



HAL
open science

Développement racinaire du hêtre (*Fagus sylvatica*) en interaction avec d'autres espèces forestières et en fonction de la disponibilité en eau : conséquences sur la croissance et le fonctionnement hydrique et carboné

Alexandre Fruleux

► To cite this version:

Alexandre Fruleux. Développement racinaire du hêtre (*Fagus sylvatica*) en interaction avec d'autres espèces forestières et en fonction de la disponibilité en eau : conséquences sur la croissance et le fonctionnement hydrique et carboné. Biologie végétale. Université de Lorraine, 2017. Français. NNT : 2017LORR0047 . tel-01619121

HAL Id: tel-01619121

<https://theses.hal.science/tel-01619121>

Submitted on 19 Oct 2017

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

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



AVERTISSEMENT

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

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

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

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

LIENS

Code de la Propriété Intellectuelle. articles L 122. 4

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

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

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



Thèse

présentée pour l'obtention du grade de

DOCTEUR DE L'UNIVERSITÉ DE LORRAINE,

en Biologie Végétale et Forestière

Alexandre FRULEUX

DEVELOPPEMENT RACINAIRE DU HETRE (*FAGUS SYLVATICA*)
EN INTERACTION AVEC D'AUTRES ESPECES FORESTIERES ET
EN FONCTION DE LA DISPONIBILITE EN EAU.
CONSEQUENCES SUR LA CROISSANCE ET LE
FONCTIONNEMENT HYDRIQUE ET CARBONE

Soutenue publiquement le 26 avril 2017

Rapporteurs:

Dr. Alexia STOKES

Directrice de recherche à l'INRA, Montpellier

Dr. Jean-Paul LACLAU

Chercheur au CIRAD, Montpellier

Examineurs:

Dr. Quentin PONETTE

Professeur à l'Université Catholique de Louvain

Dr. Bernard AMIAUD

Professeur à l'Université de Lorraine

Directeurs de thèse:

Dr. Marie-Béatrice BOGEAT-TRIBOULOT

Chargée de recherche à l'INRA, Nancy

Dr. Damien BONAL

Directeur de recherche à l'INRA, Nancy

UMR 1137 Ecologie et Ecophysiologie Forestières (EEF)
Centre INRA de Nancy-Lorraine
54280 Champenoux

“A tree without roots is just a piece of wood”

Marco Pierre White

REMERCIEMENTS

Je remercie les organismes ayant financé ce travail : Le LabEx ARBRE (projets QLSPIMS et ROOTMix), l'INRA ainsi que la région Lorraine.

Je tiens à remercier chaleureusement les personnes suivantes :

Les membres de mon jury, **Alexia Stokes, Jean-Paul Laclau, Quentin Ponette** et **Bernard Amiaud** pour avoir accepté d'évaluer mon travail.

Mes encadrants, **Marie-Béatrice Bogeat-Triboulot** et **Damien Bonal**, qui m'ont confié ce sujet de thèse et m'ont accompagné pendant ces trois années. Béa, pour ta capacité à m'encourager et me remotiver, ton dynamisme et aussi pour m'avoir offert l'opportunité d'enseigner. Damien, pour ta disponibilité et ta réactivité, ta grande maîtrise des concepts écologiques et tes bonnes idées. Merci pour votre aide inestimable, d'avoir su vous rendre disponibles lorsque j'en avais besoin. J'ai particulièrement apprécié votre complémentarité scientifique et j'ai beaucoup appris et progressé à votre contact.

Catherine Collet, pour son aide, son temps, ses conseils et sa pertinence scientifique impressionnante.

Aurélie Deveau, pour m'avoir initié au monde merveilleux des mycorhizes. Merci pour le travail moléculaire et bioinformatique réalisé et pour le temps accordé.

Les membres de mon comité de thèse, **Catherine Picon-Cochard, Philippe Balandier** et **Jean-Marc Guehl**, pour leurs précieux conseils et remarques.

Les personnels techniques des unités EEF, LERFob et BEF : Christian, Christine, Claude, David, Frédéric, Jean-Baptiste, Julien, Loïc, Maryline, Nathalie, Pascal, Patrick, pour leur précieuse aide. Je suis particulièrement reconnaissant envers **Bruno, Cyril** et **Florian**, avec lesquels j'ai passé d'innombrables heures dans la serre ou sur le terrain.

Les "mains-d'œuvre", **Gladys, Manon, Mathilde, Maude, Zélie, Bastien** et **Mathieu**, qui m'ont épargné de laborieuses journées de tri de racines, de pesées et de broyage.

Ma stagiaire, **Sandrine Breteau-Amores**, pour le travail fourni et son aide sur la manip en serre.

Pierre Montpied, pour son immense aide avec les statistiques et R.

Philippe Santenoise, pour son aide et nos discussions à propos du NIRS/MIRS et des traitements de spectres.

Irène Hummel, pour son aide sous d'innombrables formes tout au long de ma thèse (y compris lorsqu'il s'agissait de "repeindre des volets à l'eau") et sa sympathie.

Nicolas Marron et **Erwin Dallé**, pour votre aide lors des journées marquage dans la plantation et tous ces repas partagés.

Alwin Naiken, pour sa bonne humeur, sa sympathie et surtout la quantité d'énergie déployée afin d'organiser d'innombrables sorties entre jeunes, qui nous ont permis à tous de faire connaissance et nous rapprocher.

Les gestionnaires de l'unité EEF : **Adeline, Helena, Laurence, Manon** et **Rosine**, pour leur patience et leur aide avec les ordres de missions, factures et autres notes de frais.

Le personnel de cantine, **Dominique** et **Nathalie**, pour leur gentillesse.

Marie-Noëlle Vaultier et **Agnès Saint-Guily**, pour leur amitié et m'avoir accordé leur aide lorsque je la sollicitais.

Clément Turbelin, qui m'avoir sauvé la vie plusieurs fois avec R.

Charlotte Grossiord, pour son aide avec l'expérimentation de marquage et ses conseils.

Mes compagnons de galère, le groupe des doctorants, **Cécilia, Emeline, Estelle, Jialin, Laura, Maxime, Nicolas** et **Yoran**. C'est un plaisir de vous connaître et de vous côtoyer tant au labo qu'à l'extérieur. Cécilia et Laura, merci de m'avoir invité à partager votre bureau, j'en garde d'excellents souvenirs. Emeline, pour tout ce que nous avons partagé depuis notre rencontre au LabEx, merci pour ta grande aide, ton soutien, ton écoute, et aussi pour m'avoir motivé à me remettre à la course.

A mes amis pour leur soutien et leurs encouragements, une pensée particulière à mes anciens collègues de promotion de master au côté de qui j'ai fait mes premiers pas dans la recherche et à qui je pense à chaque fois que je lève les yeux de mon écran au labo.

Enfin, je tiens à remercier ma famille, et particulièrement **mes parents**, pour leur soutien, leurs attentions et pour m'avoir transmis le goût du travail et des études.

PREAMBULE

Mon mémoire de thèse se compose de cinq parties : une introduction générale, suivie par une partie présentant les objectifs et hypothèses de ma thèse, deux chapitres détaillant les résultats originaux de recherche obtenus dans le cadre de ma thèse, enfin un dernier chapitre de discussion générale vient clore ce manuscrit.

Dans le chapitre d'introduction générale, j'ai choisi de présenter de façon synthétique les éléments de l'état de l'art permettant de comprendre les problématiques actuelles de la discipline ainsi que de repérer les manques existants dans la littérature.

Dans le chapitre d'objectifs et sur la base des manques identifiés dans la littérature, j'énonce les objectifs de ma thèse. Sur la base de ces objectifs, j'ai formulé une série d'hypothèses qui ont été testées au cours de mon travail. J'explique ensuite la stratégie expérimentale que j'ai développée afin de répondre aux objectifs et de tester les hypothèses formulées. Les avantages et limites des approches que j'ai utilisées sont présentés ainsi que leur complémentarité.

Le premier chapitre de résultats couvre mon travail expérimental en conditions contrôlées sur de jeunes plants de hêtre en interaction avec le chêne sessile (*Quercus Petraea*) ou le pin sylvestre (*Pinus sylvestris*) et sous différents niveaux de disponibilité en eau. Il est constitué d'un article scientifique en anglais, dans sa forme publiée, précédé d'une courte synthèse en français.

Le second chapitre de résultats couvre mon travail expérimental dans une plantation de hêtre et d'érable (*Acer pseudoplatanus*), sur l'occupation du sol par les racines fines, la profondeur d'acquisition de l'eau par les arbres et la diversité fongique du peuplement. Pour ce chapitre, la forme classique suivante a été adoptée : Introduction, Matériel et Méthode, Résultats et Discussions, Conclusion.

Enfin, un dernier chapitre de discussion générale m'a permis de mettre en lien l'ensemble des résultats de ma thèse avec mes objectifs et hypothèses de départ. Cette partie a également été l'occasion de soulever les limites de mon travail et de proposer des perspectives pour les recherches futures.

TABLE DES MATIERES

INTRODUCTION GENERALE	1
I. Les changements climatiques.....	2
II. Les forêts européennes	3
III. Les forêts mélangées.....	5
IV. Interactions entre plusieurs espèces.....	6
A. Interactions négatives	6
B. Interactions positives.....	7
C. Mécanismes d'interaction	8
D. Lien entre diversité et fonctionnement	13
V. Réponses des arbres à une sécheresse édaphique.....	20
A. Réponses à l'échelle de la plante entière.....	20
B. Réponses du compartiment souterrain.....	22
VI. Influence des mycorhizes pour l'acquisition des ressources souterraines	24
A. Les mycorhizes.....	24
B. Influence dans les interactions entre arbres.....	25
OBJECTIFS.....	27
 Partie 1 : Effets croisés de la compétition intra- et inter-spécifique et de la disponibilité en eau sur le développement aérien et souterrain et les traits fonctionnels de jeunes plants de hêtre.....	33
 Partie 2 : Effet de la présence de l'érable sur le développement racinaire du hêtre en plantation, sa profondeur d'extraction de l'eau et les communautés fongiques qui lui sont associées.	43
I. Introduction.....	44
II. Matériel et méthodes.....	50
A. Présentation générale du dispositif expérimental	50

B.	Détermination de la profondeur d'extraction de l'eau	53
C.	Distribution racinaire	63
D.	Etudes des communautés fongiques du sol	77
III.	Résultats et discussion	80
A.	Profondeur d'acquisition de l'eau	80
B.	Distribution racinaire	93
C.	Diversité fongique du sol	117
IV.	Conclusion	126
	Discussion générale	129
	Références Bibliographiques	139

INTRODUCTION GENERALE

I. LES CHANGEMENTS CLIMATIQUES

La consommation massive d'énergies fossiles initiée au début de l'ère industrielle cause une augmentation de la concentration des gaz à effet de serre (dont le CO₂) dans l'atmosphère. Ces émissions de gaz à effets de serre forment, avec les émissions d'aérosols et le changement d'utilisation des sols, les principales perturbations dans l'équilibre énergétique de la planète, jugées responsables du rapide changement climatique observé. Ces changements se traduisent par une augmentation des températures de l'atmosphère et de l'océan, une diminution d'épaisseur des nappes glaciaires et manteaux neigeux et par voie de conséquence une augmentation du niveau des mers (IPCC, 2013). On constate en effet d'ores et déjà une augmentation progressive des températures à l'échelle de la planète. La température moyenne planétaire a augmenté de 1.1° C depuis la fin du XIXe siècle (Fig. 1). Les années 2014, 2015 et 2016 ont été successivement qualifiées d'années les plus chaudes depuis le début des enregistrements de température en 1880 (Fig. 1).

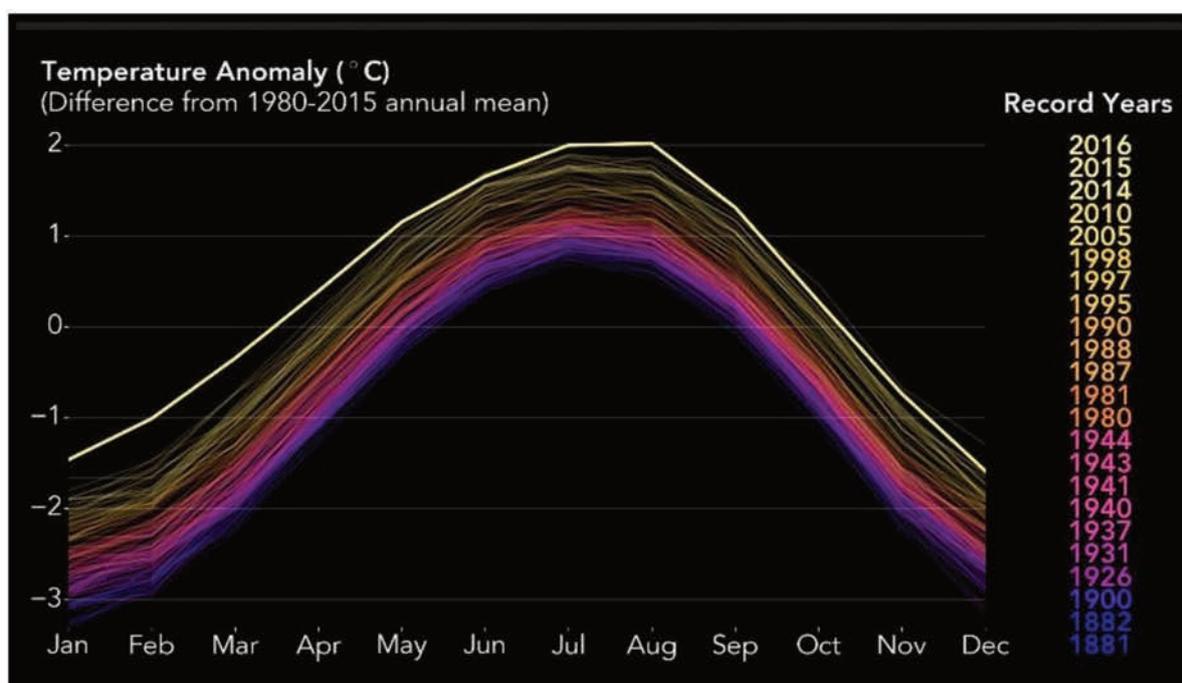


Figure.1. Illustration du réchauffement planétaire sur le long terme. La trajectoire de température de chaque année est comparée à la température moyenne de la planète sur la période allant de 1880 à 2015. Les années sont représentées des plus anciennes aux plus récentes par le dégradé de couleur allant de l'indigo au jaune pâle. Les années ayant battues un record de chaleur depuis le début des enregistrements (*i.e* 1880) sont listées successivement dans la colonne de droite. Source: NASA/Earth Observatory/Joshua Stevens (<https://www.giss.nasa.gov/research/news/20170118/>).

Cette augmentation des températures s'accompagne d'un changement des patrons de précipitations sous les latitudes européennes, ce qui entraîne des épisodes de sécheresse plus fréquents et plus sévères à l'image des étés récents de 2003, 2010 et 2015 (Orth et al., 2016).

Les changements climatiques, au travers de l'accentuation des fréquences des sécheresses importantes notamment, constituent pour les êtres vivants des modifications rapides et violentes de leur environnement (Davis and Shaw, 2001). Les plantes sont particulièrement vulnérables à ces changements puisqu'elles sont caractérisées par un mode de vie sessile. Elles possèdent généralement une faible capacité de migration, en lien avec des distances de dispersion de leur pollen et des graines limitées, même si des exceptions existent (Takahashi and Kamitani, 2004). Face à ces perturbations, deux enjeux majeurs se posent pour les écosystèmes terrestres en Europe

(i) comment favoriser l'adaptation et la résistance des écosystèmes européens face à la sécheresse ?

(ii) comment éviter l'altération de la qualité des services fournis par ces écosystèmes ?

