arbres.

La terre utilisée dans les pots était composée de 20% mousse de tourbe 50% de terre noire commerciale et 30% de sable. Nous avons opté pour un sol assez riche en nutriments (mousse de tourbe et terre noir) mais où il serait facile d'extraire les racines fines des arbres et des herbacées sans les détruire (sable). De plus, la terre noire et l'humus ont une bonne capacité de rétention d'eau, ce qui a facilité le maintien d'une bonne disponibilité en eau tout au long de l'été.

Les arbres utilisés lors de l'expérience étaient des semis âgés de 1 an dont tous, sauf le frêne, étaient à l'état de « racines nues ». Comme il nous a été impossible de trouver du frêne en « racines nues », les arbres ont été retirés de leur pot et leurs racines ont été nettoyées grossièrement à l'eau. Seuls les semis ayant un système racinaire dans le même axe que leur tronc et dont les racines étaient distribuées de façons plus ou moins homogènes autour de son axe ont été

planté. Cette sélection avait pour but de minimiser l'asymétrie du système racinaire avant la plantation et ainsi de diminuer les risques d'erreurs d'interprétation lors de la récolte des racines. D'ailleurs, le fait d'uniformiser les individus diminue les risques que nos résultats soient influencés par une variable non désirée (tel que la direction initiale du système racinaire). De plus, nous avons sélectionné des arbres de diamètre et de grandeur similaires pour chaque espèce afin, encore une fois, d'uniformiser les individus (voir annexe 2 pour les dimensions des arbres avant la plantation et leur croissance). Cette dernière exigence était facilement remplie pour le bouleau, l'érable et le frêne, mais les semis de peuplier hybride présentaient une grande variation dans leur grandeur, nous avons donc taillé la tête de tous les peupliers à 1 m.

L'expérience a débuté le 17 mai 2005 par l'ensemencement des moitiés de pots contenant des herbacées. Une semaine plus tard, les semis des arbres étaient transplantés au milieu du pot dans l'ouverture entre le côté avec et sans végétation. Tout au long de l'expérience, les plants ont été arrosés à au moins tous les deux jours pour prévenir toute déficience hydrique. Toute végétation qui commençait à s'établir du côté sol nu des pots a été arrachée ainsi que les herbes (espèces non semées) se trouvant du côté avec végétation. À partir du 15 juillet, la végétation herbacée était bien développée et on a débuté les traitements de fertilisation pour la moitié des pots qui ont reçu ce traitement particulier. Ainsi, le côté végétation de la moitié des semis d'arbres de chaque espèce a été fertilisé 5 fois (7,5g par arbre à chaque fertilisation) en azote, phosphore et potassium (NPK : 20-10-10) à environ tous les 10 jours à partir du 15 juillet 2005.

2.2.2 Excavation des arbres et récolte des échantillons

À la fin de la saison de croissance (du 28 septembre au 14 octobre 2005), après un peu plus de 4 mois de croissance, les arbres ont été mesurés et leurs racines délicatement déterrées à la main. Au maximum de notre capacité, toutes les racines fines ont été conservées. Les systèmes racinaires des arbres ont ensuite été divisés en deux parties : les racines du côté avec végétation et les racines du

côté sans végétation. Une fois récoltées, les différentes parties du système racinaire ont été conservées dans un réfrigérateur (maximum 9 jours) avant d'être analysées. Les feuilles et le tronc des arbres ont également été récoltés. De plus, des échantillons de la végétation herbacée ont aussi été prélevés. Les feuilles des herbacées ont été prélevées sur un carré de 10 cm de longueur x 10 cm de largeur et les racines ont été prélevées à partir d'une carotte de sol de 10 cm de longueur x 10 cm de largeur x 30 cm de profondeur.

2.2.3 Analyse

Un sous-échantillon de racine des arbres a été prélevé sur les deux côtés du pot. Ce sous-échantillon était choisi aléatoirement, devait partir d'une racine principale et être intact. Ensuite, le sous-échantillon fut rincé à l'eau pour enlever toute terre ou saleté, puis son architecture (nombre d'embranchements) et sa longueur totale ont été mesurées à l'aide de WinRHIZO (Régent Instruments, Québec). Des tests sur ce programme ont démontré que les erreurs de mesure dues au chevauchement des racines sont négligeables (Bahus et Messier, 1998). Après la prise des mesures, les sous-échantillons ont été séchés à l'étuve à 40°C durant 24 heures pour pouvoir obtenir la longueur spécifique des racines (SRL) (cm/g) qui est la longueur totale de la racine divisée par sa masse sèche.

La totalité des systèmes racinaires a ensuite été divisée en deux catégories, racines fines (< 2 mm) et racines grosses (> 2 mm). Ensuite, le tout fut séché à l'étuve à 40°C durant 24 heures pour pouvoir obtenir la biomasse des racines fines (RF) et des racines grosses (RG). Les feuilles et les racines de la végétation herbacée ont été séchées de la même façon pour déterminer leur biomasse.

La concentration en azote, phosphore et potassium (mg/g) des feuilles des semis d'arbres a été déterminée à l'aide d'une digestion à l'acide sulfurique. Pour ce qui est de la concentration en nutriments (mg/g) des racines d'arbres, la même méthode fut utilisée, mais seules les racines fines ont été utilisées puisque ce sont surtout elles qui participent à l'absorption des nutriments.

2.2.4 Statistiques

Le test statistique utilisé pour comparer les effets de la compétition sur l'architecture (nombre d'embranchements/longueur des racines), la morphologie (longueur spécifique des racines) et la croissance (biomasse de racines fines) est un test de moyenne de mesures répétées univariées à deux facteurs de classification. Ce test permet d'étudier les différences entre les moyennes, comme l'ANOVA, mais tout en prenant en considération l'interdépendance des données. Ensuite, pour observer la différence entre ces moyennes, des tests de *t* ont été utilisés. Lors de la comparaison de la biomasse de RF totale entre les pots, nous avons utilisé le test de moyenne de l'ANOVA et encore une fois les tests de *t* nous ont servi à tester la différence entre ces moyennes.

2.3 Résultats

2.3.1 Croissance des arbres

La dimension des arbres avant la plantation et un fois récoltés à été mesurée et est fournie à titre indicatif dans l'annexe 2.

2.3.2 Nutriments

La concentration en azote dans les racines diminue, pour chaque espèce, en présence de végétation non fertilisée, comparé au sol nu (Figure 2.2). Par contre, cette concentration reste similaire des deux côtés du pot 2 où la végétation est fertilisée. De plus, notre test de mesure répétée univarié à deux facteurs nous indique que c'est le traitement (traitement 1 végétation non fertilisée vs traitement 2 végétation fertilisée) qui influence la concentration en azote et que toutes les espèces réagissent de la même façon face à ces deux traitements (Tableau 2.2). Pour ce qui est de la concentration d'azote foliaire de chaque arbre, elle reste stable pour chaque espèce entre les traitements (tableau 2.1). En ce qui a trait à la concentration de phosphore et de potassium dans les racines, aucune différence significative de concentration n'a pu être trouvée entre les deux côtés du pot (annexe 1).

Tableau 2.1 : concentration moyenne d'azote foliaire pour chaque arbre dans les différents traitements

Espèce	Traitement	Azote foliaire (mg/g)
PEH	1	28,05
PEH	2	27,38
BOP	1	21,77
BOP	2	21,93
FRB	1	16,56
FRB	2	18,36
ERS	1	16,80
ERS	2	18,49

Tableau 2.2 : Probabilité ($\text{prob}>F$) obtenu par un test de mesure répétée univariée pour deux conditions pour les différentes mesures

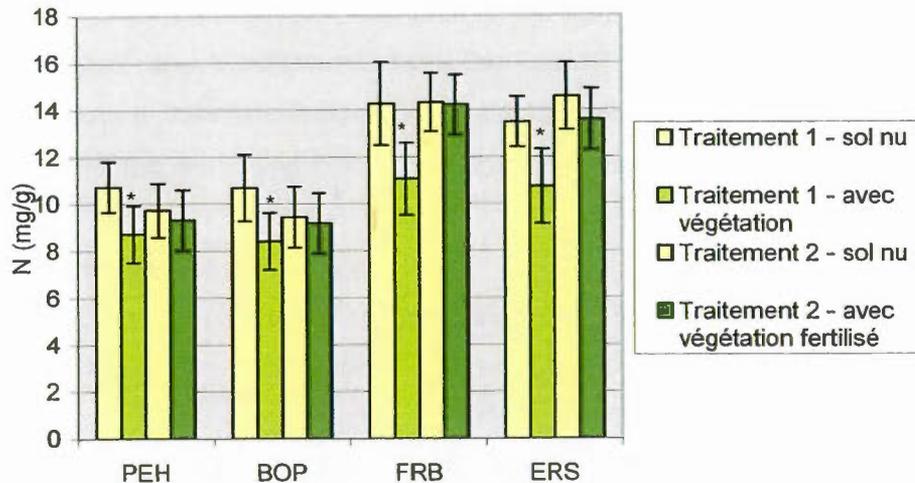
	Azote	Biom. RF	Emb/long	SRL
**Compétition :	0,0001*	0,0001*	0,0001*	0,0001*
Différence entre espèces :	0,6171	0,0026*	0,0001*	0,0232*
Différence entre traitements :	0,0009*	0,0003*	0,6223	0,2374
Différence entre espèces et traitements :	0,6243	0,9769	0,5353	0,5989

* *Significativement différent de zéro*

***Le terme compétition représente la différence entre les deux côtés d'un pot (Sol nu - végétation).*

Normalité respectée, degrés de liberté : 55

Figure 2.2 : Concentration d'azote (mg/g) dans les racines d'arbre en fonction de l'espèce d'arbre pour les différents traitements



Des tests de t (tableau 2.3) ont été fait pour chaque espèce et les * indique les colonnes qui sont significativement différente des autres.

Tableau 2.3 : Probabilité (prob>F) obtenu par des tests de t sur les deux côté d'un même pot pour les différentes espèces et traitements pour les différentes mesures

Espèce	Traitement	Azote	Biom. RF	Emb/long	SRL
PEH	1	0,0014*	0,0003*	0,0003*	0,0268*
PEH	2	0,3575	0,4006	0,0031*	0,0004*
BOP	1	0,0100*	0,0156*	0,3600	0,0018*
BOP	2	0,6147	0,0037*	0,0038*	0,0020*
FRB	1	0,0171*	0,0766	0,8856	0,2270
FRB	2	0,9061	0,8270	0,6370	0,0550
ERS	1	0,0148*	0,1786	0,0518	0,0005*
ERS	2	0,3118	0,4345	0,2121	0,0905

* significativement différent de zéro

Normalité respectée pour chaque test, degré de liberté : 7

(Comme 8 échantillons c'est peu, il est possible que la normalité soit atteinte par chance, un test non paramétrique de wilcoxon a donc été effectué et donne sensiblement les mêmes résultats)

2.3.3 Végétation compétitrice

Les feuilles et les racines de la végétation herbacée prélevées dans la carotte de sol ont respectivement en moyenne un poids sec de $0,105 \text{ g/cm}^2$ et de $0,006 \text{ g/cm}^3$ dans le traitement 1 (sans fertilisation) et de $0,599 \text{ g/cm}^2$ et de $0,020 \text{ g/cm}^3$ dans le traitement 2 (avec fertilisation). La végétation compétitrice est donc beaucoup plus dense dans le traitement 2 que dans le traitement 1.

2.3.4 Récoltes des racines d'arbres

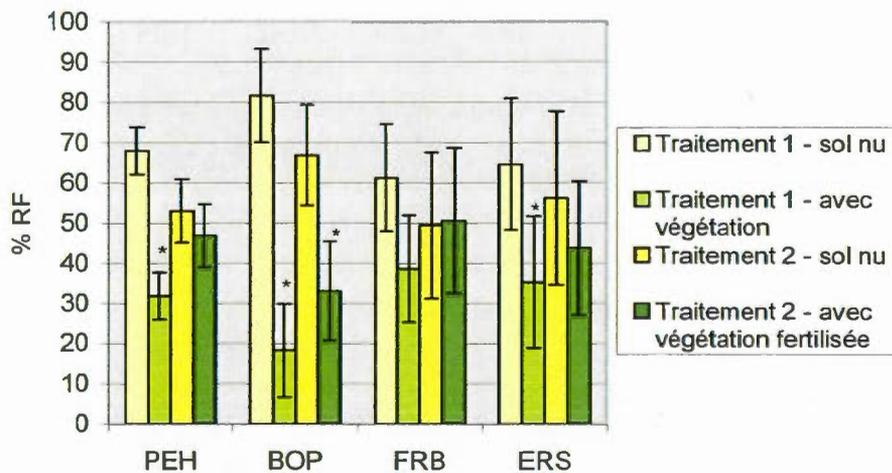
Suite à la récolte des racines d'arbres, seul les racines du peuplier avaient atteints le fond des pots. Toutefois, aucune racine n'avait commencée à tourner en rond dans le pot, ce que l'on peut habituellement observer lorsque les racines manquent d'espace. De plus, aucune racine n'a traversé la cloison. Toutefois, il a été observé quelquefois qu'une racine traverse l'interstice entre la cloison solide pour se retrouver de l'autre côté du pot. Dans ces conditions, la racine était coupée en deux lors de l'analyse pour que chaque partie soit classée dans le bon côté du pot.

2.3.5 Biomasse racinaire

La figure 2.3 montre la distribution du pourcentage de la biomasse des racines fines (RF) des deux côtés de chaque pot pour chaque espèce. Notre test statistique nous montre qu'il y a une différence significative dans la réaction des arbres face aux différents traitements et également qu'il y a au moins une espèce qui réagit différemment au traitement (Tableau 2.2). En effet, en observant le graphique, il est possible de constater que la biomasse de RF diminue significativement pour trois des quatre espèces dans le traitement 1 (sans fertilisation de la végétation herbacée) en présence de la végétation herbacée. Dans le traitement 2 (avec fertilisation de la végétation herbacée), pour toutes les espèces de l'expérience, il n'y a pas ou peu de différences dans la répartition des RF des deux côtés du pot. Pour ce qui est de la différence dans la réponse entre les espèces, on constate que le peuplier et le bouleau réagissent plus fortement dans le traitement 1 et également que le bouleau diminue sa proportion de racine fine

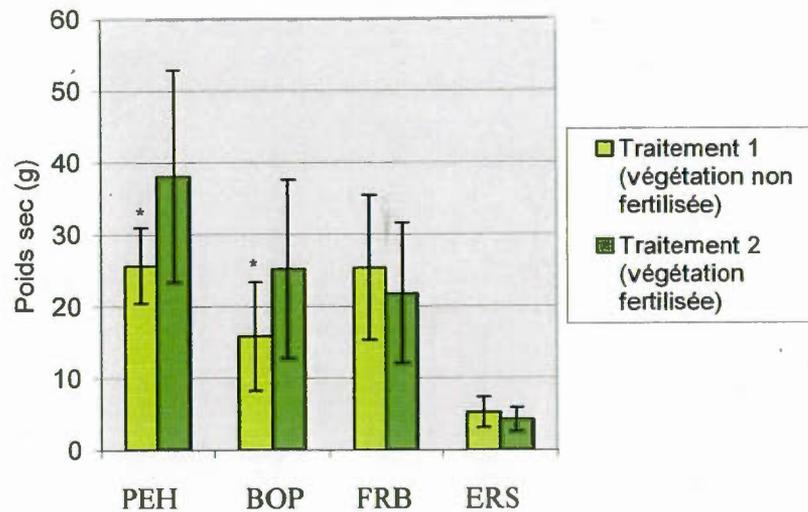
dans le traitement 2, là où la végétation herbacée a été fertilisée. Dans le même ordre d'idée, la figure 4 montre la biomasse des racines fines totale pour chaque traitement. On y constate qu'au total, la production de racines fines du bouleau et du peuplier augmente lorsqu'il y a fertilisation du côté de la végétation herbacée, alors que la production du frêne et de l'érable reste la même pour les 2 traitements. Une Anova à deux critères de classification confirme ces observations ($\text{Prob} > F < 0,0001$).