II. LES FORETS EUROPEENNES

Les forêts recouvrent 215 millions d'hectares en Europe, soit 33% de sa surface, et sont en expansion depuis 1980 (Forest Europe, 2015). Les écosystèmes forestiers fournissent de nombreux services notamment la production de bois et de produits non ligneux, elles permettent de nombreuses activités récréatives, elles participent à la qualité de l'eau et constituent des puits de carbone et des réservoirs de biodiversité (Thomas et Packham, 2007; Forest Europe, 2015). Les forêts européennes se déclinent en 5 grands types: les forêts boréales, les forêts tempérées Atlantiques et continentales, les forêts méditerranéennes et les forêts alpines (Hemery, 2008). Les espèces ligneuses composant ces forêts sont essentiellement des conifères tels que des pins (*Pinus sp*) ou l'épicéa commun (*Picea abies*) (Koeble and Seufert, 2001). Les espèces feuillues occupent 37 % de la surface forestière européenne et sont principalement représentées par le hêtre commun (*Fagus sylvatica*), les bouleaux (*Betula sp*) et les chênes (*Quercus sp*) (Hemery, 2008). La principale explication aux fortes proportions de conifères en Europe est en majeure partie le résultat de choix

sylvicoles : les plantations monospécifiques de conifères sont faciles à installer et plus faciles à gérer que celles de feuillus, et elles produisent rapidement une grande quantité de bois, si bien qu'actuellement ces espèces sont largement présentes hors de leurs aires de répartition naturelles (Proceedings, E. F. I. 2000; Spiecker, 2003; Kelty, 2006).

Les forêts européennes sont cependant fortement touchées par des perturbations dont la fréquence est en augmentation. Les feux, tempêtes, neiges et attaques d'insectes endommagent les forêts causant des pertes nettes en bois (Schelhaas et al., 2003). Les sécheresses quant à elles, engendrent des diminutions de productivité et peuvent transformer momentanément des forêts en croissance, qui stockent naturellement du carbone, en source de carbone (Ciais et al., 2005; Piovesan et al., 2008; Meier et Leuschner, 2010). L'accroissement de la fréquence des perturbations rencontrées dans les forêts en Europe est la conséquence non seulement des changements climatiques, mais aussi des pratiques sylvicoles mises en œuvre, en particulier au travers du développement des parcelles monospécifiques de conifères (Seidl et al., 2011). En effet ces peuplements de conifères se sont montrés vulnérables aux risques car peu adaptés aux milieux dans lesquels ils sont présents de façon artificielle (Proceedings, E. F. I., 2000; Spiecker, 2003).

Les modèles de niche écologique des espèces forestières développés par la communauté scientifique prédisent des réductions et des déplacements des aires de distribution des espèces ligneuses en Europe, en raison des modifications des conditions abiotiques, notamment des températures et de la disponibilité en eau (Penuelas et Boada, 2003; Benito Garzon et al., 2008; Czucz et al., 2011). Ceci suggère qu'en l'état, la régénération naturelle de certaines espèces est compromise dans diverses régions, ainsi que l'efficacité de reprise et le rendement des plantations. Or, le cycle sylvigénétique étant très long (en général un siècle), il est important pour les gestionnaires et propriétaires forestiers d'être en mesure de prévoir l'impact des futures conditions climatiques locales sur la survie et la productivité des peuplements gérés, mais aussi de faire un choix d'espèces judicieux. Il est en particulier important de bien connaître les caractéristiques écologiques des différentes espèces d'arbres et les conditions abiotiques optimales pour leur survie et développement. Face aux changements climatiques, une adaptation des modes de gestion des forêts et des pratiques culturales sera probablement nécessaire au cours du XXI^{ème} siècle, afin de pouvoir maintenir les forêts ainsi que les services qu'elles fournissent. Mais ces nouveaux modes de gestion

restent encore à inventer. Les gestionnaires forestiers privés ou publics ne possèdent que très peu d'expérience actuellement par rapport à ces nouvelles contraintes, et la recherche forestière doit ainsi jouer un rôle majeur dans l'aide à la définition de nouveaux modes de gestion. Un des modes de gestion envisagés implique la mise en œuvre d'une sylviculture privilégiant des peuplements mélangés.

III. LES FORETS MELANGEES

Selon Bravo-Oviedo et al. (2014), la forêt mélangée est "une forêt dans laquelle coexistent au moins deux espèces d'arbre (à tout stade de développement) qui se partagent les ressources du milieu". La définition française inclut un critère de proportion en espèce: "Une placette est considérée comme mélangée dès qu'aucune espèce ne représente à elle seule plus de 75% du couvert libre" (Morneau et al., 2008). Nous pouvons également considérer que l'agencement spatial des individus de chaque espèce est important.

Les monocultures, notamment de conifères, sont particulièrement vulnérables aux différents stress et risques et il a été proposé une conversion des peuplements forestiers actuels en forêts mélangées à dominance de feuillus (Spiecker, 2003; Knoke et al., 2008). En Europe cette conversion a déjà été initiée (Knoke et al., 2008, Bravo-Oviedo et al., 2014) et les forêts mélangées couvraient en 2008 près de la moitié de la surface forestière française (Morneau et al., 2008).

La conversion des forêts monospécifiques en forêts mélangées s'accompagne, selon les études, d'effets bénéfiques tels qu'une biodiversité accrue au niveau de la faune du sol (Ammer et al., 2006; Chauvat et al., 2011) ou une disponibilité accrue de certains nutriments comme le phosphore (Slazak et al., 2010). Felton et al. (2016) ont mis en évidence que par rapport aux peuplements purs d'épicéa, les peuplements mixtes avec le pin sylvestre ou le bouleau commun présentaient une augmentation de la biodiversité, de la qualité de l'eau, de la valeur esthétique et récréative ainsi qu'une diminution de la vulnérabilité face aux ravageurs et pathogènes. Les forêts mélangées sont également plus adaptées aux sites naturels, elles sont réputées plus productives en bois et plus résistantes et résilientes à la sécheresse (Spiecker, 2003, Knoke et al., 2008). Des études à grande échelle récentes ont montré que globalement, les forêts avec plus d'espèces d'arbres fournissaient des services écosystémiques de meilleure qualité (Gamfeldt et al., 2013), mais aussi que plus de diversité

entraînait plus de fonctions écosystémiques à l'échelle du paysage (van der Plas et al., 2016). Les forêts mélangées apparaissent alors comme une option intéressante de gestion suggérant une meilleure survie et croissance des forêts tempérées dans l'avenir ainsi que des services écosystémiques dont : une production durable et soutenue de bois. Ces résultats bénéfiques de la diversité sont cependant à modérer puisque certaines études ne montrent pas d'avantage de la diversité, voire des effets négatifs (Vila et al., 2003; Grossiord et al., 2014b). Afin de mieux comprendre le fonctionnement des forêts mélangées, il est nécessaire de se pencher sur la question des interactions entre espèces.

IV. INTERACTIONS ENTRE PLUSIEURS ESPECES

Les forêts sont dominées par les arbres qui doivent en plus de l'espace, se partager la lumière, l'eau et les nutriments. Ces trois facteurs sont indispensables aux végétaux pour effectuer la photosynthèse et donc pour la production primaire de ces milieux. En présence de voisins, un arbre peut adopter deux stratégies pour assurer son accès aux ressources: soit augmenter son pouvoir compétiteur ou bien réduire la compétition (Falik et al., 2003). Il existe donc deux grands types d'interactions.

A. INTERACTIONS NEGATIVES

Sont considérées comme interactions négatives deux types de compétition, la première consiste en l'acquisition des ressources avant le compétiteur et la seconde vise à réduire la capacité du compétiteur à acquérir les ressources et/ou à les utiliser (de Kroon et al., 2003; Schenk, 2006).

1. COMPETITION PAR EXPLOITATION DES RESSOURCES

Les ressources présentes au sein d'un milieu sont, la plupart du temps, limitées. Les individus puisant dans ces ressources sont donc en compétition pour leur acquisition. Puisqu'un individu doit partager ces ressources avec les autres individus qui sont autour de lui, il en obtient en théorie moins que s'il avait été seul (Goldberg, 1990). Dans ce cas la présence de voisins a un impact négatif sur la valeur sélective d'un individu ou "fitness", en causant une réduction de survie, croissance et/ou de reproduction (Casper et Jackson, 1997). En fonction de l'identité des différents compétiteurs, on peut distinguer la compétition entre individus d'une même espèce (des conspécifiques) que l'on désignera par "compétition

intraspécifique" ou la compétition entre individus d'espèces différentes (des allospécifiques ou hétérospécifiques) que l'on désignera par "compétition interspécifique".

2. "COMPÉTITION" PAR INTERFÉRENCE (ALLELOPATHIE)

L'interférence est indépendante de la nature et de la quantité des ressources du milieu ; sa forme la plus commune dans les mélanges d'espèces est l'allélopathie (Jose et al., 2006). Elle est définie comme l'effet délétère direct ou indirect d'une plante sur ses voisines au moyen de composés biochimiques qu'elle libère dans le milieu. Les composés peuvent avoir différents effets comme l'inhibition de la croissance, de la germination ou du développement racinaire (Inderjit et Weston, 2003). En éliminant ou affaiblissant ses voisins, une plante n'aura ainsi pas à partager les ressources du milieu.

B. INTERACTIONS "POSITIVES"

Les interactions positives décrites ci-dessous sont couramment regroupées sous le terme de "complémentarité" car elles sont difficiles à séparer en pratique (Loreau et Hector, 2001).

1. LA FACILITATION

On parle de facilitation quand la présence d'une espèce en favorise une autre, que cela soit en termes de maintien de cette espèce, de sa survie ou de sa croissance. Ainsi, il a été montré que de jeunes arbres de pin poussaient mieux quand ils étaient sous des chênes adultes qu'en leur absence, l'ombre apportée par les chênes étant bénéfiques aux pins (Kellman et Kading, 1992). Dans les milieux alpins caractérisés par des conditions difficiles, la présence de plantes dites "nurses" permet à d'autres espèces de grandir protégées des trop basses températures et des vents importants (Ballantyne et Pickering, 2015).

2. LA RÉDUCTION DE COMPÉTITION

Le principe étant que si un mélange est constitué d'espèces présentant des caractéristiques qui diffèrent (profondeur d'enracinement, tolérance à l'ombrage, structure du houppier, type de mycorhize, phénologie foliaire...) alors elles pourront exploiter les ressources de façon plus complète et/ou les utiliser de façon plus efficace (Kelty, 1992; Kelty, 2006). La compétition interspécifique sera moins forte que la compétition intraspécifique en monoculture. Au contraire, si les espèces présentes dans un mélange possèdent des caractéristiques proches, elles risquent d'être écologiquement redondantes et les individus pourront rentrer fortement en compétition les uns avec les autres. Dans ce cas là la

compétition interspécifique pourra être égale à la compétition intraspécifique en monoculture (Kelty, 2006). En considérant un peuplement mixte de deux espèces représentées équitablement, la productivité du peuplement pourrait alors être supérieure à la moyenne des deux monocultures (Loreau et Hector, 2001).

Cette réduction de compétition peut avoir deux causes : soit les espèces en mélange ont des caractéristiques intrinsèques différentes, soit le fait d'être en mélange modifie les caractéristiques d'une espèce par plasticité phénotypique et permet de réduire la compétition (*i.e.* différenciation de niche). Une idée classique est que l'association d'espèces en mélange peut mener à une ségrégation verticale des organes chargés de l'absorption des ressources, que cela soit en aérien ou en souterrain.

C. MECANISMES D'INTERACTION

On l'a vu précédemment, la nature d'une interaction de deux espèces peut être positive, neutre ou négative. Cette nature est le résultat net de différents mécanismes ayant lieu simultanément et possédant chacun un effet et une intensité. Ainsi on explique les avantages des plantations mélangeant des *Acacia sp* avec des *Eucalyptus sp* par une stratification de la canopée entre ces deux espèces ayant des exigences différentes vis à vis de la lumière, un enrichissement en azote du milieu grâce à l'espèce fixatrice d'azote atmosphérique ainsi qu'un meilleur taux de recyclage des nutriments (Forrester et al., 2005a, 2005b). Je décris ci-dessous quelques mécanismes qui me paraissent particulièrement intéressants dans le contexte des peuplements mélangés.

1. MECANISMES ENGENDRANT DES EFFETS DE COMPETITION

Le fait d'être en compétition avec d'autres individus (d'espèces différentes ou non) peut mener à des modifications de différents ordres (morphologique, physiologique...) chez une plante. L'allocation de biomasse en faveur des organes responsables de l'acquisition de la ressource qui est limitante tend à maximiser l'acquisition de cette dernière (van Hees, 1997; Schall et al., 2012).

Par exemple, dans le cas d'une compétition entre arbres pour la lumière, l'ombrage entrainera des modifications au niveau de l'épaisseur et la surface des feuilles ainsi qu'une modification de l'efficacité d'utilisation de l'azote (Reich et al., 1998; Benomar et al., 2011). En ce qui concerne la compétition pour les ressources souterraines, la morphologie, le

développement ainsi que la physiologie des racines peut être modifiée (Casper et Jackson, 1997; Richards et al., 2010). C'est le cas pour la morphologie des racines fines de hêtre en compétition avec de l'épicéa (Bolte et Villanueva, 2006).

2. MECANISMES ENGENDRANT DES EFFETS DE FACILITATION

L'ascenseur hydraulique

L'ascenseur hydraulique ("*Hydraulic Lift*" en anglais) repose sur le fait que lors d'épisodes de sécheresse édaphique, certaines espèces ont des enracinements particulièrement profonds, qui leur donnent accès à des zones où l'eau est présente en abondance. En raison du gradient de potentiel hydrique entre les couches superficielles et profondes du sol (potentiel plus négatif en surface), l'eau absorbée par les racines en profondeur peut être libérée par les racines présentes dans les couches superficielles du sol pendant la nuit. L'eau ainsi rejetée devient disponible pour les mêmes racines superficielles ou d'autres racines, du même ou d'autres arbres (Canadell et al., 1996).

Si ce phénomène se produit dans un peuplement mélangé ou l'espèce A possède des racines profondes à la différence de l'espèce B, alors dans la situation où l'espèce B est en mesure d'utiliser l'eau rejetée par l'espèce A, celle-ci bénéficie de la présence de l'espèce A pour supporter une période de sécheresse et on parle donc de facilitation. Très peu d'observations de ce type de facilitation ont été réalisées en fait dans la littérature et concernent des écosystèmes autres que les forêts tempérées d'Europe (Dawson, 1993, Ludwig et al., 2004; Priyadarshini et al., 2016). Zapater et al. (2011) ont en effet montré que le chêne pouvait remonter de l'eau mais que celle-ci n'était pas utilisée par les arbres autour.

Enrichissement du milieu par la présence d'espèces fixatrices d'azotes

En plus de l'azote (sous forme de nitrate ou ammonium) assimilé par les racines, certaines espèces de plantes sont capables d'utiliser de l'azote atmosphérique pour leur métabolisme, parce que celui-ci est absorbé dans la plante grâce à une symbiose avec des bactéries. C'est le cas par exemple de l'aulne (*Alnus sp*) ou d'une partie des espèces de la famille des *Fabaceae*, tels que les robiniers ou les acacias, qui réalisent une symbiose avec des bactéries du genre *Rhizobium*, jusqu'à 200 kg ha⁻¹ an⁻¹ peuvent être fixés (Forrester et al., 2006b). Cette symbiose contribue à améliorer le statut azoté de la plante, et de l'ensemble de

l'écosystème considéré : en effet, quand celle-ci perd ses feuilles, ou que ses racines se décomposent dans le sol, ou qu'elle meurt, l'azote est libéré dans l'écosystème et peut être utilisé par les autres plantes présentes (*e.g.* Boyden et al., 2005).

Favorisation de la mobilité de certains éléments dans le sol

Certaines espèces acidifient le milieu au moyen d'exsudats racinaires ce qui permet une plus grande mobilité de certains nutriments comme le phosphore (*e.g.* Li et al., 2007).