Figure 2.3: Pourcentage de racines fines (RF d'un côté du pot/ RF total de l'arbre) en fonction de l'espèce d'arbre pour les différents traitements



*Des tests de t (tableau 2.3) ont été fait pour chaque espèce et les * indique les colonnes qui sont significativement différente des autres.*

Figure 2.4 : Biomasse totale des racines fines (RF) en fonctions de l'espèce d'arbres pour les différents traitements

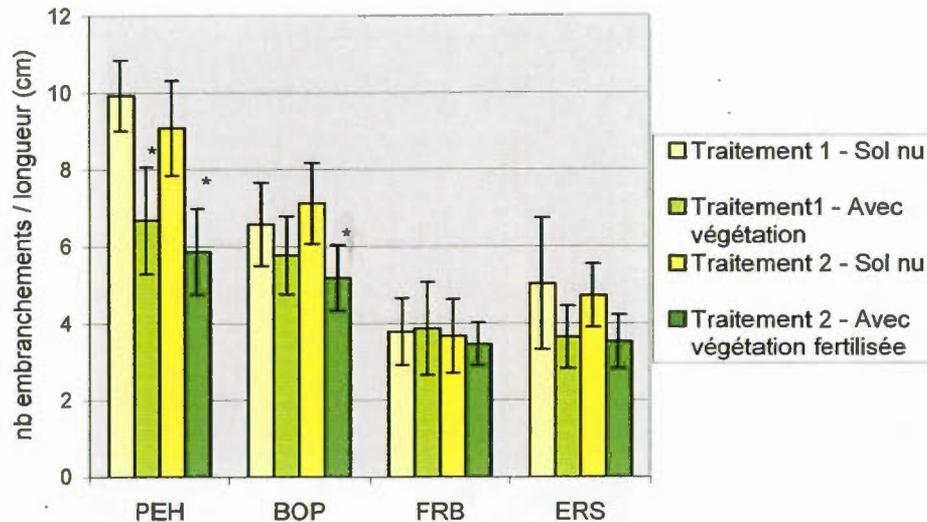


*Des tests de t ont été fait pour chaque espèce et les * indique les colonnes qui sont significativement différente des autres.*

2.3.6 Architecture

En ce qui a trait au ratio « nombre d'embranchements/longueur de la racine », le test de mesure répétée univarié nous indique qu'il y a une différence dans la réaction entre nos espèces, mais que les deux traitements induisent la même réponse (Tableau 2.2). En effet, la figure 2.5 montre le ratio « nombre d'embranchements/longueur de la racine » en fonction des différentes espèces et pour les deux traitements et il met en évidence le fait que seules nos deux espèces de lumière (bouleau et peuplier) réagissent significativement à la présence de la végétation herbacée en diminuant ce ratio. De plus, même si ce n'est pas significatif pour le bouleau dans le traitement 1, on voit que le peuplier et le bouleau réagissent de la même manière dans les deux types de pots.

Figure 2.5 : Nombre d'embranchement/ longueur de la racine en fonction de l'espèce d'arbre pour les différents traitements.

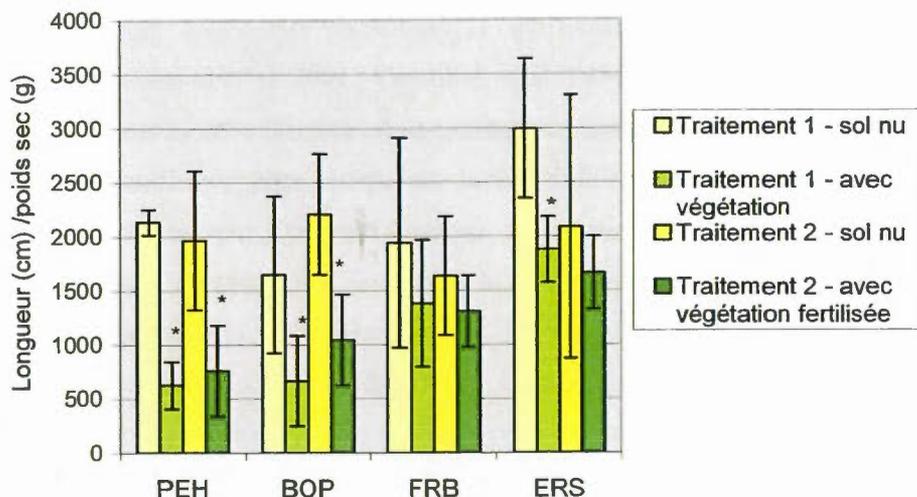


*Des tests de t (tableau 2.3) ont été faits pour chaque espèce et les * indiquent les colonnes qui sont significativement différentes des autres.*

2.3.7 Morphologie

La variation de la longueur spécifique des racines (SRL) pour chaque espèce dans les deux traitements est illustrée dans la figure 2.6. Encore une fois, il y a une différence dans la réaction entre nos espèces, mais les deux traitements induisent la même réponse (Tableau 2). En effet, il semble que le peuplier et le bouleau diminuent leur SRL en présence de la végétation herbacée, fertilisée ou non. Par contre, l'érable est uniquement sensible dans le traitement 1, lorsque la végétation herbacée n'est pas fertilisée. L'érable réagit peut-être également dans le traitement 2, où la végétation est fertilisée, mais la grande variabilité des résultats du côté sol nu et le peu d'individus mesurés ne permettent pas de détecter une différence significative.

Figure 2.6 : Longueur spécifique des racines en fonction de l'espèce d'arbres pour les différents traitements



Des tests de *t* (tableau 3) ont été faits pour chaque espèce et les * indiquent les colonnes qui sont significativement différentes des autres.

2.4 Discussion

2.4.1. Évaluation de la qualité du dispositif expérimental

Il est connu que la présence de végétation herbacée peut diminuer la quantité de nutriments disponibles pour les arbres. En effet, la densité racinaire élevée de la végétation herbacée dans l'horizon superficiel du sol (Harmer 1996 ; Casper et Jackson 1997; Coll et al. 2004) la rend plus compétitrice dans l'absorption des nutriments face aux jeunes arbres (Frochot et al. 1986). Ainsi, dans le traitement 1, où la végétation n'est pas fertilisée, on observe une compétition pour l'azote entre les racines de tous les arbres et celles de la végétation herbacée telle qu'indiquée par la diminution de la concentration en azote des racines du côté de la végétation non-fertilisée. Il semble donc que nous observions une compétition racinaire pour les nutriments et pour l'espace dans le traitement 1

Toutefois, dans le traitement 2, où la végétation est fertilisée, on n'observe aucune différence dans la concentration en nutriments dans les racines des arbres. Contrairement à d'autres études où la fertilisation exacerbait la compétition herbacée (Guérard et al. 2001 ; Campbell et al. 1994), il semblerait que la quantité de nutriments ajoutée du côté où se trouvait la végétation compétitrice était, dans notre cas, suffisante pour compenser la demande en nutriments de la végétation compétitrice, laissant ainsi une quantité suffisante pour les arbres. De plus, la concentration d'azote dans les feuilles des arbres semble n'indiquer aucune carence (tableau 1). D'ailleurs, selon l'étude de Dawson et al. (2001) la compétition de la végétation herbacée se ferait surtout pour l'eau et non pas pour les éléments nutritifs. Le fait que nous ayons irrigué nos arbres afin de maintenir le sol humide en tout temps a donc minimisé ce type de compétition. Il semble donc que notre dispositif expérimental nous a permis d'isoler l'effet de la compétition racinaire pour l'espace entre la végétation herbacée et les arbres pour le traitement 2.