3. MECANISMES REDUISANT LA COMPETITION POUR L'ACQUISITION DES RESSOURCES

Stratification de la canopée

Il est possible d'observer dans certains mélanges une stratification de la canopée, où une espèce intolérante à l'ombrage qui bénéficie de la pleine lumière et une espèce plus tolérante à l'ombrage qui se situera en dessous dans un environnement plus pauvre en lumière, à condition que la quantité disponible soit suffisante à sa croissance (Kelty, 1992). En effet, les espèces intolérantes à l'ombrage comme le pin sylvestre ont en général une plus forte croissance initiale que les espèces tolérantes comme le hêtre (Pretzsch et al., 2015). L'intensité lumineuse sous une canopée de pin est, en outre, bien plus élevée (de l'ordre d'un facteur 10) que sous la canopée d'un peuplement pur de hêtre (Pretzsch et al., 2015), ce qui permet à cette espèce très bien adaptée au fort ombrage de survivre et de croître (Packham et al., 2012; Pretzsch et al., 2015). Ainsi, la ressource lumineuse est exploitée de façon plus complète et la productivité du peuplement mélangé pourra être accrue par rapport à celles des monocultures (Kelty, 1992; Kelty, 2006; Lu et al., 2016).

Une autre façon de mieux exploiter la lumière dans un mélange, est le remplacement d'organes ou d'individus d'une espèce utilisant peu efficacement la lumière, quand elle est peu disponible, par les individus d'une espèce plus efficace à faible intensité lumineuse (Kelty, 1992; Pretzsch et al., 2015). A l'échelle du peuplement, en plus d'intercepter plus de lumière en quantité, celle-ci est utilisée de façon plus efficace (Kelty, 1992; Pretzsch et al., 2015).

Enfin, une hétérogénéité dans la structure des houppiers ainsi qu'une différence interspécifique de taille des individus permet, comme montré dans la Figure 2, d'obtenir un

meilleur remplissage de la canopée par les houppiers des arbres (Pretzsch et al., 2015), ce qui permet là encore une interception de la lumière plus importante.

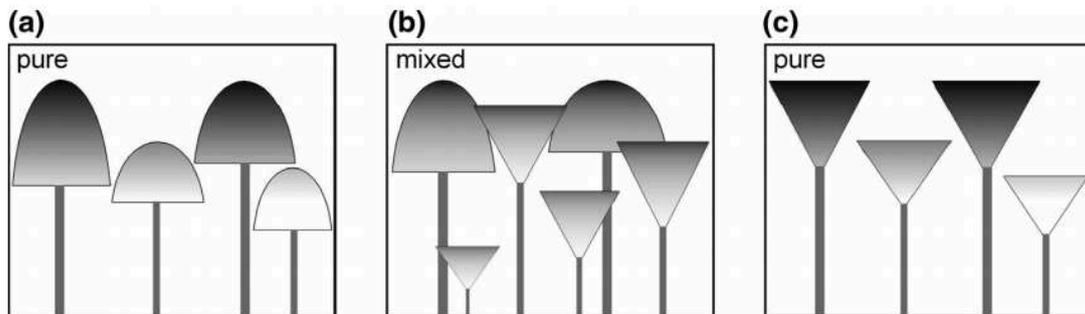


Figure.2. Schéma illustrant la canopée plus dense qui peut être observée en forêt mélangeant deux espèces (b), comparé aux deux forêts monospécifiques (a) et (c). L'espace aérien plus complètement occupé dans la forêt mélangée permet d'accroître la quantité de lumière capturée (issue de Pretzsch et al. 2015).

Stratification racinaire

Une stratification racinaire a été également observée dans de nombreuses associations d'espèces. Elle permet notamment d'expliquer la coexistence possible entre herbes et arbres dans les savanes ou les déserts (Ward et al., 2013). En milieu tempéré, une telle stratification a aussi été observée dans certains mélanges ligneux, comme le hêtre en association avec l'épicéa (Jose et al., 2006). Ceci peut émerger de l'association d'espèces à la profondeur d'enracinement naturellement différentes comme le chêne en mélange avec le pin sylvestre ou le hêtre (Zapater et al., 2013; Merlin et al., 2015), ou par différenciation de niche comme observé dans certains mélanges hêtre-épicéa où les deux espèces vont présenter un enracinement différent comparés à leur monoculture (Schmid et Kazda, 2002; Bolte et Villanueva, 2006; Fig. 3).

Les ressources du sol sont généralement en grande partie présentes dans les premiers centimètres du sol, en effet cette zone est celle humidifiée par les pluies et la première enrichie en nutriments par la décomposition des litières. En outre la zone d'acquisition des ressources souterraines ne correspond pas exactement à la zone de présence des racines puisque les symbioses mycorhiziennes permettent d'élargir de façon considérable cette zone

(Richards et al., 2010). Malgré tout, une stratification racinaire entraînant une productivité totale supérieure a pu être montrée dans des communautés herbacées (Trenbath, 1974). De tels résultats sont actuellement manquants dans les peuplement ligneux mélangés (Kelty, 1992; Richards et al., 1992; Laclau et al., 2013). Une stratification racinaire verticale pourrait néanmoins, selon certains auteurs permettre une coexistence des espèces (Hutchings et John, 2003; Richards et al., 2010).

Exploitation de sources et/ou de formes différentes des ressources

La différenciation de niche peut résulter d'occupations spatiales distinctes mais aussi de différences physiologiques. Cela peut être le cas quand dans un mélange, les différentes espèces présentes peuvent utiliser des sources différentes de ressources comme par exemple quand une espèce est capable de fixer l'azote atmosphérique.

Autre exemple, des espèces différentes peuvent acquérir différentes formes de nutriments comme le nitrate et l'ammonium dans le cas de l'azote (Waring et Schlesinger, 1985). Le charme, l'érable et le tilleul semblent préférer l'ammonium au nitrate alors que c'est l'inverse pour le hêtre (Jacob et Leuschner, 2015). De même, des espèces en association avec différents types de mycorhizes utiliseront différentes formes de nutriments présents dans le sol. Les espèces à ectomycorhizes peuvent, par exemple, utiliser l'azote sous forme organique contrairement aux espèces à endomycorhizes (Hodge, 2017).

Gestion différente de la ressource hydrique

Deux espèces en mélange peuvent avoir des stratégies différentes d'acquisition de l'eau en période de sécheresse. Une espèce dite "isohydrique" réduit sa croissance et sa consommation d'eau dès les premières phases de la sécheresse. Au contraire, une espèce "anisohydrique" continue à grandir et transpirer tant qu'il y a de l'eau. Mélanger ces deux types d'espèce peut bénéficier à l'espèce anisohydrique qui aura en période de sécheresse une plus grande disponibilité en eau. Cette hypothèse formulée par Pretzsch et al. (2013b) n'a cependant pas été confirmée à l'heure actuelle.

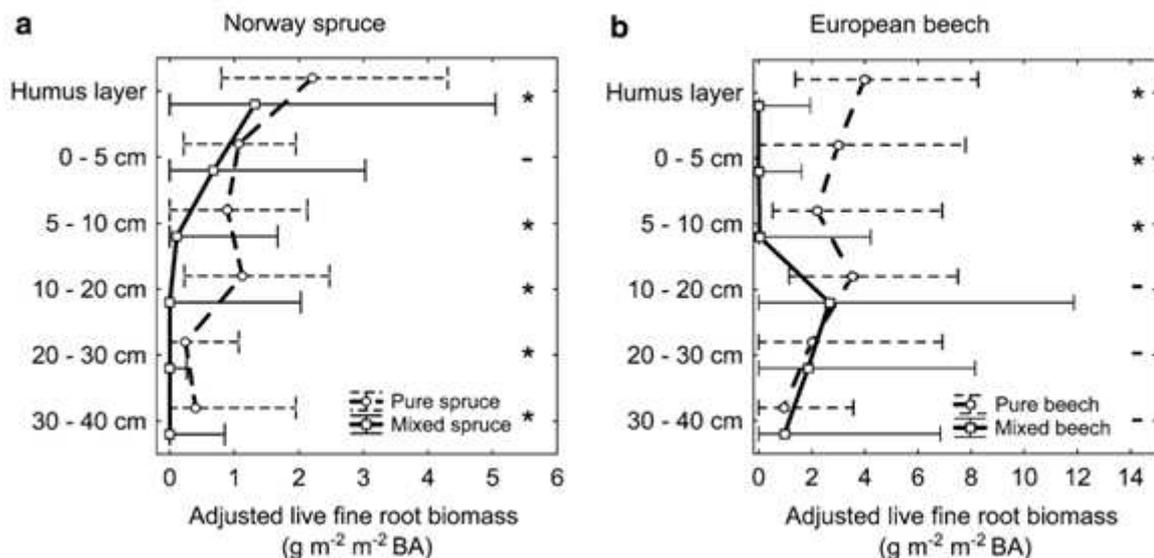


Figure.3. Distribution verticale de la biomasse de racines fines vivantes de l'épicéa commun (a) et du hêtre commun (b) en peuplements purs ou en mélange avec l'autre espèce. On peut observer pour les deux espèces une différence de distribution verticale racinaire en fonction de la situation ainsi qu'une séparation spatiale en mélange, dans lequel l'épicéa occupe les couches de sol superficielles et le hêtre les couches de sol plus profondes. Les astérisques indiquent les différences significatives entre peuplement pur et mélangé ($P < 0.05$) (issue de Bolte et Villanueva, 2006).

D. LIEN ENTRE DIVERSITE ET FONCTIONNEMENT

Comme mentionné précédemment, les communautés végétales diversifiées telles les forêts mélangées présentent des avantages indéniables par rapport aux monocultures. Il est néanmoins nécessaire de se replacer dans un cadre plus large pour comprendre quel lien existe entre la diversité des espèces composant une communauté végétale et son fonctionnement.

Depuis le début des années 2000, des études en écologie des communautés ont montré qu'il existait un lien entre la diversité et le fonctionnement des écosystèmes ainsi que les services qu'ils fournissent (Hooper et al., 2005). Autrement dit, quand diverses espèces interagissent dans une communauté, leur fonctionnement et leur croissance ne sont pas équivalents à ceux que ces espèces ont dans leurs monocultures respectives (Loreau et Hector, 2001) : la productivité moyenne obtenue théoriquement à partir des résultats en monoculture est plus faible que celle observée dans le mélange. Des études portant sur les communautés prairiales ont montré que la biodiversité engendre une productivité plus importante et plus stable des écosystèmes ainsi qu'une meilleure résistance à la sécheresse (Tilman et

Downing, 1994; Loreau et Hector, 2001; Hector et al., 2010; Cardinale et al., 2013; Figs.4 et 5).

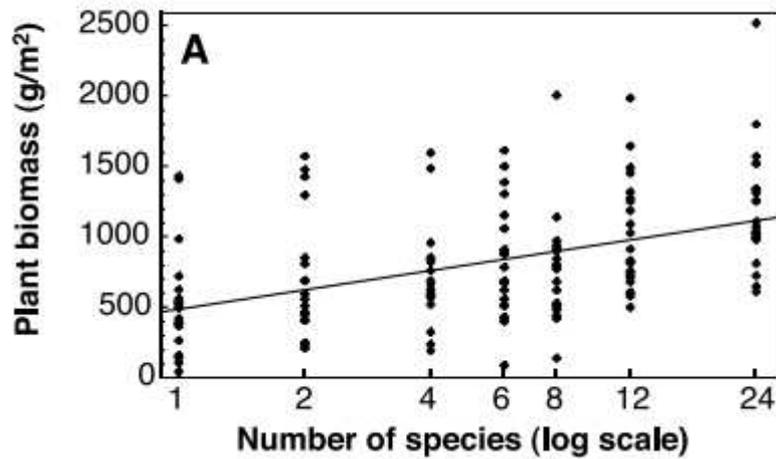


Figure.4. Valeurs de biomasse végétale totale (en g m^{-2}) de parcelles prairiales en fonction du nombre d'espèces végétales (issue de Loreau et Hector, 2001).

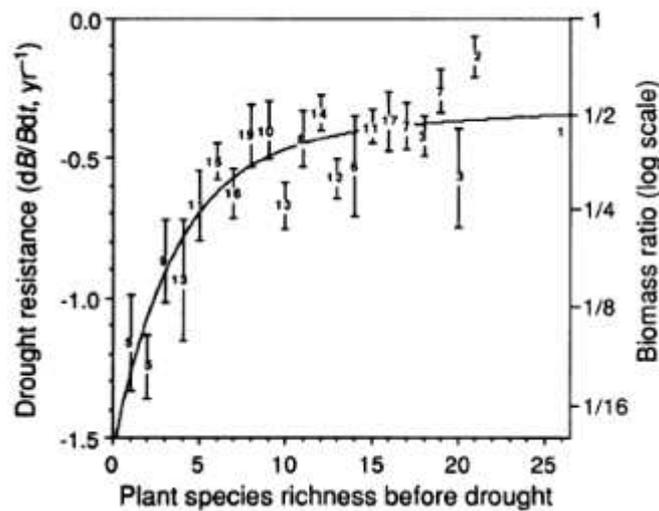


Figure.5. Résistance à la sécheresse de parcelles prairiales en fonction de la richesse spécifique végétale précédant une sécheresse sévère (issue de Tilman et Downing, 1994)

Les études sur les prairies ont l'avantage de manipuler des espèces herbacées à cycles de vie courts. Ce type d'études sur des communautés végétales plus complexes, telles que les forêts, se sont développées récemment. De façon similaire, elles ont montré de nombreux avantages des mélanges par rapport aux monocultures. En effet on constate également une

plus grande productivité aérienne et souterraine (Paquette et Messier, 2011; Zhang et al., 2012; Ma et Chen, 2016; Liang et al., 2016). Ces communautés ont également une plus grande résistance et résilience à certaines perturbations biotiques comme l'herbivorie par les insectes (Jactel et Brockerhoff, 2007; Guyot et al., 2016), ou abiotiques comme la sécheresse (Lebourgeois et al., 2013; Pretzsch et al., 2013b; Gazol et Camarero, 2016).

La productivité accrue des forêts mélangées s'accompagne d'un plus fort potentiel de séquestration du carbone (Forrester et al., 2006a) et leur plus grande stabilité face aux perturbations permet de garantir leur fonction de puits de carbone ainsi que leur rôle dans l'atténuation des changements climatiques (Pedro et al., 2015). Ces communautés diversifiées hébergent en outre une plus grande biodiversité animale, végétale, fongique et microbienne (Ammer et al., 2006; Felton et al., 2010; Chauvat et al., 2011).

1. COMMENT EXPLIQUER LES AVANTAGES DES FORETS MELANGEES?

La relation entre diversité et fonctionnement résulterait de trois mécanismes: la complémentarité de niche (définie précédemment), l'effet d'échantillonnage et l'assurance écologique (Scherer-Lorenzen, 2014) (définis ci-après). L'implication ou non de ces mécanismes dans une communauté est propre à celle-ci et plusieurs d'entre eux peuvent avoir lieu simultanément.

L'effet d'échantillonnage ("*sampling effect*" ou "*selection effect*") repose sur la probabilité d'inclure une espèce extrêmement performante ou facilitante, qui va dominer la communauté et ses effets sur les services écosystémiques, lorsque l'on augmente le nombre d'espèces en mélange (Huston, 1997; Tilman et al., 1997). Par exemple, Wang et al. (2013) ont montré que dans des conditions non stressantes, la présence ou non de l'espèce dominante avait plus d'effet sur la biomasse de la parcelle que la richesse spécifique.

L'hypothèse d'assurance ("*insurance hypothesis*" parfois appelé "*diversity stability hypothesis*") énonce que les communautés plus diverses sont plus résistantes aux perturbations et leur récupération post-perturbation est plus rapide du fait qu'elles ont plus de chance de contenir des espèces pouvant résister à ces perturbations et maintenir le fonctionnement de l'écosystème (Tilman et Downing, 1994; Yachi et Loreau, 1999). Cette hypothèse est soutenue par de nombreux résultats expérimentaux concernant les prairies (Tilman, 1996; Cardinale et al., 2013; Gross et al., 2014), ainsi que les forêts (Ives et al., 2000,

Morin et al., 2014, Pedro et al., 2015). Mélanger des espèces avec des sensibilités contrastées envers les différents stress permet ainsi de réduire la probabilité d'échec d'une plantation après sa mise en place (van de Peer, 2016).

2. CET EFFET BENEFIQUE DE LA DIVERSITE EST-IL TOUJOURS VERIFIE?

Dans les parties précédentes, j'ai souhaité mettre en lumière les résultats et mécanismes qui montrent des effets bénéfiques des interactions des espèces sur le fonctionnement des plants et des communautés. Cependant, une partie non négligeable de la littérature a mis en évidence également que les forêts mélangées ne présentent pas nécessairement des avantages pour les services rendus par les forêts. Des études ont montré par exemple que la productivité aérienne de certains mélanges était équivalente à celle de monocultures, voire même inférieure (Vila et al., 2003; Forrester et al., 2007; Nguyen et al., 2012, Potter et Woodall, 2014). Des résultats similaires ont été trouvés pour la productivité souterraine (Meinen et al., 2009a; 2009b). De plus, une résistance accrue à la sécheresse pour les forêts plus diverses n'est pas vérifié dans tous les écosystèmes (Grossiord et al., 2014b; Fig. 6).

L'hypothèse de redondance

Ces résultats, qui contredisent les nombreux travaux montrant des effets bénéfiques, suggèrent que la relation diversité-fonctionnement n'est pas simple. Une hypothèse proposée pour expliquer l'absence d'effet bénéfique repose sur la notion de "similarité fonctionnelle" qui existe entre de nombreuses espèces: l'hypothèse de redondance. Le fonctionnement des écosystèmes ne serait pas directement dépendant du nombre d'espèces, mais de la diversité du fonctionnement des espèces qui les composent (Tilman et Downing, 1994). L'absence de bénéfice d'un mélange pourrait alors être due à la similarité écologique des espèces qui le compose. Ceci limiterait la possibilité de mécanismes comme la complémentarité pour les ressources. Il semblerait alors que dans les études d'interactions des espèces, prendre en compte la diversité fonctionnelle, (ou écologique ou phylogénétique) serait plus pertinent que la diversité taxonomique (*i.e.* la richesse spécifique). Associer des feuillus avec des conifères et/ou des espèces pionnières avec des espèces climaciques, permettrait de former un peuplement qui pourrait être plus avantageux en terme de productivité ou de résistance face aux divers menaces, plutôt qu'associer des espèces aux mêmes caractéristiques (Jactel et Brockerhoff, 2007; Brassard et al., 2013; Lu et al., 2016).

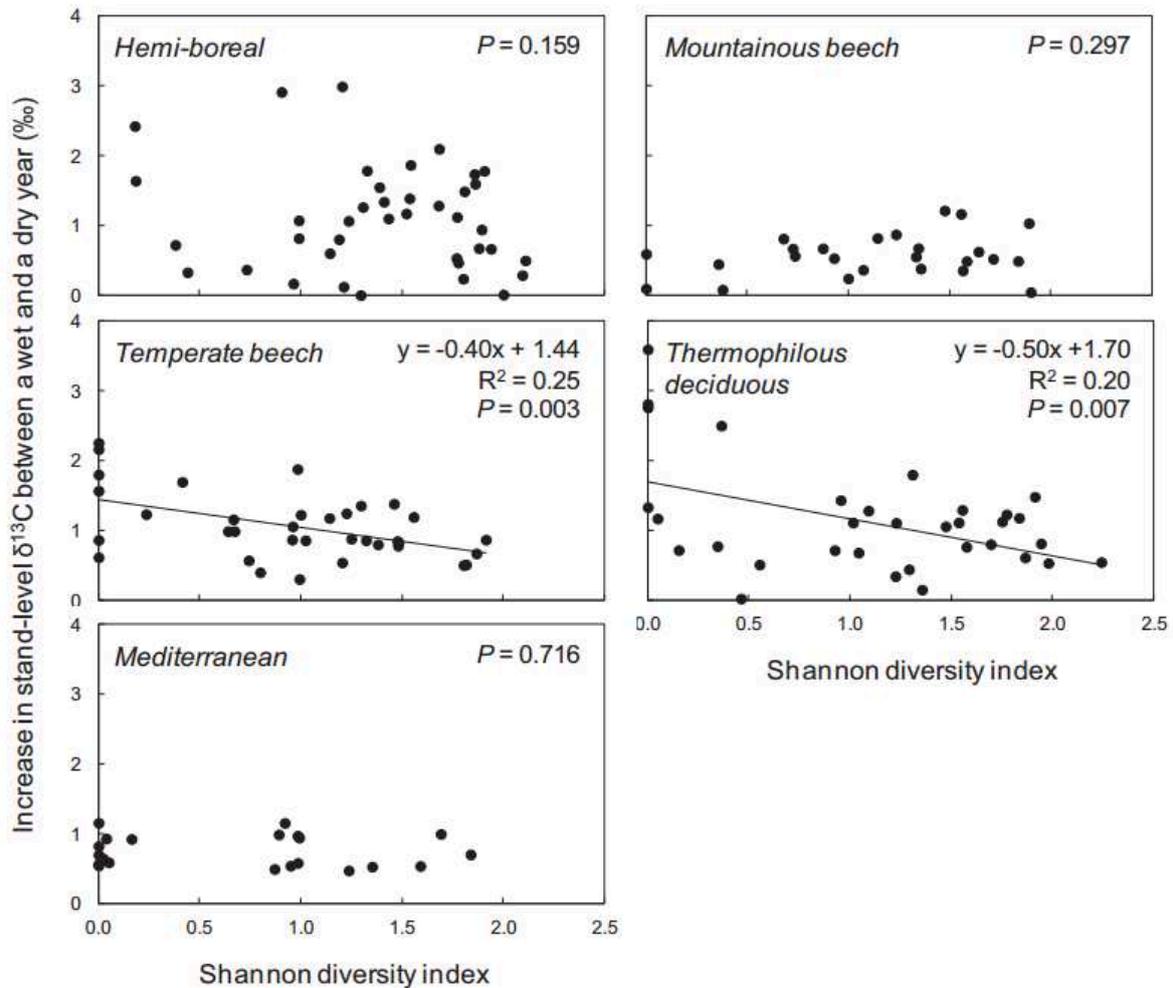


Figure.6. Relation entre l'augmentation de la composition isotopique du carbone à l'échelle de la parcelle ($\Delta\delta^{13}\text{C}_s$, ‰) et l'indice de diversité de Shannon pour différents types forestiers. Les lignes tracées montrent les relations significatives ($P < 0.05$). Les équations, R^2 et P -values sont indiquées lorsque la relation est significative (issue de Grossiord et al., 2014b).

Variation des interactions avec les conditions du milieu

Outre l'identité des espèces, certains paramètres du milieu qui diffèrent dans le temps et l'espace peuvent rendre un mélange particulier avantageux ou non. On peut penser par exemple à la disponibilité en chacune des ressources, la densité ou l'âge de la plantation (Forrester, 2014).

Il a notamment été observé qu'un basculement d'une situation de compétition pour les ressources vers une complémentarité pour ces ressources pouvait avoir lieu en fonction de la disponibilité en ressources du milieu. Ainsi il a été montré de la complémentarité entre espèces sur des sites pauvres en azote alors que ça n'était pas le cas en présence des mêmes

espèces sur des terrains plus fertiles (Binkley, 2003; del Rio et Sterba, 2009; Pretzsch et al., 2013a). De la même façon, la résistance aux sécheresses estivales a été démontrée être plus forte pour le sapin pectiné (*Abies alba*) en situation de mélange mais seulement sur les sites les plus secs (Lebourgeois et al., 2013). Dans leur méta-analyse Paquette et Messier (2011) montrent que dans les forêts boréales considérées comme des milieux stressants, les peuplements mélangés sont plus productifs que les peuplements monospécifiques, alors que la compétition dominerait dans les peuplements mélangés des forêts tempérées, plus stables et productives.

Par ailleurs, sur un même site, les disponibilités en ressources peuvent varier dans le temps et faire basculer le sens des interactions. Des gains de productivité dans les mélanges ont été constatés dans les années à faible croissance mais pas dans les années à forte croissance (Pretzsch et al., 2013b; del Rio et al., 2014).

En plus de variations spatio-temporelles dans la disponibilité en ressources, la structure de la plantation peut également avoir une influence. Ainsi, la densité des peuplements impacterait aussi l'issue de l'interaction. En effet, une trop faible densité empêcherait les interactions d'avoir lieu et donc de tirer des éventuels bénéfices de la présence d'un voisin par facilitation. A trop forte densité, en revanche, la compétition peut être plus forte que la complémentarité. Des études récentes ont montré que la densité de plantation était inversement corrélée à la résistance et la résilience de monocultures en conditions de sécheresse (Sohn et al., 2016; Bottero et al., 2017). Cependant, l'effet de la densité dans des peuplements mélangés reste encore pour l'heure sous étudié (Forrester, 2014). Les interactions peuvent ainsi varier au cours du temps de par le stade de développement d'une parcelle et ainsi de l'âge des individus (Forrester et al., 2011).

Ces résultats où la complémentarité prédomine sur la compétition lorsque la disponibilité en ressource est faible rejoignent le concept de "*Stress Gradient Hypothesis*" développé par Bertness et Callaway (1994). Cette hypothèse énonce que les interactions positives entre espèces seraient plus fréquemment observés dans les milieux stressants que dans les milieux plus favorables, dans lesquels la compétition aurait tendance à prédominer. De nombreux articles soutenant cette hypothèse dans différents milieux autres que les forêts ont été publiés (e.g. Steudel et al., 2012; He et al., 2013). Cependant, d'autres travaux ont démontré que cette hypothèse n'était pas vérifiée (e.g. Maestre et Cortina, 2004; Maestre

et al., 2005), soulignant les incertitudes qui demeurent encore sur l'origine du sens des interactions observées. Par exemple, la complémentarité peut également augmenter quand les conditions du milieu deviennent plus favorables (Pretzsch et al., 2010; Coates et al., 2013; Forrester et al., 2013). Forrester et Albrecht (2014) l'expliquent par l'hypothèse selon laquelle les meilleures conditions permettent une plus forte croissance aérienne causant une réduction de la disponibilité lumineuse. Ainsi dans un mélange poussant dans des conditions de croissance optimales, de la complémentarité pourra avoir lieu si des mécanismes permettant de mieux capturer la lumière sont présents (Fig.7). On peut en déduire que globalement il y aura complémentarité au sein d'un mélange si des mécanismes permettant de mieux acquérir la ressource limitante sont présents.

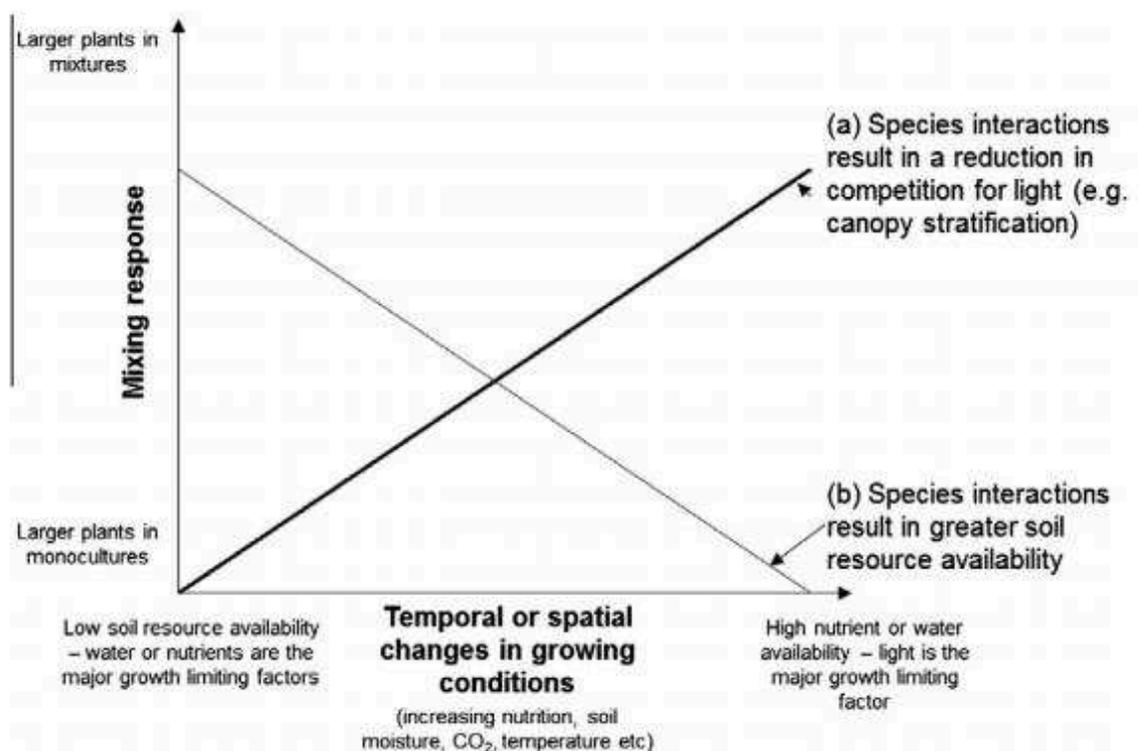


Figure.7. Modèle conceptuel décrivant la réponse relative d'une espèce poussant en mélange, qui dépend d'un gradient des conditions de croissance et du type d'interactions entre espèces (issue de Forrester, 2014).

Les interactions varient donc dans le temps et l'espace mais semblent tout de même conditionnées en grande partie par la disponibilité en ressources du milieu. Dans un contexte sylvicole, il est nécessaire de comprendre comment le sens des interactions entre espèces change en fonction des conditions du milieu notamment vis à vis de la disponibilité

en eau (dont la baisse durant les étés est prédite par les scénarios climatiques) puisqu'un enjeu majeur est d'adapter les écosystèmes forestiers aux changements climatiques.

V. REPONSES DES ARBRES A UNE SECHERESSE EDAPHIQUE

A. REPONSES A L'ECHELLE DE LA PLANTE ENTIERE

La sécheresse édaphique correspond à une diminution de la teneur en eau du sol. Son intensité est souvent exprimée via le potentiel hydrique. Plus il est négatif, plus le sol est sec. Le continuum hydraulique sol plante atmosphère implique que cette diminution du potentiel hydrique du sol affecte le statut hydrique de la plante qui perçoit des variations très faibles de cette disponibilité en eau du sol.

La sécheresse édaphique est une des contraintes les plus importantes qui limitent la croissance des plantes et la productivité des écosystèmes (Passioura, 1996; Aussenac, 2000). C'est un stress complexe car les réponses des plantes dépendent de sa rapidité de mise en place, son intensité, sa durée et de sa localisation temporelle. Historiquement, 3 stratégies de réponse à la sécheresse ont été identifiées : l'échappement, l'évitement et la tolérance (Larcher, 2003). Nous ne développerons pas les réponses typiques de l'échappement, c'est-à-dire la réalisation du cycle de vie pendant la saison humide, avant le développement de la sécheresse, qui ne concerne pas les forêts tempérées. Evitement et tolérance sont deux stratégies opposées en matière de maintien du statut hydrique. Les plantes évitantes ferment leur stomates très tôt lors le développement de la sécheresse et tentent de maintenir leur potentiel hydrique élevé alors que les plantes tolérantes laissent leurs stomates ouverts jusqu'à un niveau de déficit hydrique du sol plus élevé et tolèrent un potentiel hydrique plus négatif. Tout un gradient existe entre ces deux stratégies extrêmes et les réponses liées à ces deux stratégies ne sont pas exclusives.

Les réponses des plantes à la sécheresse incluent différents aspects dont la perception et la signalisation du stress, des variations de croissance et de l'allocation de croissance, une augmentation de l'efficacité d'utilisation de l'eau associée à une baisse de la conductance atmosphérique plus précoce que la baisse de l'assimilation de CO₂, de l'osmorégulation et de la détoxication (Chaves et al., 2003).