La végétation herbacée a grandement profité du traitement de fertilisation en triplant sa biomasse totale. Ainsi, le traitement 2 offrait une compétition racinaire pour l'espace beaucoup plus forte que dans le traitement 1.

2.4.2 Racines des arbres

2.4.2.1 Production racinaire

Les racines fines jouent un rôle important dans l'absorption de l'eau et des nutriments et elles constituent le site d'établissement des mycorhizes qui jouent aussi un rôle important dans l'acquisition des ressources du sol. Les plantes doivent donc établir leurs racines fines là où ils pourront obtenir le plus grand retour en terme d'absorption des ressources pour leur investissement. Chez 3 des espèces étudiées, la production de racines fines était diminuée par la présence d'une compétition racinaire pour les nutriments et l'espace dans le traitement 1. Le fait que le frêne ne réagisse pas significativement durant l'expérience est peut-être dû à sa différence d'origine. En effet, les frênes ont été reçus en pot alors que

les autres arbres étaient en racines nues ; les pertes de racines fines étaient plus élevées chez les trois espèces d'arbres en racines nues que chez le frêne. Toutefois, sans être statistiquement significatif, il semble tout de même y avoir une certaine diminution de RF en présence de végétation chez le frêne. D'ailleurs, l'étude de Watson (1988) a démontré que la présence de végétation compétitrice autour des arbres inhibait le développement des RF chez l'érable et le frêne. Cette diminution de la production des racines fines s'expliquerait par le fait que les plantes ont tendance à produire des racines là où la disponibilité des ressources est la plus importante. Ceci a été bien démontré dans plusieurs études où les racines fines avaient tendance à se retrouver en plus grands nombres dans les microsites les plus riches. (Drew et Saker 1975 ; Jackson et al 1990 ; Farley et Fitter 1999). Cette prolifération de racine dans les microsites les plus riches conférerait aux racines d'arbres une capacité d'absorption plus grande. De plus, une étude de modélisation de Doussant et al (2003), a démontré qu'une plante subissant d'un côté de son système racinaire une carence en nutriment et de l'autre côté ayant accès à suffisamment de nutriment va, non seulement augmenter sa croissance là où il y a assez de nutriments, mais également diminuer sa croissance racinaire du côté carencé.

Pour ce qui est du traitement 2 où l'effet de la compétition pour l'espace semble avoir été isolée, le bouleau et dans une moindre mesure l'érable et le peuplier ont alloué moins de racines fines du côté avec les herbacés. Il est important de noter ici que la quantité de racines fines de la végétation herbacée dans le traitement 2 était 3 fois plus élevée que dans le traitement 1, bien que la disponibilité en nutriments était augmentée par la fertilisation. Il semble donc que la distribution des racines fines soit beaucoup plus fortement influencée par la disponibilité des nutriments (traitement 1) que par la compétition pour l'espace (traitement 2) pour l'érable, le frêne et le peuplier, mais que l'effet compétition pour l'espace persiste pour le bouleau.

2.4.2.2 Architecture et morphologie

La distribution des racines d'une plante dans le sol est une mesure importante, car elle a une influence importante sur l'acquisition des ressources (Doussan 2003, Casper et al. 2003). Dans notre cas, l'architecture de nos arbres, ou plus précisément le nombre d'embranchements/ longueur, ne change pas beaucoup d'un traitement à l'autre pour chaque espèce d'arbre. Ainsi, nos deux arbres de lumière réagissent significativement à la compétition racinaire pour l'espace alors que ceux plus tolérants à l'ombre n'y sont pas significativement sensibles (Figure 2.5). Noter que le peuplier est plus sensible à cette compétition pour l'espace que le bouleau et qu'il réagit également par une diminution du nombre d'embranchement sur la longueur des racines dans le pot sans fertilisation, où la compétition pour l'espace est plus faible. Ainsi, l'architecture du peuplier est peut-être également influencé en partie par la compétition racinaire pour les nutriments comme en indique sa réaction dans le traitement 1. Le fait que la proportion d'herbacée soit beaucoup plus faible dans le traitement 1 que dans le traitement 2 pourrait expliquer qu'on ne détecte pas de diminution significative du ratio embranchements/ longueur des racines dans le traitement 1 pour le bouleau. En effet, la compétition pour l'espace ne serait, ici, pas assez forte pour influencer l'architecture racinaire du bouleau.

Selon Bertson (1994), les événements de branchaison (branching) résultent en une augmentation dans l'efficacité d'exploration du système racinaire. D'un autre côté, une augmentation des événements de branchaison dans un milieu pauvre peut conduire au chevauchement des zones de déplétion et conduire à une diminution de l'efficacité d'exploitation (Fitter et al. 1991). Ainsi, on peut penser que cette plasticité racinaire permet à l'arbre de développer son système racinaire là où le risque de chevauchement des zones de déplétion est faible, c'est-à-dire là où il n'y a pas de présence de racines de d'autres plantes, et donc de maximiser l'utilisation des ressources. Nos résultats complète une étude menée par Ford et Lorenzo (2001) qui a démontré que la disponibilité des nutriments pouvait induire des variations morphologiques telles que la production d'embranchements (root

branching) ou la croissance racinaire. Il semble en effet que l'espace soit également un facteur important puisque dans le deuxième traitement (pot 2) les racines ont accès à la même quantité de nutriments des deux côtés du pot.

La mesure de la longueur spécifique des racines (SRL) est une information morphologique importante concernant l'exploitation du sol (Bauhus et Messier 1999). Nos résultats démontrent une diminution de la SRL en présence de végétation, fertilisée ou non, chez le peuplier et le bouleau et en présence de végétation non fertilisée chez l'érable. Le fait qu'il n'y ait pas de différence entre les traitements fertilisés et pas fertilisés chez nos arbres de lumière, indique que cette diminution est causée par la compétition racinaire pour l'espace. Toutefois, la compétition racinaire pour les nutriments peut également avoir une influence sur la diminution de la SRL dans le traitement 1. En effet, il est connu (Fitter 1985 et Farler et Fitter 1999) qu'une augmentation de la SRL des racines peut être causée par une augmentation localisée des nutriments. Toutefois, il semble que l'espace soit également un facteur influençant la SRL chez certaines espèces d'arbres. Selon Eissenstat (1992), une valeur élevée de la SRL entraîne une plus grande capacité physiologique pour la capture de l'eau et des nutriments, par contre elle exige un coût plus élevé puisque la longévité des racines diminue. Ainsi, l'arbre a avantage à produire des racines avec une valeur élevée de SRL dans un milieu où la compétition herbacée ne diminue ou ne diminuera pas le niveau de nutriments.

2.4.2.3 Asymétrie

L'asymétrie que l'on observe dans le développement racinaire des arbres (croissance, architecture et morphologie) entre le côté avec et sans compétition herbacée est un phénomène intéressant à plusieurs points de vues. En effet, dans des conditions sans compétition herbacée et où le sol est homogène, un arbre devrait normalement développer son système racinaire de façon assez symétrique autour de son tronc (Brisson et Reynolds 1994). Inversement, dans le cadre de notre expérience, les arbres soumis à deux conditions différentes, ont développé

une asymétrie dans leur croissance, leur architecture et/ou leur morphologie. Cette plasticité peut-être importante pour le succès compétitif d'une plante, surtout dans les environnements hétérogènes (Reader et al. 1992), puisque ces avantages peuvent être vus en terme d'augmentation de l'assimilation des ressources (Casper et Jackson 1997). Dans notre cas particulièrement, cette capacité de certains arbres à éviter la présence de racines d'espèces compétitrices constitue un avantage seulement si ces mêmes arbres peuvent allouer leurs ressources ailleurs dans le sol pour maximiser le prélèvement des ressources dans le sol. Il est alors question de croissance compensatoire, c'est-à-dire que l'arbre peut partiellement compenser la pression de compétition de la végétation herbacée en investissant proportionnellement plus là où l'espace et les nutriments sont disponibles (Brisson 2001, Brisson et Reynolds 1994, 1997).