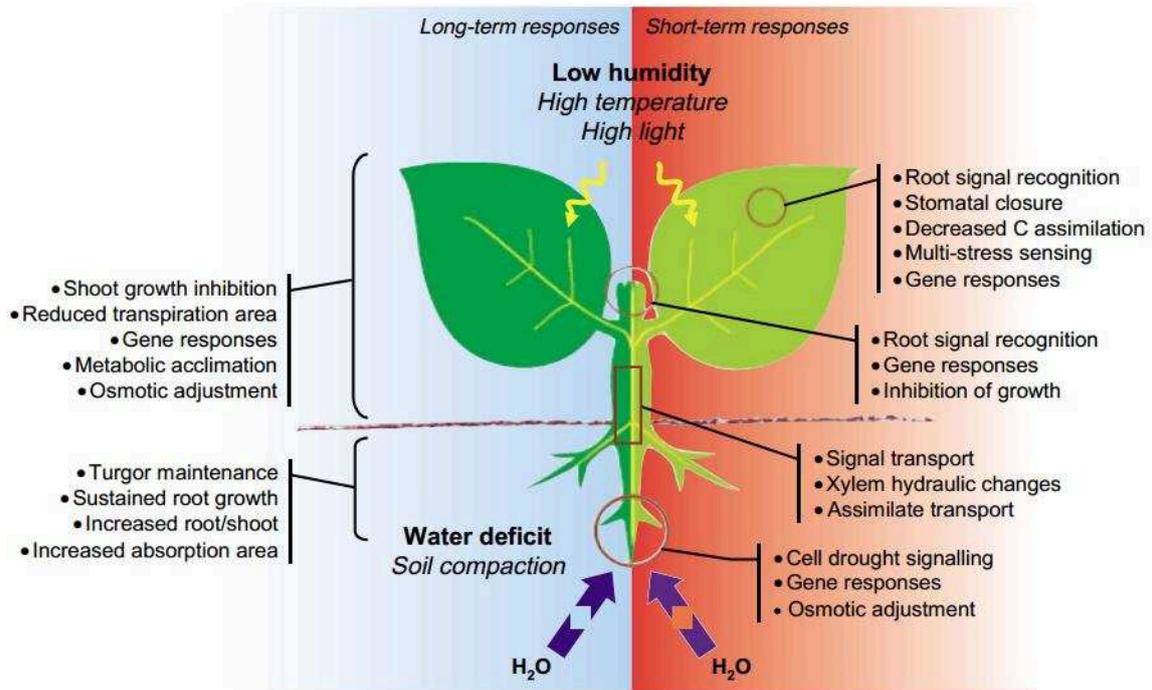


Figure.8. Ensemble des réponses de la plante à un stress hydrique

(Tiré de Chaves et al., 2003).

La croissance est un des processus les plus sensibles à la sécheresse. Celle des parties aériennes diminue avant que des variations mesurables du potentiel hydrique puissent être enregistrées (Hsiao, 1973, Bogeat-Triboulot et al., 2007). Les pertes de productivité sont la conséquence directe de cette diminution de la croissance aérienne. La croissance des racines est elle aussi diminuée par le déficit hydrique mais elle est y moins sensible, et donc différée dans le temps lorsque la sécheresse s'établit lentement. Il résulte de cette sensibilité différentielle une ré-allocation de la croissance en faveur de la partie souterraine (Root-to-Shoot ratio augmenté) (Chaves et al., 2003). Cette ré-allocation va ainsi dans le sens de l'hypothèse de l'équilibre fonctionnel qui énonce que les plantes répondent aux stress en favorisant la production relative des organes acquérant la ressource limitante, ce qui favorise la capture de la ressource qui fait défaut et ainsi réduit le stress (Chapin et al., 1987, Brassard et al., 2009). Selon certains auteurs, le maintien du développement des racines fines s'accompagne d'un géotropisme accru, ce qui favorise la prospection d'horizons plus profonds, a priori plus humides. (Sharp et Davies, 1985; Brunner et al., 2015).

La réduction de la conductance stomatique est une réponse fonctionnelle à la sécheresse qui a pour conséquence immédiate la limitation des pertes en eau par transpiration (Chapes et al., 2003). Avec la réduction de la croissance aérienne (et donc de la surface transpirante) et

le maintien de la surface absorbante (quand le stress n'est pas prononcé), la fermeture stomatique contribue à maintenir le potentiel hydrique au dessus d'un seuil critique pour la plante en terme de cavitation du système hydraulique (Cruiziat et al., 2002; Sperry et al., 2002). En effet, si le potentiel descend sous ce seuil, le taux d'embolie des vaisseaux du xylème augmente fortement, coupant à terme l'alimentation en eau des feuilles. Ce seuil est spécifique à chaque espèce. Par ailleurs la réduction du diamètre des éléments conducteurs tend à limiter ce risque d'embolie et constitue une réponse développementale.

L'assimilation nette de carbone est aussi sensible au déficit hydrique mais généralement moins que la croissance et la conductance stomatique (Bogeat-Triboulot et al., 2007). Cette sensibilité différentielle conduit à l'augmentation de l'efficacité d'utilisation de l'eau, c'est-à-dire, une productivité pour un moindre coût en eau. Ce trait est souvent évalué par la teneur en ^{13}C car la discrimination isotopique dépend fortement de la conductance stomatique (Farquhar et al., 1989).

Des réponses à la sécheresse se mettent également en place à l'échelle cellulaire. La diminution du potentiel hydrique foliaire induit une baisse de la turgescence des cellules. L'ajustement osmotique, *i.e.* l'accumulation de solutés solubles (sucres, acides aminés, minéraux) dans le symplasme fait baisser sa pression osmotique et permet ainsi de maintenir la pression de turgescence (Turner, 2017). D'autres molécules peuvent s'accumuler avec des concentrations plus faibles (sans effet osmotique) mais avec des effets protecteurs pour la cellule comme la stabilisation des membranes (putrescine, spermine, etc...). Enfin des processus de détoxification sont également mis en jeu pour éliminer les espèces réactives de l'oxygène produites par la déstabilisation de la physiologie cellulaire (Zhu, 2002).

Dans ma thèse, je me suis intéressé particulièrement au compartiment racinaire des arbres, celui-ci étant en charge de l'acquisition des ressources souterraines, notamment l'eau. J'ai choisi alors ici de développer plus amplement l'état de l'art actuel sur les effets de la sécheresse sur la partie souterraine.

B. REPONSES DU COMPARTIMENT SOUTERRAIN

En plus de l'ajustement de biomasse en faveur du compartiment racinaire et de l'enracinement plus profond, mentionnés dans le paragraphe précédent, des modifications

des racines d'ordre anatomique, morphologique, physiologique ou biochimique peuvent avoir lieu en réponse à la sécheresse.

Modifications morphologiques

L'effet de la sécheresse sur la morphologie racinaire est classiquement analysé au travers des variations d'un paramètre nommé "specific root length" (SRL) qui correspond au rapport entre la longueur développée et la biomasse d'une quantité de racines. Un moyen d'augmenter la capacité d'acquisition d'eau (ou de minéraux) d'une plante est en effet d'augmenter la surface absorbante racinaire, c'est à dire avoir des racines plus fines et plus longues ce qui aura tendance à augmenter le SRL. L'augmentation du SRL, c'est-à-dire, la production, pour une biomasse donnée, de racines plus fines et plus longues, augmente la capacité d'acquisition de l'eau à investissement carboné égal. Cependant, les racines les plus fines sont également les plus fragiles et ont une longévité raccourcie, la mortalité racinaire est plus forte sous sécheresse touchant particulièrement les racines les plus fines (non lignifiées) causant d'autre part une diminution de SRL (Ostonen et al., 2007). Ces deux faits allant dans des directions opposées illustrent le fait qu'en réalité, il est compliqué de déterminer comment varie le SRL avec la sécheresse (Brunner et al., 2015).

Modifications anatomiques

Sous contrainte hydrique, les vaisseaux du xylème deviennent plus nombreux mais plus petits dans les racines comme dans l'ensemble de la plante (Brunner et al., 2015). En effet, développer de tels vaisseaux diminuerait le risque d'embolie et donc de perturbation de l'alimentation hydrique de la plante (Brunner et al., 2015). La mort précoce du cortex permet une économie de carbone et d'énergie.

Modifications physiologiques et biochimiques

Différentes modifications biochimiques ont été observées en réponse à la sécheresse, avec des conséquences sur le fonctionnement physiologique. Une augmentation de la concentration de fructose a été observée dans les racines fines de plantules de hêtre soumis à la sécheresse (Zang et al., 2014). Ce sucre contribue à l'ajustement osmotique et peut être considéré comme un pré requis à l'acquisition d'eau (Zang et al., 2014). D'autre part, une suberisation et lignification des racines sous sécheresse édaphique ont également été

observées, ce qui permettrait de diminuer la perte d'eau des racines vers le sol et la déshydratation des cellules racinaires (Brunner et al., 2015).

VI. INFLUENCE DES MYCORHIZES POUR L'ACQUISITION DES RESSOURCES SOUTERRAINES

A. LES MYCORHIZES

Les racines de la plupart des plantes terrestres forment des associations avec des champignons qui sont appelées mycorhizes (Brundrett, 2009). Deux grands types de mycorhizes existent chez les arbres, les ectomycorhizes (ECM) et les endomycorhizes arbusculaires (AM). Dans le cas des ECM, les racines absorbantes sont entourées par les filaments du champignon qui forment un manteau autour de cette racine et pénètre à l'intérieur de celle-ci, tout en restant à l'extérieur des cellules. La plupart des essences des forêts boréales et tempérées (*Betulaceae*, *Fagaceae*, *Pinaceae* et *Salicaceae*) sont ainsi des espèces formant des ectomycorhizes (Brundrett, 2009). Dans le cas des AM, le champignon s'introduit jusqu'à l'intérieur des cellules de la racine. Quelques essences européennes forment des AM avec des champignons telles que les érables (*Acer sp*) et les frênes (*Fraxinus sp*).

L'association entre les champignons mycorhiziens et les plantes est qualifiée de symbiose, soit une interaction à bénéfices réciproques. Les champignons sont des êtres hétérotrophes vis à vis du carbone et les plantes leur fournissent une partie des molécules carbonées acquises lors de la photosynthèse. En échange, les champignons grâce au mycélium qui colonise le sol sur des distances très importantes, améliorent l'acquisition des ressources souterraines en augmentant considérablement le volume de sol potentiellement prospecté par les racines (van der Heijden et Sanders, 2002). Les mycéliums des AM et ECM absorbent et transportent en effet l'eau vers la plante (Auge, 2004; Lehto et Zwiazek, 2011). Ainsi, sous contrainte hydrique, les arbres mycorhizés sont en mesure d'accéder à d'autres sources d'eau qu'à proximité de la racine (en particulier en profondeur) et l'impact potentiel de la sécheresse est moindre. Ils présentent ainsi généralement une croissance supérieure aux arbres dépourvus de mycorhizes (Wu et al., 2013; Jayne et Quigley, 2014). Concernant les nutriments, les champignons AM sont particulièrement efficaces pour acquérir le phosphore sous forme inorganique et le transmettre aux espèces qu'ils mycorhizent, tandis que les

champignons ECM favorisent en général l'acquisition par les plantes de l'azote sous forme organique (Hodge, 2017).

Au sein de chaque type mycorhizien, une grande diversité d'espèces de champignons existe et ces espèces ne sont pas équivalentes en termes d'efficacité vis-à-vis des apports pour les plantes, notamment pour la quantité et la forme des nutriments assimilés (Hodge, 2017). La diversité fonctionnelle qui existe chez les espèces de champignons mycorhiziens peut ainsi entraîner une complémentarité fonctionnelle lorsque plusieurs espèces colonisent le système racinaire d'une même plante (Koide, 2000). En théorie, augmenter le nombre d'espèces mycorhiziennes permet une meilleure acquisition des ressources souterraines et une plus forte croissance des plantes (van der Heijden et al., 1998). Une étude récente a permis de démontrer que la diversité au niveau des familles était plus importante que la diversité au niveau des espèces pour augmenter les performances de la plante hôte (Yang et al., 2017).

B. INFLUENCE DANS LES INTERACTIONS ENTRE ARBRES

1. COMPLEMENTARITE FONCTIONNELLE

Des études effectuées dans différents types de forêts ont montré qu'au sein d'un peuplement, la richesse spécifique en champignons mycorhiziens était liée à la richesse spécifique en arbres (Kernaghan et al., 2003; Ishida et al., 2007; Lang et al., 2011; Nguyen et al., 2016). Ceci est dû au fait que certaines espèces de champignon mycorhizien sont spécifiques d'un hôte alors que d'autres sont généralistes (Lang et al., 2011). Ainsi la complémentarité fonctionnelle au sein d'un même système racinaire devrait également se produire entre différentes essences ayant chacune leur propre cortège mycorhizien. On peut faire l'hypothèse que cette complémentarité fonctionnelle puisse être d'autant grande que les arbres considérés soient de types mycorhiziens différents (ECM vs. AM). Si cette hypothèse est vérifiée, un peuplement mélangé constitué de différentes espèces d'arbres à ECM et à AM exploitera plus exhaustivement le milieu et la compétition sera diminuée au profit de la complémentarité.

2. LES RESEAUX MYCORHIZIENS

Le mycélium des mycorhizes forme dans le sol forestier un réseau qui connecte les systèmes racinaires des arbres entre eux, sans que ces arbres soient nécessairement de la même

espèce (Courty et al., 2010). Cette connexion entre arbres rend possible le transfert d'éléments d'un individu à un autre. Ainsi il a aussi été montré que des transferts d'eau (Warren et al., 2008; Prieto et al., 2016) et de carbone (Courty et al., 2010; Klein et al., 2016) avaient lieu. Il a été montré que ce phénomène facilitait l'établissement des plantules par transfert d'eau des arbres matures ou souches vers les plantules en période de sécheresse (Bingham et Simard, 2011). De façon similaire, des transferts de carbone peuvent s'effectuer des arbres matures occupant la canopée vers les plantules ombragées (Courty et al., 2010). Récemment il a été démontré que ce type de transfert pouvait également s'opérer à destination d'un arbre adulte appartenant à une espèce différente (Klein et al., 2016).

OBJECTIFS

Sous les latitudes européennes, les changements des patrons de précipitations et de température devraient se traduire par une augmentation en fréquence et en sévérité des sécheresses estivales. Les forêts européennes fournissent un certain nombre de services écosystémiques dont la fourniture en bois. Comme tous les écosystèmes, elles sont vulnérables aux changements climatiques. Afin de pouvoir maintenir la productivité des peuplements forestiers dans le futur, une adaptation des pratiques de gestion sylvicole apparaît nécessaire. Il a été proposé que les peuplements mélangés constituent une option pertinente permettant d'améliorer la productivité des parcelles tout en les rendant plus résistantes à divers stress dont la sécheresse (Spiecker, 2003). Le lien entre diversité en espèces et fonctions/services écosystémiques des forêts a commencé à être étudié il y a peu de temps et les résultats sont globalement contradictoires (Zhang et al., 2012; Grossiord et al., 2014b). Les travaux en écologie et en écophysiologie des arbres doivent apporter des réponses aux interrogations des gestionnaires sur les modes de sylviculture à mener, en particulier au niveau des jeunes stades des arbres (la régénération naturelle étant une étape sensible au sein des peuplements). L'objectif ultime serait de déterminer les espèces qu'il est préférable d'associer aujourd'hui et dans chaque situation donnée, afin de bénéficier des avantages des peuplements mélangés dans 100-150 ans.

L'essentiel des études existantes à l'heure actuelle sur ces questions a porté sur l'effet de la diversité en espèces sur la croissance des arbres ou leur statut hydrique dans certaines conditions de mélange et de disponibilité en eau. Ces paramètres, qui permettent de caractériser le résultat des interactions entre espèces (compétition vs. complémentarité) dans des conditions spatio-temporelles particulières, peuvent être considérées comme la résultante des différents mécanismes d'interaction (comme l'ascenseur hydraulique ou la ségrégation spatiale des organes d'acquisition des ressources par exemple). Or, ces mécanismes ont été très peu étudiés directement dans ces travaux, ce qui amène les auteurs à formuler des hypothèses à leur égard sans pouvoir les vérifier. Il est par conséquent difficile de déterminer à l'heure actuelle précisément l'origine des bénéfices constatés dans les peuplements forestiers mélangés. Souvent, un même mélange peut s'avérer avantageux dans certaines conditions mais pas dans d'autres (Forrester, 2014). **Il importe donc maintenant que des travaux de recherche s'intéressent à déterminer et comprendre les mécanismes impliqués, leur importance respective, pour que les résultats**

puissent vraiment bénéficier à la gestion forestière. C'est un des objectifs à la base de ma thèse.

Les mécanismes d'interactions ont lieu dans le compartiment aérien comme dans le compartiment souterrain, cependant ce dernier est très largement sous-étudié alors qu'il est primordial dans un contexte de sécheresse puisque l'eau et les éléments minéraux sont des ressources souterraines. Il a été montré que la compétition racinaire pour les ressources a généralement un impact plus marqué sur le fonctionnement des plants que la compétition aérienne (Wilson, 1988; Casper & Jackson, 1997; Kiaer et al, 2013). Une des raisons pour laquelle le compartiment souterrain est sous étudié est que le système racinaire des plantes est difficile d'accès. De plus, la prise en compte exhaustive du système racinaire est difficile pour les plantes annuelles et les jeunes plants d'arbres et impossible pour des arbres adultes. La mise en œuvre de moyens techniques très importants, comme des pelleteuses, des excavatrices, ou des pompes à eau..., ne permet généralement que d'avoir accès à une profondeur relative et uniquement aux racines les plus robustes (*e.g.* Tarroux et DesRochers, 2011).

Dans le cadre de ma thèse, je me suis intéressé au fonctionnement racinaire du hêtre quand il est en interaction ou non avec d'autres essences forestières, dans un contexte où la ressource hydrique est limitante ou non. **L'originalité de mon travail de thèse réside dans l'importance accordée au compartiment souterrain, en lien avec le manque de connaissance actuellement identifié dans la littérature scientifique.** Les expérimentations que j'ai menées ont été effectuées soit sur des arbres très jeunes (2 ans), la régénération étant un stade critique dans le développement des peuplements, soit sur des arbres âgés de 17 ans environ en plantation. J'ai analysé la croissance et le fonctionnement global des plants afin de pouvoir relier les modifications observées au niveau racinaire avec les performances globales des arbres.

Les objectifs précis de mon travail de thèse ont été de déterminer les modifications potentielles du système racinaire en réponse à la disponibilité en eau et à l'identité des compétiteurs et les mettre en lien avec la performance et le fonctionnement des individus. Pour caractériser ce système racinaire, je me suis intéressé aux propriétés des racines fines (morphologie, anatomie, composition biochimique), leur biomasse, leur distribution verticale et à une échelle plus globale l'investissement relatif des individus dans ce

compartiment. Je me suis intéressé également à l'occupation verticale du sol par les racines du hêtre dans une plantation où celui-ci était en conditions de mono-culture ou de mélange avec l'érable. Il s'agissait en particulier de déterminer les profondeurs d'acquisition de l'eau de chaque espèce dans des situations contrastées de sécheresse. Ces deux points permettaient de mettre en évidence ou non une potentielle différenciation de niche en situation de mélange. Enfin, les mycorhizes sont un élément indissociable vis à vis de l'acquisition des ressources souterraines chez les plantes (van der Heijden & Sanders, 2003). Il n'existe pas d'informations sur le lien entre diversité des communautés fongiques mycorhiziennes et la proportion spécifique dans les mélanges d'arbres auxquelles elles sont associées. Je me suis intéressé alors à comprendre l'effet du mélange hêtre / érable sur la diversité des communautés fongiques ectomycorhiziennes dans le sol.

Au vu des différents objectifs de mon travail, les hypothèses suivantes ont été testées:

Hypothèse 1: En situation d'interaction de diverses espèces, la morphologie et les propriétés des racines fines sont impactées par l'identité de l'espèce compétitrice et par la disponibilité en eau. Dans cette situation, les plants maximisent l'acquisition de la ressource hydrique (qui est limitante) en augmentant notamment la surface totale des racines fines (donc le potentiel d'absorption).

Hypothèse 2: La biomasse et la distribution verticale des racines fines dans le sol est influencée par l'identité du voisin et par la disponibilité en eau. Une occupation racinaire verticale différente selon les espèces (*i.e* ségrégation racinaire) est observée en mélange et pourrait potentiellement être perçue comme une diminution de compétition via de la séparation de niche.

Hypothèse 3: Les peuplements mélangés abritent une biodiversité en espèces mycorhiziennes plus grande. Ceci pourrait s'accompagner d'une plus grande diversité fonctionnelle des mycorhizes présentes sur la parcelle et donc d'une exploitation plus efficace des ressources du sol, qui expliqueraient les gains de croissance des arbres en situation de mélange.

Hypothèse 4 : En peuplement mélangé, les différentes espèces prélèvent à des profondeurs différentes en période de sécheresse prononcée. Ce qui permet de réduire la compétition pour la ressource et favoriserait la croissance en condition de mélange.

Afin de répondre à ces objectifs et tester ces hypothèses, j'ai mis en œuvre diverses expérimentations complémentaires au cours de ces 3 années de thèse. Je les synthétise rapidement dans ce chapitre et elles seront décrites avec détails dans les chapitres suivants. Deux approches générales complémentaires ont été utilisées. Elles ont pour point commun de représenter des conditions d'interaction d'espèces simples à deux espèces afin d'étudier une communauté simplifiée et de séparer plus aisément les effets de chaque espèce (Kelty et Cameron, 1995).

La première partie du travail expérimental de ma thèse a été réalisée dans les serres climatisées du centre de recherche INRA de Champenoux. Cette approche en conditions semi-contrôlées possède divers avantages importants, le premier était de travailler dans des conditions environnementales relativement stables et homogènes pour l'ensemble des plants. En effet, la température était contrôlée ainsi que le niveau d'alimentation hydrique de chaque plant tout au long de l'expérimentation, ce qui est crucial quand on étudie l'effet de la disponibilité en eau sur le fonctionnement des individus. L'autre avantage de cette approche est liée à l'utilisation de pots qui permettent la récolte de la totalité des compartiments de l'individu, et en particulier les racines fines en fin d'expérimentation. Cette approche permet ainsi d'étudier des mécanismes relativement fins. Le désavantage majeur de cette approche est sa grande artificialité. Les conditions semi-contrôlées sont par définition éloignées des conditions naturelles que l'on retrouve dans les écosystèmes. L'utilisation de pots limite l'espace disponible pour le développement des racines. Mais l'objectif d'une telle approche n'est ni de recréer des conditions naturelles de développement de jeunes plants, ni de transposer les résultats obtenus aux conditions de croissance de jeunes plants en forêt. Enfin le format pot oblige, quand on travaille sur des espèces d'arbres, à utiliser des individus de tailles limitées et donc jeunes. Cette approche ne permet donc de s'intéresser aux mécanismes de réponse qu'à ce stade précis. Cette approche a permis de tester les hypothèses 1 et 2. Dans ce travail, le fonctionnement du hêtre commun (*Fagus sylvatica*) a été étudié en interactions avec des individus conspécifiques (hêtre) ou allospécifiques (autres espèces), à savoir le pin sylvestre (*Pinus sylvestris*) et le chêne sessile (*Quercus petraea*).

La deuxième partie des travaux de ma thèse a été réalisée dans une plantation âgée de 17 ans en forêt de Haye, à proximité de Nancy (Collet et al., 2014). Cette plantation possède la

particularité d'être organisée suivant 2 gradients orthogonaux : le premier est un gradient de densité de tiges (de 25000 à 1500 arbres ha⁻¹). Le deuxième est un gradient de mélange hêtre commun / érable sycomore. Aux extrémités, chaque espèce est représentée à 100%, et au milieu du gradient, le mélange représente un taux de 50-50 des deux espèces. Les avantages de ce dispositif sont de pouvoir travailler dans des conditions naturelles, sur des arbres de type perchis, dans un milieu naturel (climat, sol) relativement homogène. L'inconvénient majeur est l'impossibilité de contrôler les conditions du milieu. Ces conditions naturelles limitent les capacités d'accès à l'ensemble des systèmes racinaires des individus et requièrent une autre stratégie expérimentale. Cette approche a permis de tester les hypothèses 2, 3 et 4 et d'analyser l'effet de la présence de l'érable sycomore (*Acer pseudoplatanus*) sur le fonctionnement du hêtre commun.

**PARTIE 1 : EFFETS CROISES DE LA COMPETITION
INTRA- ET INTER-SPECIFIQUE ET DE LA DISPONIBILITE
EN EAU SUR LE DEVELOPPEMENT AERIEN ET
SOUTERRAIN ET LES TRAITS FONCTIONNELS DE JEUNES
PLANTS DE HETRE**

PREAMBULE

Ce premier chapitre correspond étroitement aux résultats de l'article en anglais intitulé "***Interactive effects of competition and water availability on above- and below-ground growth and functional traits of European beech at juvenile level***" publié en décembre 2016 dans le journal *Forest Ecology and Management*. Afin d'éviter une traduction mots à mots de cet article en français, j'ai fait le choix alors dans ce premier chapitre de présenter une synthèse en français des résultats de ce travail précédant l'article dans sa forme publiée.

SYNTHESE

Dans ce premier chapitre je présente mes résultats concernant l'étude des effets croisés de la compétition et de la disponibilité en eau sur de jeunes plants de hêtre commun.

Contexte

Le hêtre commun (*Fagus sylvatica*) est l'une des essences commerciales les plus importantes d'Europe. Cette espèce est connue pour souffrir d'une forte compétition intraspécifique pour les ressources, que ce soit au niveau aérien et souterrain. Des études récentes (van de Peer et al., 2016; Setiawan et al., 2017) suggèrent de favoriser des peuplements mélangés plutôt que monospécifiques dans des programmes de régénération naturelle afin de favoriser la croissance et la survie des jeunes arbres. De plus, le hêtre est également connu pour avoir une croissance très sensible à la sécheresse édaphique (Packham et al., 2012) et la régénération naturelle de cette espèce est menacée dans le contexte des changements climatiques attendus dans la plupart des régions d'Europe où elle est présente. Il importe alors de mieux comprendre l'impact de la sécheresse et le rôle des interactions avec d'autres espèces sur le fonctionnement hydrique et carboné du hêtre.

Objectifs

Mes travaux se sont focalisés sur les modifications du système racinaire de jeunes plants de hêtre en réponse à la disponibilité en eau et à l'identité des compétiteurs afin d'apporter des éléments pour expliquer la performance et le fonctionnement des hêtres dans ces diverses conditions. Le but était de tester deux hypothèses au cœur de ma thèse. La première est que la biomasse et la distribution verticale des racines fines dans le sol est influencée par

l'identité du voisin et par la disponibilité en eau. Une occupation racinaire verticale différentes selon les espèces (*i.e* la ségrégation racinaire) en mélange pourrait potentiellement diminuer la compétition via de la séparation de niche. La seconde hypothèse est que la morphologie et les propriétés des racines fines sont impactées par l'identité de l'espèce compétitrice et par la disponibilité en eau. La conséquence est une amélioration de l'acquisition de la ressource hydrique limitante, par augmentation notamment de la surface racinaire totale. Cette expérimentation permettait de tester également deux hypothèses complémentaires : (i) La présence et l'identité d'un compétiteur impacte les performances des plants, la compétition étant supposée moins forte avec une espèce fonctionnellement différente qu'avec un conspécifique. Et (ii) la disponibilité en eau influence la force et la nature des interactions.

Matériel et Méthodes

Une expérience en pot en conditions semi-contrôlées (serre climatisée) a été mise en place. Dans chaque pot, un jeune plant de hêtre a été planté (i) seul (pas de compétition), (ii) avec un conspécifique (mimant une situation de compétition intraspécifique), ou (iii) avec un plant de chêne sessile ou de pin sylvestre (mimant des situations de compétition interspécifique). Après une période où tous les plants étaient maintenus à la même disponibilité en eau (réserve en eau relative du sol = 0.8), la moitié des pots est restée bien arrosée afin de garantir une disponibilité en eau satisfaisante et l'autre moitié a reçu une quantité d'eau moindre chaque semaine afin d'imposer une sécheresse contrôlée (réserve en eau relative du sol = 0.2).

Après une saison de croissance, la performance des plants de hêtre a été estimée à partir de leur croissance aérienne (hauteur et diamètre de la tige principale) et de la biomasse totale. La biomasse des différents compartiments (tiges, feuilles, grosses racines, fines racines) a été mesurée à la fin de l'expérimentation. Ce qui a permis de déterminer la stratégie d'allocation de la biomasse dans les différents compartiments. Le fonctionnement général des plants a également été caractérisé (morphologie de la feuille, conductance stomatique, teneur en azote des feuilles, signature isotopique du carbone des feuilles). Enfin l'effet de la compétition et de la sécheresse a été analysé sur différents aspects du système racinaire : la distribution verticale des racines fines, leur morphologie, l'anatomie des vaisseaux du xylème et leur composition biochimique.

Résultats – Discussion

Dans des conditions non limitantes en eau, la croissance aérienne des plants de hêtre était plus faible en présence d'un compétiteur conspécifique, démontrant un effet négatif du nombre de plants dans les pots (et donc de la densité de plantation) sur les performances. La présence d'un conspécifique n'a pas eu d'effet sur la morphologie des racines fines, leur distribution verticale ou leur composition biochimique. Cependant l'allocation de biomasse plus forte vers le compartiment racinaire, accompagnée d'une longueur racinaire maximale plus importante par rapport aux plants seuls, indique une optimisation de la prospection souterraine, suggérant une réponse à une compétition souterraine plus forte qu'aérienne. Les plants de hêtre en interaction avec des chênes ont montré des traits similaires aux hêtres seuls. Cette apparente absence de compétition est vraisemblablement due à la faible taille des chênes, ou à des différences intrinsèques des deux espèces ayant mené à de la séparation de niche.

Les hêtres en compétition avec les pins présentaient des valeurs de traits similaires à celles mesurées chez les hêtres en compétition avec des conspécifiques, à l'exception de la morphologie des racines fines. La longueur de racine par unité de masse (SRL) était plus faible en présence du pin. Ce résultat est surprenant sachant que le SRL des hêtres a précédemment été trouvé plus fort en présence de conifères (Bolte et Villanueva, 2006; Bolte et al., 2013). Sachant que le SRL est positivement corrélé à l'acquisition des ressources souterraines, on aurait pu s'attendre à ce qu'il soit augmenté en situation de compétition interspécifique. Les espèces de pin sont connues pour leurs effets allélopathiques sur la végétation environnante et leur tendance à acidifier le milieu. Ces deux propriétés peuvent mener à la mort des racines les plus fines ou à un développement plus faible entraînant un SRL global plus faible. Globalement, sous conditions non limitantes en eau, malgré les fortes divergences fonctionnelles et écologiques de ces deux espèces, la compétition avec le pin était aussi forte que la compétition avec un conspécifique au stade jeune plant.

La sécheresse a eu un fort impact négatif sur la croissance aérienne et le développement racinaire (moins de biomasse et distribution plus superficielle) des plants de hêtre, confirmant la sensibilité de cette espèce à ce stress abiotique. Sous sécheresse, une interaction positive entre le hêtre et un compétiteur allospécifique était attendue en comparaison avec la situation de compétition intraspécifique. La présence du chêne a été

bénéfique pour le hêtre. En effet, le hêtre en présence du chêne a présenté une plus forte croissance et une plus grande teneur en eau dans les feuilles qu'en l'absence de compétition. L'origine de cette facilitation est cependant difficile à établir. Nous faisons l'hypothèse que cela pourrait résulter d'une composition de la communauté mycorhizienne plus diverse fonctionnellement en présence du chêne, permettant d'exploiter les ressources du sol plus efficacement. La croissance du hêtre en compétition avec un conspécifique ou avec un pin était similaire sous sécheresse à celle du hêtre en l'absence de compétition, ce qui montre une diminution de l'importance de la compétition en conditions hydriques limitantes.