2.4.3 Communication entre les racines

Le phénomène d'asymétrie observé dans le traitement 2, où la compétition racinaire pour les ressources est minimale, suggère une forme de communication entre les racines. En effet, même si les nutriments sont présents en quantité égale dans les deux côtés du pot, les racines se développent de façon optimale du côté où les racines de la végétation herbacée sont absentes. Il faut donc que les racines d'arbres soient capables de détecter la présence de racines avant que celles-ci n'aient une influence sur la quantité de ressources présentes dans le sol. Le contact direct ou la libération de plusieurs substances par les racines peuvent peut-être jouer un rôle dans la communication entre les racines. Pour l'instant, on attribue surtout aux exsudats le rôle de réguler les communautés de micro-organismes du sol, résister aux herbivores, encourager les symbioses bénéfiques, changer les propriétés chimiques et physiques du sol et inhiber la croissance de d'autres espèces de plantes (Nardi et al. 2000). Toutefois, si les racines de certaines espèces de plantes sont capables de détecter la présence de certains de ces composés chimiques, il pourrait alors y avoir une forme de communication entre les plantes. Cette communication pourrait ainsi induire une réponse, spécifique à chaque espèce de plante présente. Il serait alors possible d'observer une

compétition racinaire pour l'espace. L'existence de la communication racinaire, entraînant une compétition racinaire pour l'espace, peut ainsi modifier notre perception du concept des communautés végétales et de la succession.

2.4.4 Évolution des arbres de lumière vs arbres plus tolérants à l'ombre

Les arbres de fin de succession, comme l'érable, doivent germer et s'établir en sous-bois, là où la densité de racines de la végétation herbacée est moins dense qu'en prairie, mais où les racines d'arbres sont nombreuses et très bien établies. Inversement, les arbres de début de succession, comme le peuplier et le bouleau, voient leurs graines germer dans des milieux où le sol est dégagé, comme par exemple sur un tronc d'arbre mais, où le sol est vite envahi par la végétation herbacée. La compétition racinaire dans ces milieux peut donc devenir rapidement intense. Les arbres de lumière se seraient donc adaptés à cette compétition et auraient développé un mécanisme d'évitement pour diminuer les impacts négatifs de cette compétition. En effet, ces arbres 1) développeraient préférentiellement leur RF, 2) exploreraient d'avantage le sol (nombre d'embranchements / longueur) et 3) investiraient plus de carbone et d'énergie pour augmenter la SRL des racines dans les milieux exempts de compétiteur. Ce mécanisme d'évitement de la compétition racinaire, ou de limitation du développement racinaire lorsque la contrainte est forte, pourrait être une façon de répondre à leur besoin important en eau et en éléments nutritifs (Barbour 1988).

Les racines des arbres de lumière, ou de début de succession, pourraient donc rechercher de façon préférentielle les endroits dépourvus de compétiteurs. Cette adaptation serait bénéfique seulement là où il n'y a pas beaucoup de compétiteurs et négative là où le sol est complètement dominé par d'autres racines puisqu'il n'y aurait pas de phénomène de compensation possible. Ces résultats expliqueraient donc aussi le fait que les espèces pionnières se doivent d'envahir rapidement les nouveaux sites libérés, puisque leur avantage compétitif diminuerait rapidement avec la présence d'autres espèces, même des espèces de petites tailles qui ne compétitionnent pas pour la lumière. En forêt, lors de la

formation des trouées, plusieurs études montrent qu'il n'y a souvent pas de diminution importante de la quantité de racines (Campbell et al. 1998), mais seulement une augmentation de la lumière. Dans ces cas là, les espèces pionnières comme le bouleau et le peuplier seraient désavantagées, comparées aux espèces de fin de succession, même si la quantité de lumière est élevée. En effet, les arbres tolérants à l'ombre ne semblent pas éviter les racines des autres plantes compétitrices, ils sont peu sensibles à la compétition racinaire pour l'espace et orientent plutôt le développement de leur système racinaire par rapport à la disponibilité des nutriments.

Ces résultats sont très intéressants du point de vue de la compréhension de l'établissement, de la succession et du maintien des communautés végétales, mais il ne faut pas omettre le phénomène d'asymétrie présent dans l'expérimentation. Nous supposons ici que les arbres de lumière développeraient un système racinaire avec peu de RF, un faible ratio du nombre d'embranchements/ longueur et une faible valeur de SRL, s'il y avait une compétition racinaire pour l'espace partout autour de l'arbre. Par contre, peut-être que le phénomène d'évitement, provoqué par l'asymétrie du traitement, a permis un plus faible développement du système racinaire du côté avec compétition puisqu'il pouvait y avoir compensation de l'autre côté du pot. D'autres expériences à ce sujet s'imposent afin d'éclaircir le phénomène de la compétition racinaire pour l'espace.

2.5 Conclusion

Nos résultats confirment donc en partie nos trois hypothèses de départ, à savoir que 1) les semis des quatre espèces d'arbres sont sensible à la compétition racinaire pour les nutriments, 2) les semis des deux espèces de lumière (peuplier hybride et bouleau blanc) sont sensible à la compétition racinaire pour l'espace alors que les arbres plus tolérants à l'ombre (érable à sucre et frêne américain) ne le sont pas et 3) les semis des arbres de lumière (peuplier hybride et bouleau blanc) sont plus sensible à la compétition racinaire pour l'espace comparé aux arbres plus tolérant à l'ombre (érable à sucre et frêne américain) puisqu'on ne

détecte aucune réaction chez ces seconds. Il est cependant clair que l'effet de la compétition racinaire pour l'espace est moins important chez le peuplier que chez le bouleau puisque ce dernier modifie la distribution, la morphologie et l'architecture de ses racines, les trois facteurs que nous avons mesurés, en présence de la compétition racinaire pour l'espace.

Nos résultats tendent donc vers le fait que les racines des plantes peuvent communiquer entre elles (Bais 2004) et que la libération de certaines substances par les racines des plantes peut jouer un rôle dans la compétition racinaire pour l'espace. Ainsi, si seulement une petite fraction des centaines de composés chimiques produits par les racines peut avoir un effet sur les plantes voisines, alors la sélection naturelle, la coévolution des communautés de plantes et les interactions entre les espèces pourraient procéder d'une manière différente de celle prédite par les modèles basés sur la compétition des ressources.

Dans cet ordre d'idée, l'effet important de la compétition pour l'espace chez le bouleau blanc, et dans une moindre mesure chez le peuplier, pourrait s'expliquer au niveau évolutif par des besoins plus importants en ressources des espèces pionnières et la plus grande hétérogénéité des ressources dans le sol suite à une perturbation qui élimine les espèces de fin de succession. Dans ces conditions de début de succession secondaire, les espèces pionnières auraient donc avantage à s'établir rapidement et investir leurs ressources racinaires là où la compétition est absente de façon à avoir accès à la totalité des ressources. Les espèces de début de succession auraient donc comme stratégie d'éviter la compétition racinaire en développant des racines là où il y a absence de compétition, un peu comme ils le font pour la compétition pour la lumière en poussant rapidement en hauteur de façon à éviter d'être ombragé par les voisins. Ainsi, comme le propose Gersani et al. (2001), les racines proliféreraient d'abord dans un sol exempt de racines, puis dans un sol occupé par les racines d'un compétiteur et finalement, dans un sol déjà occupé par ses propres racines. De cette façon, la plante maximiserait la capture des ressources du sol.

Ces résultats sont importants au niveau théorique puisqu'ils démontrent qu'il existe une certaine compétition racinaire pour l'espace entre les plantes et que certaines plantes « choisissent » d'éviter cette compétition ou y réagissent en modifiant la distribution, la morphologie et l'architecture de leurs racines. Ces résultats ajoutent donc également de nouveau paramètre à la discussion sur les mécanismes de compétition entre les plantes telle que discutée par Grime et Tilman (Grime 1979, Tilman 1988). Ils indiquent que la force de la compétition entre les espèces ne dépend pas seulement de la richesse du sol, mais aussi de la communication entre les racines et du type d'espèces en présence. En outre, la présence de la compétition racinaire pour l'espace ajoute une troisième dimension au gradient de productivité présenté par Tilman.