Les résultats de cette expérimentation permettent de rejeter les hypothèses formulées. En effet, aucune modification de la biomasse et de la distribution verticale des racines fines en réponse à la présence d'un compétiteur n'a été constatée. Ceci indique une absence de ségrégation racinaire en condition de mélange dans cette expérimentation. En outre, bien que l'eau ait affecté une partie des traits racinaires (notamment la distribution verticale des racines fines), la compétition n'a eu que très peu d'effet sur ces derniers. La surface racinaire totale n'a pas été augmentée par la présence d'un compétiteur et a même été diminuée en présence du pin.

Perspectives

Puisque les traits racinaires qui ont été étudiés dans cette expérimentation n'ont été que peu affectés par la présence et l'identité d'un compétiteur, il serait intéressant de considérer des traits racinaires plus fonctionnels, dans des conditions similaires. Bien que la distribution verticale des racines fines soit similaire au sein de chaque traitement hydrique, cela ne préjuge pas forcément d'une similarité dans les profils d'acquisition des ressources souterraines. Des isotopes pourraient être utilisés afin de tester si les patrons spatio-temporels d'acquisition de l'eau (et des minéraux) sont modifiés en réponse à la compétition. Les communautés mycorhiziennes pourraient également être déterminées afin de tester une éventuelle modification de la diversité de celles-ci dans les différentes conditions. Il serait aussi intéressant de tester si la facilitation du hêtre par le chêne sessile se produit dans d'autres conditions, notamment à différents stades/âges des arbres. Enfin, la façon dont la présence du pin affecte la morphologie des racines fines de hêtre est

également un sujet qui mériterait d'être étudié, ainsi que les probables altérations du fonctionnement et de la performance des plants que cela pourrait engendrer à terme.

L'article en question peut être retrouvé à la fin de ce manuscrit

Fig. A1 Scheme of the experimental design and pictures of the experiment

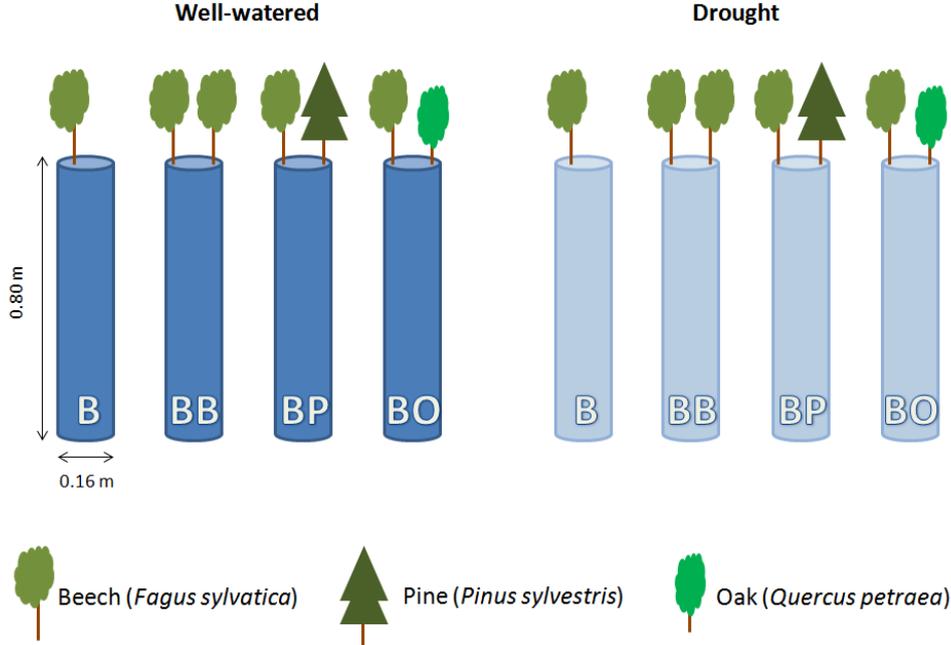


Fig. B.1 PCA individual graphs with centroids of the infrared spectra of fine roots (reflecting their biochemical composition) for the competition treatments (B: beech alone, BB: beech with another beech, BP: beech with a pine and BO: beech with an oak) and the water treatments (W: well-watered treatment, D: drought treatment). The Eigenvalues of the horizontal axis and vertical axes are 67.2% and 13.6%, respectively.

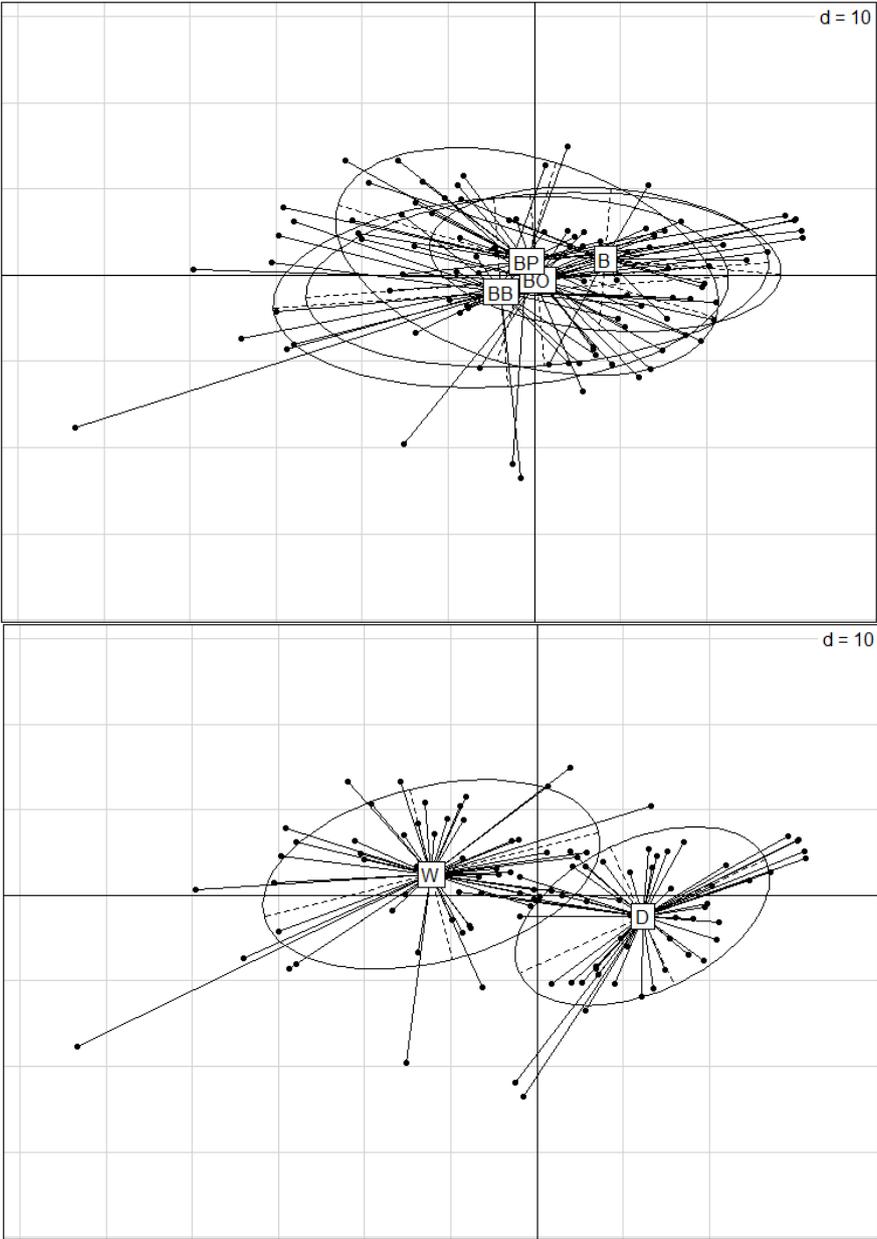


Fig. C.1 Shoot and root biomass of the competitors (beech (B), pine (P) or oak (O)) in the well-watered and drought treatments. Vertical profile of root mass density (RMD) of both target beech (cross) and competitor (black triangle) in each competition treatment: beech seedlings either grown alone (B), with another beech (BB), a pine (BP) or an oak (BO) in the well-watered and drought treatments.

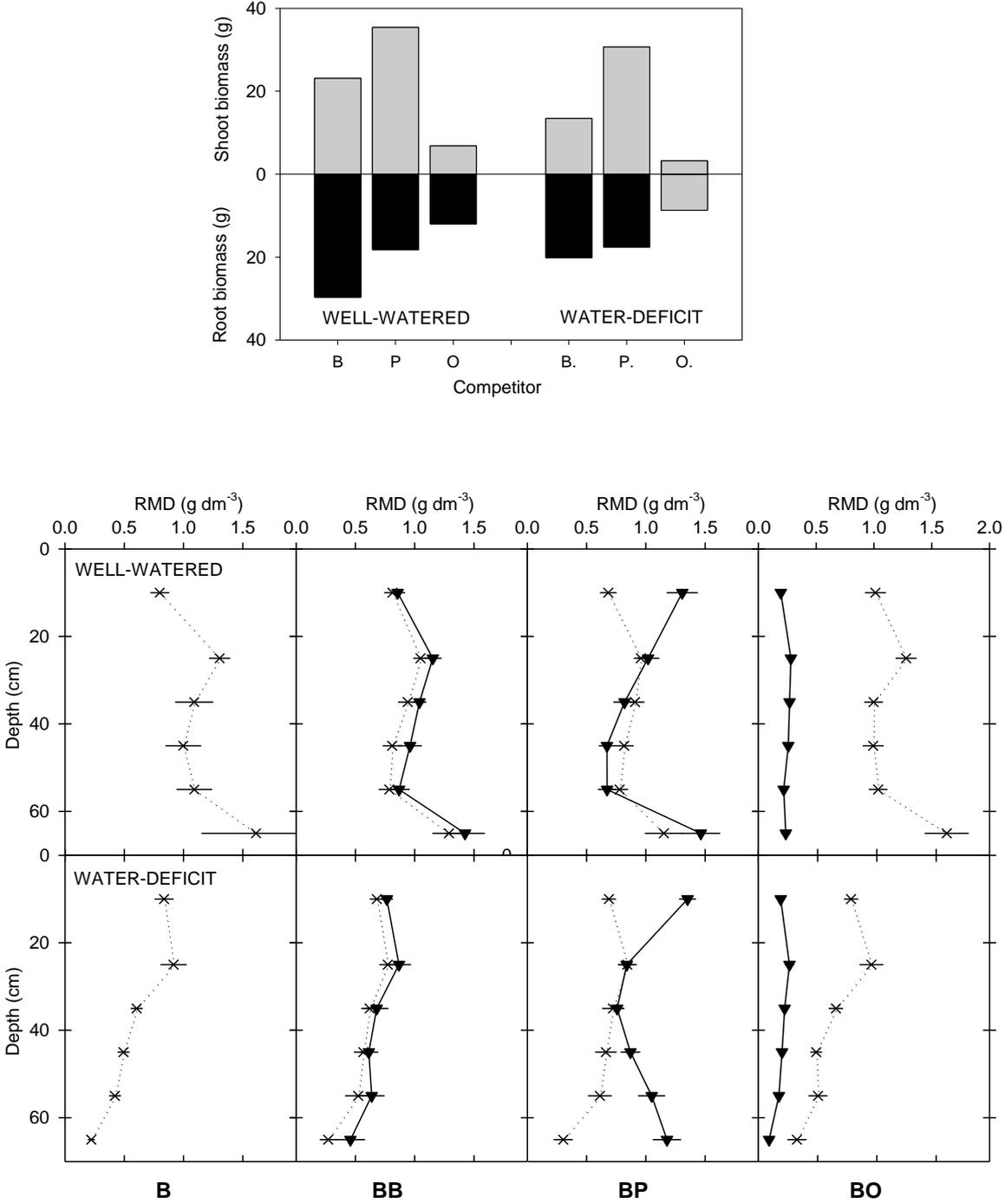
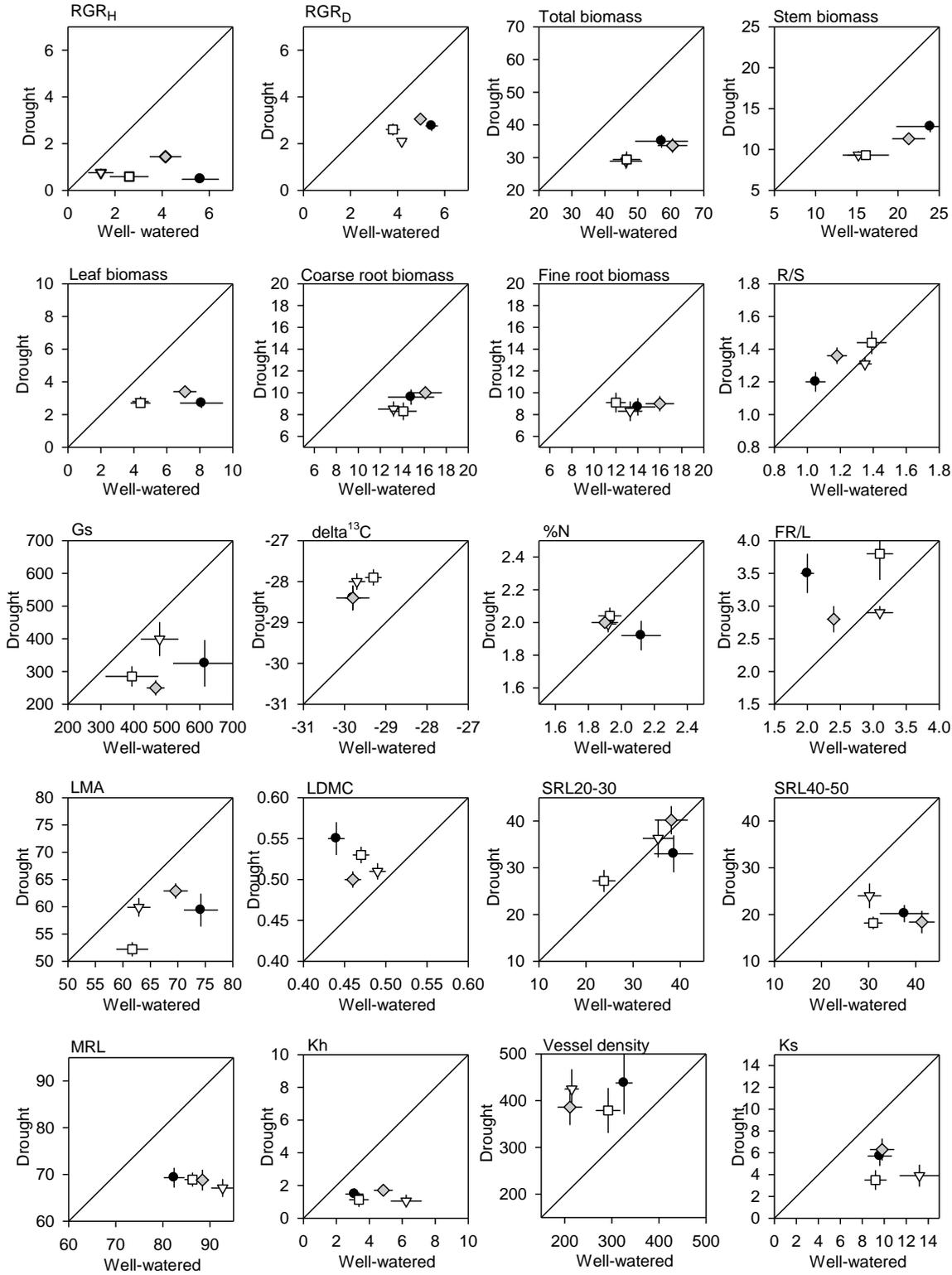


Fig. D.1 Biplot of the mean value (\pm SE) of different parameters observed under drought versus under well-watered conditions for each competition treatment: beech seedlings either grown alone (B, black circle), with another beech (BB, open triangle), a pine (BP, open square) or an oak (BO, grey diamond).