CONCLUSION GÉNÉRALE ET PERSPECTIVE

La distribution (proportion de biomasse), la morphologie (SRL) et l'architecture (embranchements) des racines du bouleau blanc et la morphologie et l'architecture du peuplier hybride sont influencées par la présence physique d'autres racines, même lorsqu'il n'y a aucune indication de compétition pour l'eau et les éléments nutritifs. Par contre, la croissance, la morphologie et l'architecture des racines fines de l'érable et du frêne n'est pas ou très peu influencées par la présence physique de racines d'espèces compétitrices. Pour toutes les espèces, cependant, la présence de racines d'espèces compétitrices a un effet sur soit la distribution, la morphologie et/ou l'architecture lorsque cela se traduisait en même temps par une diminution de la disponibilité en nutriments.

Il semble donc que la carence en nutriments affecte les systèmes racinaires de tous nos arbres alors que la compétition racinaire pour l'espace n'affecte que les systèmes racinaires des arbres de lumière, c'est-à-dire le peuplier hybride et le bouleau blanc. Cette sensibilité particulière des arbres de lumière, comparé aux arbres plus tolérants à l'ombre, s'expliquerait au niveau évolutif par des besoins plus important en ressources des espèces pionnières et la plus grande hétérogénéité des ressources dans le sol suite à une perturbation qui élimine les espèces de fin de succession.

Bien que nos résultats démontrent clairement qu'il existe une compétition racinaire pour l'espace pour certaines espèces, nous ne savons pas exactement comment s'opère la détection des racines des espèces compétitrices. Toutefois, il est évident qu'une communication entre les racines est nécessaire. Il semble d'ailleurs que les plantes peuvent transmettre, recevoir et répondre à un signal complexe (qui peut avoir une spécificité taxonomique). Le contact physique ou la

libération de substances produites par les racines des plantes peuvent sûrement jouer un rôle dans cette communication. Seulement une petite fraction des centaines de composés chimiques produits par les racines peut être d'ailleurs suffisante pour jouer un rôle dans cette communication et avoir un effet sur les plantes voisines. Ainsi, la communication entre les racines pourrait entraîner une réduction de la compétition pour les ressources limitantes entre voisins par le partage de l'espace, ce qui peut être très important à considérer dans l'écologie d'une plante. D'ailleurs, la possibilité de communication entre les racines par d'autres moyens qu'à travers les niveaux de ressources peut changer notre conception de la sélection naturelle, de la coévolution des communautés végétales et des interactions entre les espèces.

Au niveau théorique, les résultats obtenus ajoutent une troisième dimension au débat de Grime et Tilman (Grime 1979, Tilman 1987, Tilman 1988, Thompson et Grime 1988) sur la compétition. En outre, à plus grande échelle, l'existence de la compétition racinaire pour l'espace peut également intervenir dans la discussion sur la distribution et l'abondance des espèces dans une communauté écologique : niches vs neutralité (Hubbell 2001, Bell 2000). En effet, l'existence de la compétition racinaire pour l'espace ajoute une variable de plus dans la formation des communautés écologiques puisque l'occupation de l'espace (ici l'espace souterrain) pourrait empêcher ou diminuer la qualité de l'établissement d'une autre espèce. Ainsi, l'ordre d'arrivée sur les lieux, comme mentionné dans la théorie neutre (Hubbell 2001, Bell 2000), pourrait être un facteur à considérer.

Au niveau pratique, ces résultats peuvent également avoir des implications pour tout ce qui touche la gestion de la végétation compétitrice dans les plantations d'espèces pionnières à croissance rapide. Ils expliquent pourquoi des espèces à croissance rapide comme le peuplier exigent un contrôle serré de la compétition végétative au début de leur établissement pour leur permettre d'établir leur système racinaire avant que la végétation compétitrice s'installe. De

plus, même si la disponibilité en eau et éléments nutritifs n'est pas affectée par la végétation compétitrice, cela peut affecter la distribution, la morphologie et/ou l'architecture des racines fines, avec des conséquences physiologiques sur la capacité à absorber les ressources du sol.

En somme, l'existence de la compétition racinaire pour l'espace doit nous pousser à réviser nos concepts théoriques afin de mieux comprendre la nature et éventuellement mieux gérer nos systèmes de plantation.

Annexe A

Concentration de P et K dans les feuilles et les racines d'arbres

Tableau A.1 : Concentration moyenne de phosphore et de potassium foliaire (mg/g) pour chaque arbre dans les différents traitements

Espèce	Traitement	Phosphore foliaire (mg/g)	Potassium foliaire (mg/g)
PEH	1	11,4	2,7
PEH	2	11,0	2,2
BOP	1	11,3	2,0
BOP	2	13,8	1,4
FRB	1	6,9	1,3
FRB	2	7,8	1,3
ERS	1	4,5	1,8
ERS	2	4,1	1,7

Figure A.1 : Concentration de P (mg/g) dans les racines d'arbres en fonction de l'espèce d'arbre pour les différents traitements

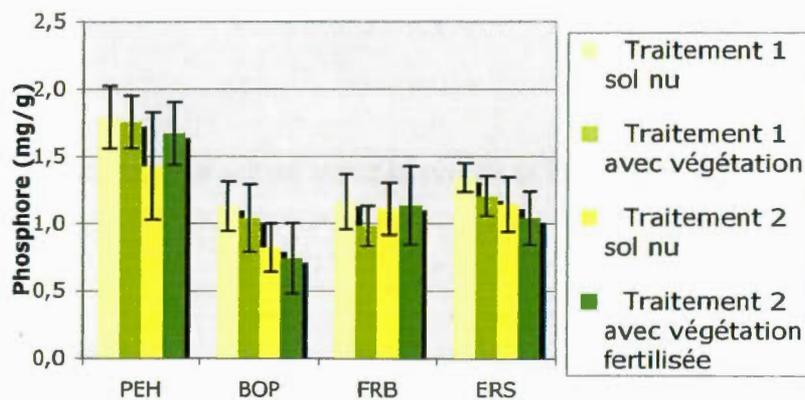
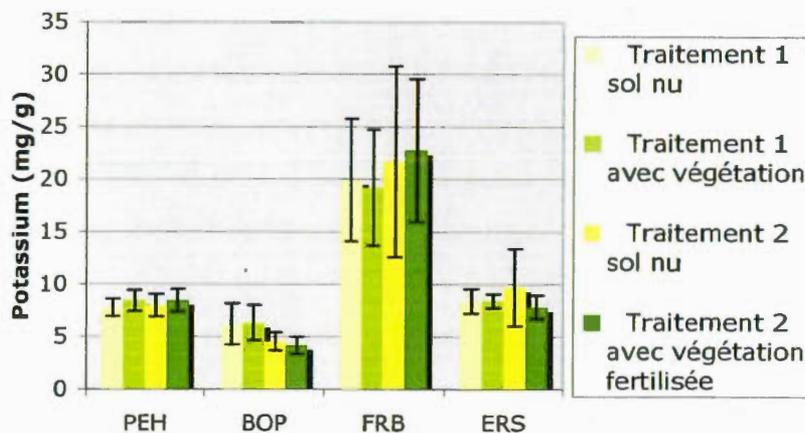


Figure A.2 : Concentration de K (mg/g) dans les racines d'arbres en fonction de l'espèce d'arbre pour les différents traitements



Annexe B

Dimension des arbres avant la récolte et leur croissance durant l'été 2005.

Tableau B.1 : Dimension moyenne des arbres (hauteur et diamètre au collet) lors de la plantation

Espèce	Traitement	Hauteur (cm)	Diamètre collet (mm)
PEH	1	100,00	17,94
PEH	2	100,00	16,50
BOP	1	50,29	5,63
BOP	2	50,35	4,94
FRB	1	85,53	11,13
FRB	2	76,44	9,94
ERS	1	53,06	6,38
ERS	2	54,11	5,81

Figure B.1 : Croissance en hauteur (cm) des arbres dont la végétation était fertilisée ou non fertilisée

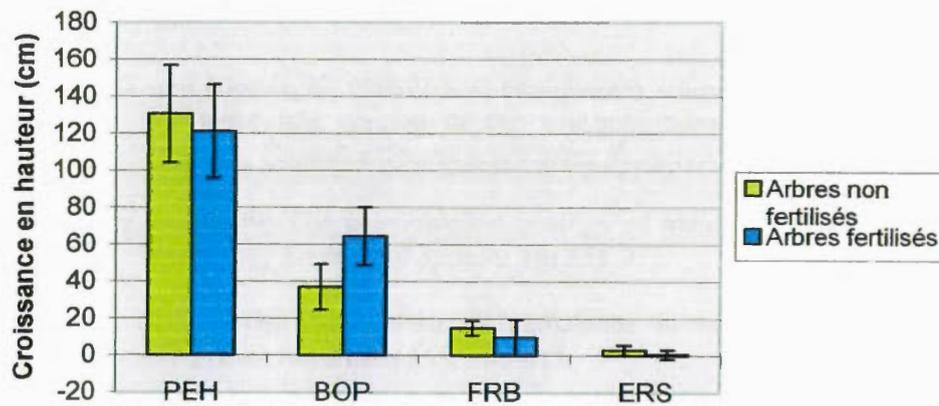
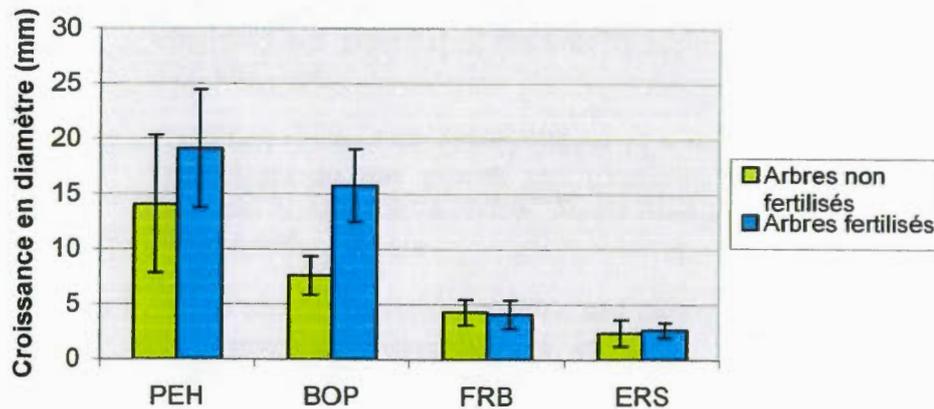


Figure B.2 : Croissance en diamètre au collet (mm) des arbres dont la végétation était fertilisée ou non fertilisée



RÉFÉRENCES CITÉES

- Bais H. P., Park S.-W., Weir, T. L., Callaway R. M. et Vivanco J. M. (2004) How plants communicate using the underground information superhighway, *Trends in Plants Science* 9 (1): 26-32.
- Baldwin J. P. (1976) Competition for plant nutrients in soil; a theoretical approach, *The Journal of Agricultural Science* 87: 341-356.
- Barbour M. G., Burk J. H. and Pitts W. D. (1998) *Terrestrial plant ecology*, 3^e edition, Benjamin Cummings publ., Chap. 11 Succession, p. 268-302.
- Bauhus J. and Messier C. (1999) Soil exploitation strategies of fine roots in different tree species of the southern boreal forest of eastern Canada, *Canadian Journal of Forest Research* 29 (2): 260-273.
- Bazzaz F. A. (1979) The physiological ecology of plant succession, *Annual Review of Ecological Systems* 10: 351-371.
- Bell G. (2000) The distribution of abundance in neutral communities, *American Naturalist* 155: 606-617.
- Bergeron M., Harper J. L., et Townsend C. R., (1986) *Ecology: Individuals, Populations and Communities*, Sinauer Associates, Sunderland, Massachusetts, USA" p. 117.
- Berntson G.M. (1994) Modelling root architecture: are there tradeoffs between efficiency and potential of resource acquisition? *New Phytologist* 127: 483 - 493.
- Boomsma D.B. and Hunter I. R. (1990) Effects of water, nutrients and their interactions on tree growth and plantation forest management practices in Australia: a review, *Forest Ecology and Management* 30: 455-476.
- Brisson J. (2001) Neighborhood competition and crown asymmetry in *Acer Saccharum*, *Canadian journal of forest research - Revue canadienne de recherche foresterie* 31: 2151-2159.

- Brisson J. and Reynolds J. F. (1994) The effect of neighbors on root distribution in a creosotebush (*Larrea tridentate*) population, *Ecology* 75 (6): 1693-1702.
- Brisson J. and Reynolds J. F. (1997) Effects of compensatory growth on population processes: a simulation study. *Ecology* 78: 2378-2384.
- Burch W. H., Jones R. H., Mou P. and Mitchell R. J. (1997) Root system development of single and mixed plant functional type communities following harvest in a pine-hardwood forest, *Canadian Journal of Forest Research* 27: 1753-1764.
- Campbell C.D., Atkinson D., Jarvis P.G. and Newbould P. (1994) Effects of nitrogen-fertilizer on tree pasture competition during the establishment phase of a sylvopastoral system, *Annals of Applied Biology* 124 (1): 83-96.
- Campbell J., Finér L. et Messier C. 1998. Fine-root production in small experimental gaps in successional mixed boreal forests. *J. Veg. Science*. 9: 537-542.
- Casper B. B. and Jackson R. B. (1997) Plant competition underground, *Annual Review of Ecology and Systematics* 28: 545-570.
- Casper B. B., Schenk H. J. et Jackson R. B. (2003) Defining a plant's belowground zone of influence, *Ecology* 84, 2313-2321.
- Cheng X. and Bledsoe C. S. (2004) Competition for inorganic and organic N by blue oak (*Quercus douglasii*) seedlings, an annual grass, and soil microorganisms in a pot study, *Soil Biology & Biochemistry* 36 (1): 135-144.
- Coll L., Balandier P. and Picon-Cochard C. (2004) Morphological and physiological responses of beech (*Fagus sylvatica*) seedlings to grass-induced belowground competition, *Tree Physiology* 24 (1): 45-54.
- Coll L., Balandier P., Picon-Cochard C., Prevosto B. and Curt T. (2003) Competition for water between beech seedlings and surrounding vegetation in different light and vegetation composition conditions, *Annals of Forest Science* 60 (7): 593-600.
- Collet C., Guehl J.-M., Frochet H. and Ferhi A. (1996) Effect of two forest grasses differing in their growth dynamics on the water relations and the growth of *Quercus petraea* seedlings, *Canadian Journal of Botany* 74 (10): 1562-1571.

- Collet C., Löf M. and Pagès L. (2006) Root system development of oak seedlings analysed using an architectural model. Effects of competition with grass, *Plant and soil* 279: 367-383.
- Crabtree R. C. and Bernston G. M. (1994) Root architecture response of *Betula lenta* to spatially heterogeneous ammonium and nitrate, *Plant and Soil* 158: 129-134.
- Curt T., Coll L., Prévosto B., Balandier P. et Kunstler G. (2005) Plasticity in growth, biomass allocation and root morphology in beech seedlings as induced by irradiance and herbaceous competition, *Annals of forest science* 62: 51-60.
- Curt T. et Prévosto B. (2003) Root biomass and rooting patterns of naturally regenerated beech according to a gradient of age and competition with Silver birch and Scot pine, *Plant and Soil* 255: 265-279.
- Davis M. A., Wrage K. J., Reich P. B., Tjoelker M. G., Schaeffer T. and Muermann C. (1999) Survival, growth, and photosynthesis of tree seedlings competing with herbaceous vegetation along a water-light-nitrogen gradient, *Plant Ecology* 145 (2): 341-350.
- Dawson L. A., Duff E. I., Campbell C.D. and Hirst D.J. (2001) Depth distribution of cherry (*Prunus avium* L.) tree roots as influenced by grass root competition, *Plant and Soil* 231 (1): 11-19.
- Drew M. C. and Saker L. R. (1975) Nutrient supply and the growth of the seminal root system in barley. II. Localized, compensatory increases in lateral root growth and rates of nitrate uptake when nitrate supply is restricted to only part of the root system, *Journal of Experimental Botany* 26: 79-90.
- Doussan C., Pagès L. et Pierret A. (2003) Soil exploitation and resource acquisition by plant roots : an architectural and modelling point of view, *Agronomie* 23: 419-431.
- Ehleringer J. R., Phillips S. L., Schuster W. S. F. and Sansquist D.R. (1991) Differential utilization of summer rains by desert plants, *Oecologia* 88: 430-434.
- Eissenstat D. M. (1992) Costs and benefits of constructing roots of small diameter, *Journal of Plant Nutrition* 15 (6-7): 763-782.

- Farley R. A. et Fitter A. H. (1999) The responses of seven co-occurring woodland herbaceous perennials to localized nutrient-rich patches, *Journal of Ecology* 87: 849-859.
- Fitter A.H. (1985) Functional significance of root morphology and root system architecture. In: Fitter AH, Atkinson D, Read DJ, Usher MB, eds. *Ecological interactions in soil*. Oxford, UK: Blackwell Scientific Publications, 87-106.
- Fitter A. H. (1987) An architectural approach to the comparative ecology of plant root systems, *New Phytologist* 106: 61-77.
- Fitter A. H., Strickland T. R., Harvey M. L. and Wilson G. W. (1991) Architectural analysis of plant root systems. I. Architectural correlates of exploitation efficiency, *New Phytologist* 118: 375-382.
- Flores H. E., Vivanco J. M. et Loyola-Vargas V. M. (1999) "Radicle" biochemistry: the biology of root-specific metabolism, *Trends in Plant Science* 4 (6): 220-226.
- Franco A. C. and Nobel P. S. (1990) Influences of root distribution and growth on predicted water uptake and interspecific competition, *Oecologia* 82: 151-157.
- Ford B. et Lorenzo H. (2001) The nutritional control of root development, *Plant and soil* 232: 51-68.
- Gersani M., Brown J. S., O'Brien E. E., Maina G. M. et Abramsky Z. (2001) Tragedy of the commons as a result of root competition, *Journal of Ecology* 89: 660-669.
- Gleeson S. K. and Tilman D. (1994) Plant allocation, growth rate and successional status, *Functional Ecology* 8: 543-550.
- Grime (1973) Competitive exclusion in herbaceous vegetation, *Nature* 242: 344-347.
- Grime JP (1979) *Plant strategies and vegetation processes*. Wiley, New York, 222p.
- Harmer R. (1996) Growth of seedling tree root-systems in competition with grasses, *Aspects of Applied Biology* 44: 47-54.
- Hubbell S. P. (2001) *The Unified Neutral Theory of Biodiversity and Biogeography*. Princeton University Press, Princeton, NJ.

- Jackson R. B., Canadell J., Ehleringer J. R., Mooney H. A., Sala O. E., and Schulze E.-D. (1996) A global analysis of root distribution for terrestrial biomes, *Oecologia* 108:389-411.
- Jackson R. B., Manwaring J. H. et Caldwell M. M. (1990) Rapid physiological adjustment of roots to localized soil enrichment, *Nature* 344: 58-60.
- Kolb T. E. and Stener K. C. (1990) Growth and biomass partitioning response of northern red oak genotypes to shading and grass root competition, *Forest Science* 36 (2) : 293-303.
- Le Roux X., Bariac T. and Mariotti A. (1995) Spatial partitioning of the soil Water resource between grass and shrub components in a West African humid savana, *Oecologia* 104: 147-155.
- Löf M. (2000) Establishment and growth in seedlings of *Fagus sylvatica* and *Quercus robur*: influence of interference from herbaceous vegetation, *Canadian Journal of Forest Research* 30 (6): 855-864.
- Mahall B. E. and Callaway R. M. (1991) Root communication among desert shrubs, *Proceedings of the National Academy of Science, USA* 88: 874-876.
- Mahall B. E. and Callaway R. M. (1992) Root communication mechanisms and intracommunity distributions of two Mojave Desert shrubs, *Ecology* 73(6): 2145-2151.
- McConnaughay K. D. M. and Bazzaz F. A. (1991) Is physical space a soil resource?, *Ecology* 72(1): 94-103.
- McConnaughay K. D. M. and Bazzaz F. A. (1992) The occupation and fragmentation of space: consequences of neighbouring roots, *Functional Ecology* 6: 704-710.
- Messier C., Doucet R., Ruel J.-C., Claveau Y., Kelly C. et Lechowicz M. (1999) Functional ecology of advance regeneration in relation to light in boreal forests, *Canadian Journal of Forest Research* 29: 812-823.
- Mou P., Jones R. H., Mitchell R. J. and Zutter B. (1995) Spatial distribution of roots in sweetgum and loblolly pine monocultures and relations with above-ground biomass and soil nutrients, *Functional Ecology* 9: 689-699.

- Nardi B., Concheri G., Pizzaghello D., Sturaro A., Rella R. Et Parboli G. (2000) Soil organic matter mobilization by root exudates, *Chemosphere* 5: 653-658.
- Nambiar E. K. S. (1990) Interplay between nutrients, water, root growth and productivity in young plantations, *Forest Ecology and Management* 30: 213-232.
- Nambiar E. K. S. and Sands R. (1993) Competition and nutrients in forests, *Canadian Journal of Forest Research* 23 (10): 1955-1968.
- Nambiar E. K. S. and Zed P. G. (1980) Influence of weeds on the water potential, nutrient content and growth of young radiata pine, *Australian Forest Research* 10 : 279-288.
- Reader R. J., Jalili A., Grime J. P., Spencer R. E. et Matthews N. (1992) A comparative study of plasticity in seedling rooting depth in drying soil, *Journal of ecology* 81:543-550.
- Robinson D. (1996) Ressource capture by localized root proliferation: Why do plants bother? *Annals of Botany* 77: 179-185.
- Sands R. and Nambiar E. K. S. (1984) Water relation of *Pinus radiata* in competition with weeds, *Canadian Journal of Forest Research* 14: 233-237.
- Scherrer B. (1984) *Biostatistique*, Gaëtan Morin éditeur, Montréal – Paris, chapitre 2: Place de l'outil statistique dans la démarche méthodologique, p. 29-93.
- Smith W. H. (1976) Character and significance of forest tree root exudates, *Ecology* 57: 324-331.
- Tilman D. (1987) On the Meaning of Competition and the Mechanisms of Competitive Superiority, *Functional Ecology*, Vol. 1, (4) : 304-315
- Tilman (1988) *Plant strategies and the dynamics and structure of plant communities* Princeton, N.J. : Princeton University Press , 360p.
- Thompson K. and Grime J. P. (1988) Competition reconsidered- A replied to Tilman, *Functional Ecology*, Vol. 2, (1): 114-116
- Walker T.S., Bais H. P., Grotewold E. et Vivanco J. M. (2003) Root exudation and rizosphere biology, *Plant Physiology* 132: 44-51.

- Wagner G. R., Little K. M., Richardson B. et McNabb K. (2006) The role of vegetation management for enhancing productivity of the world's forests, *Forestry* 79 (1):57-79.
- Watson G. W. (1988) Organic mulch and grass competition influence tree root development, *Journal of Arboriculture* 14: 200-203.
- Weiner J., Wright D. B. and Castro S. (1997) Symmetry of below-ground competition between *Kochia scoparia* individuals, *Oikos* 79: 85-91.
- Weltzin J.F., McPherson G. R. (1997) Spatial and temporal soil moisture resource partitioning by trees and grasses in a temperate savanna, Arizona, USA, *Oecologia* 112 (2): 156-164.
- Wilson J. B. (1988) Shoot competition and root competition, *Journal of Applied Ecology* 25: 279-296.