**PARTIE 2 : EFFET DE LA PRESENCE DE L'ERABLE
SUR LE DEVELOPPEMENT RACINAIRE DU HETRE EN
PLANTATION, SA PROFONDEUR D'EXTRACTION DE L'EAU
ET LES COMMUNAUTES FONGIQUES QUI LUI SONT
ASSOCIEES.**

I. INTRODUCTION

Le lien qui existe entre la diversité des espèces et la productivité des écosystèmes constitue un sujet central en écologie, qui est extrêmement étudié (Hooper et al., 2005; Cardinale et al., 2007). Concernant les écosystèmes forestiers, des méta-analyses ont notamment montré que, globalement, il existe un lien positif entre la diversité et la productivité (Zhang et al., 2012; Liang et al., 2016). De même, des études ont montré une meilleure résistance et résilience des forêts mélangées face à des stress tels que les attaques de ravageurs (Jactel et Brockerhoff, 2007; Guyot et al., 2016) ou la sécheresse (Pretzsch et al., 2013; Gazol et Camarero, 2016). A la lumière des résultats scientifiques qui s'accumulent en faveur des forêts mélangées, ce type de peuplement est d'ores et déjà favorisé en Europe (Knoke et al., 2008; Bravo-Oviedo et al., 2014).

Cependant les avantages réputés des forêts mélangées ne sont pas toujours vrais. Ainsi la littérature comprend également des exemples de mélanges qui ne sont pas plus productifs, ou plus résistants à la sécheresse que les peuplements purs (Vila et al., 2003; Grossiord et al., 2014b). Dans ce contexte, Il apparaît nécessaire de comprendre les processus sous-jacents aux avantages observés au sein des forêts mélangées. En effet, favoriser des mélanges d'essences n'est pertinent que si l'on sait quelles espèces associer et dans quelles conditions. Il a été proposé que les interactions positives des espèces, en particulier au travers d'une complémentarité fonctionnelle, permettent ces avantages. Mélanger des espèces possédant des niches écologiques distinctes réduirait la compétition et permettrait ainsi une utilisation plus complète des ressources.

Jusqu'à maintenant, la plupart des études sur les forêts mélangées se sont portées sur le compartiment aérien. Associer des espèces avec des tolérances à l'ombrages différentes engendre généralement des bénéfices de productivité à l'échelle de l'écosystème (Morin et al., 2011; Zhang et al., 2012; Lu et al., 2016). La stratification de la canopée, qui en résulte, permet en effet une meilleure absorption totale de la lumière reçue par la canopée (Bauhus et al., 2004; Sapijanskas et al., 2014). Au contraire, le compartiment souterrain reste globalement assez peu étudié (Laliberté, 2017). Or, les racines fines, ainsi que les mycorhizes qui leur sont associées, absorbent l'eau et les nutriments, des ressources primordiales au bon fonctionnement de la plante, c'est à dire l'eau et les nutriments. La capacité que pourraient avoir plusieurs espèces en mélange à augmenter le potentiel de capture de ces

ressources reste largement méconnue. Ceci est dû en partie à la difficulté d'accès et d'observation des systèmes racinaires, dont l'étude nécessite l'utilisation de méthodes chronophages, laborieuses et la plupart du temps destructrices.

L'utilisation des isotopes stables permet en partie de pallier à ce problème, en permettant de déterminer les sources d'eau (pluies vs. nappes phréatiques; différentes profondeurs de sol...) utilisées par les plantes (Dawson et al., 2002). L'absence de fractionnement isotopique lorsque la plante absorbe l'eau permet de comparer la signature de l'eau de la plante avec celles des sources potentielles d'eau dans le sol à un instant donné (Bingham et al., 2000), et d'en déduire la profondeur d'extraction d'eau moyenne à cet instant. De cette manière, il a été montré que des espèces ou des groupes fonctionnels différents puisaient l'eau à des profondeurs moyennes différentes (Jackson et al., 1995; Grossiord et al., 2014a; Schwendenmann et al., 2014; Goisser et al., 2016). Cette profondeur d'acquisition de l'eau peut varier avec les conditions environnementales du milieu. Ainsi, la profondeur d'acquisition de l'eau chez certaines espèces varie avec la disponibilité en eau (Kulmatiski et Beard, 2013; Hoeskstra et al., 2014; Yang et al., 2015; Grossiord et al., 2017), mais aussi avec l'identité des voisins et la densité du peuplement (Meissner et al., 2012; Grossiord et al., 2014a; del Castillo et al., 2016). Une complémentarité vis à vis de l'acquisition de l'eau peut ainsi être obtenue en situation de mélange, soit grâce à une différence fondamentale entre profondeur d'acquisition de l'eau, soit par ajustement phénotypique en réponse à la diversité ou l'identité des voisins.

Connaitre la distribution verticale des racines fines dans le sol apporte des éléments sur le patron spatial potentiel d'acquisition. Une productivité racinaire plus grande a été observée en forêts mélangées, ce qui suggère qu'une stratification racinaire a lieu entre les essences composant les mélanges (Brassard et al., 2013; Ma et Chen, 2016). Plusieurs auteurs ont proposé qu'une telle stratification racinaire par des espèces en mélange pouvait mener à une meilleure acquisition des ressources souterraines (Jose et al., 2006; Forrester et al., 2010; Brassard et al., 2013). A titre d'exemple, on peut noter les travaux intéressants menés sur deux espèces très différentes, du point de vue de leur architecture, leur phénologie, leur fonctionnement général: le hêtre et l'épicéa (Pretzsch et al., 2014). Dans les peuplements mélangés, les racines fines de hêtre sont en moyenne plus profondes et celles d'épicéa plus superficielles que dans leurs peuplements purs respectifs (Schmid 2002; Bolte et Villanueva,

2006; Bolte et al., 2013; Pretzsch et al., 2014; Goisser et al., 2016). Ces observations sont à mettre en parallèle avec les résultats de Goisser et al. (2016) où l'épicéa prélevait en moyenne l'eau plus superficiellement que le hêtre sur leur site d'étude.

Comme souligné dans l'introduction générale de ma thèse, les champignons mycorhiziens jouent un rôle fondamental dans le fonctionnement des plantes et colonisent une grande majorité des plantes terrestres (van der Heijden et Sanders, 2003; Mohan et al., 2014). Il existe une diversité fonctionnelle importante entre les espèces de champignons mycorhiziens dans leur capacité à puiser l'eau et les nutriments, à dégrader la matière organique et à protéger leurs partenaires contre les stress abiotiques (Johnson et al., 2017). Ainsi quand une communauté avec une grande variabilité d'espèces de champignons mycorhiziens colonise le système racinaire d'une plante, celle-ci peut mieux acquérir les ressources souterraines, avec des conséquences potentiellement positives pour sa croissance (van der Heijden et al., 1998; Koide, 2000). Or, il a été montré que les peuplements mélangés hébergeaient, généralement, une plus grande diversité fongique mycorhizienne que les peuplements purs (Dickie, 2007). Ceci s'explique par la présence d'espèces de champignons mycorhiziens spécifiques à chaque essence hôte, en plus des espèces de champignons généralistes (Lang et al. 2011). Une complémentarité fonctionnelle entre essences d'arbre peut avoir lieu au travers de leurs associations avec différents champignons mycorhiziens. Une question complémentaire, qui est jusqu'alors restée sans réponse, est de savoir comment la proportion d'une espèce au sein d'un mélange modifie la diversité de la communauté fongique mycorhizienne associée à une seconde espèce.

Afin d'apporter des éléments de réponse aux interrogations abordées ci-dessus, je me suis intéressé au compartiment souterrain dans une plantation expérimentale où deux espèces, le hêtre commun (*Fagus sylvatica*) et l'érable sycomore (*Acer pseudoplatanus*), sont en mélange. La particularité de cette plantation est la répartition des arbres, formant deux gradients orthogonaux, à la fois en densité de plantation et en proportion d'espèce. Bien que ces deux espèces soient considérées comme écologiquement équivalentes au stade jeune (Hein et al., 2009), des recherches réalisées dans la plantation ont montré que les deux espèces en mélange génèrent une productivité légèrement plus forte par rapport aux peuplements purs (Collet et al., 2014). Pour les deux espèces, les individus qui sont entourés d'arbres allospécifiques présentent une croissance plus importante que les arbres entourés

de conspécifiques (Collet et al., 2014). Ceci suggère un effet bénéfique du mélange sur la croissance et donc des effets de complémentarité vis à vis de l'acquisition des ressources pour les deux espèces.

Dans le but de tester si cette complémentarité avait une origine souterraine, nous avons réalisé une série d'expérimentations afin de répondre aux questions suivantes :

1. La profondeur d'extraction de l'eau varie-t-elle en fonction de l'espèce? Varie-t-elle également en fonction de la compétition et de la composition spécifique du voisinage et en fonction de la disponibilité en eau?

Pour ce faire, nous avons déterminé la profondeur moyenne d'acquisition de l'eau par le hêtre et par l'érable, dans les différentes conditions (i) de densité de la plantation (et donc d'intensité de compétition) et (ii) de proportions spécifiques des deux espèces. Cette expérimentation a été réalisée durant l'été 2014, caractérisé par une sécheresse modérée. Cette expérimentation a donc été répétée durant l'été 2015 afin de profiter de la sécheresse prononcée qui s'est exercée en Lorraine (Orth et al., 2016). Nous avons pu alors étudier si la disponibilité en eau influençait la profondeur d'extraction de l'eau.

2. Comment la biomasse racinaire est-elle répartie au sein de la plantation? Les systèmes racinaires des deux espèces occupent-ils des espaces différents?

L'objectif ici était de décrire l'hétérogénéité spatiale de la distribution de la biomasse racinaire dans la plantation et d'étudier quelques facteurs pouvant expliquer cette hétérogénéité. Nous avons réalisé 92 carottes de sol réparties sur la plantation afin de déterminer l'effet des conditions locales (densité, proportion spécifique) sur la biomasse de racines fines. Nous avons considéré la distribution racinaire totale dans le sol, dans le but de décrire l'exploitation souterraine par les racines au sein de la plantation. Nous avons ensuite cherché à distinguer les proportions relatives de hêtre et d'érable dans cette biomasse de racines fines.

Identifier l'espèce d'appartenance des racines est particulièrement difficile et laborieux chez ces deux espèces (Rewald et al., 2012). Nous avons choisi alors d'utiliser une méthode basée sur la spectroscopie infrarouge afin de déterminer les proportions en hêtre et en érable, dans les échantillons de racines issus de la plantation. Cette méthodologie d'analyse a été

utilisée dans quelques travaux concernant des herbacées (*e.g.* Roumet et al., 2006) ou des ligneux (*e.g.* Lei et Bauhus, 2010; Domisch et al., 2015; Tong et al., 2016). Les méthodes statistiques utilisées par ces auteurs consistent en des analyses en composantes principales (ACP) ou des régressions des moindres carrés partiels (PLS). Nous avons cependant amélioré cette technique en optant pour l'utilisation de la régression Béta PLS. Cette méthode est particulièrement puissante pour la détermination de proportion et supporte des problèmes majeurs inhérents aux jeux de données comme les nôtres (multicolinéarité, plus de prédicteurs que d'observations) (Bertrand et al., 2013). J'ai consacré une partie importante de mon temps au développement de cette méthode, en collaboration C. Collet (UMR LERFoB) et P. Santenoise (UR BEF).

3. Comment la proportion spécifique du mélange hêtre-érable influence la diversité de la communauté fongique et notamment la diversité fongique ectomycorhizienne?

Les communautés mycorhiziennes sont connues pour varier en fonction des conditions abiotiques du milieu, telles que la température, l'humidité, la composition du sol ou son pH (Erland et Taylor, 2002). La plantation étudiée présente l'avantage de posséder un gradient de situations de mélange d'espèces alors que les conditions abiotiques peuvent être considérées comme homogènes. C'est en effet le cas pour les paramètres climatiques, mais le sol montre néanmoins une variabilité spatiale de la profondeur d'apparition de la roche mère (ONF, communication personnelle). Comme l'érable et les herbacées développent des endomycorhizes (Brundrett et al., 2009), les communautés fongiques ectomycorhiziennes peuvent être directement reliées au hêtre. L'impact de la proportion d'érable sur la communauté ectomycorhizienne du hêtre peut être analysé sans risque. En modifiant la diversité des communautés fongiques ectomycorhiziennes en association avec le hêtre, la présence de l'érable pourrait impacter indirectement la capacité des hêtres à acquérir les ressources du sol et donc leurs performances. Cette partie de ma thèse a été réalisée en collaboration avec A. Deveau (UMR IAM).

En lien avec les questions posées, nous avons formulé les hypothèses suivantes :

1. Considérant la proximité fonctionnelle du hêtre et de l'érable, ces deux espèces puisent l'eau à des profondeurs similaires quand ils sont en situation de monoculture.

2. L'interaction du hêtre et de l'érable influence leur profondeur d'enracinement et de prélèvement d'eau dans le sol, en particulier lors d'une période de sécheresse.
3. Le niveau de mélange des deux espèces dans la plantation (pur vs. mélange 50-50) influence les communautés fongiques dans le sol.
4. La présence de racines d'érable à proximité des racines du hêtre impacte les communautés fongiques ectomycorhiziennes associées au hêtre.

II. MATERIEL ET METHODES

A. PRESENTATION GENERALE DU DISPOSITIF EXPERIMENTAL

Le dispositif expérimental est une plantation située près de Nancy en Lorraine dans la forêt domaniale de Haye (48°38'15.2"N 6°08'42.7"E, 400 m au dessus du niveau de la mer). Cette plantation a été mise en place en 1998 par l'ONF en collaboration avec l'UMR LERFoB afin d'étudier l'influence du mélange d'espèces et de la densité de plantation sur la survie et la croissance de deux espèces, le hêtre commun *Fagus sylvatica* et l'érable sycomore *Acer pseudoplatanus*.

La plantation est située sur un plateau calcaire et le climat local est océanique à tendance continentale (Température moyenne en Janvier : 1.2 °C; température moyenne en Juillet : 18.3 °C; précipitations moyennes annuelles : 740 mm). Le sol est un brunisol constitué de couches de limon brun surmontant une dalle calcaire dont la profondeur d'affleurement varie au sein de la plantation (de 75 cm à 200 cm; Collet et al., 2014).

Des plants âgés d'un an ont été plantés en novembre 1998. Les plants sont arrangés de façon à former un "double clinal" croisant un gradient de densité avec un gradient de composition spécifique (Vanclay, 2006) (Fig.II.1). La plantation peut être considérée comme un rectangle formé de deux axes, chacun d'eux représentant un gradient. Dans le sens de la longueur, le premier gradient concerne la densité locale en arbres qui varie de façon exponentielle allant de 1500 à 25000 tiges ha⁻¹. Dans le sens de la largeur, le second gradient concerne la proportion en espèces, qui elle, varie de façon linéaire de 100% de hêtre à 100% d'érable (Fig.II.1).

La plantation est constituée de trois zones. 2014 arbustes ont été plantés dans la zone centrale (40 x 25 m). Cette zone est entourée d'une zone périphérique constituant une bande de 10 m de large faisant office de zone "tampon", les densités et proportions spécifiques des bords de la zone centrale y étant conservées. Une seconde bande de 10 m de large constitue la seconde zone tampon et est composée principalement de hêtres et de bouleaux (*Betula sp*) (Fig.II.1). L'intérêt de cette dernière zone est de maintenir la condition d'ombrage sur les bords des deux précédentes zones.

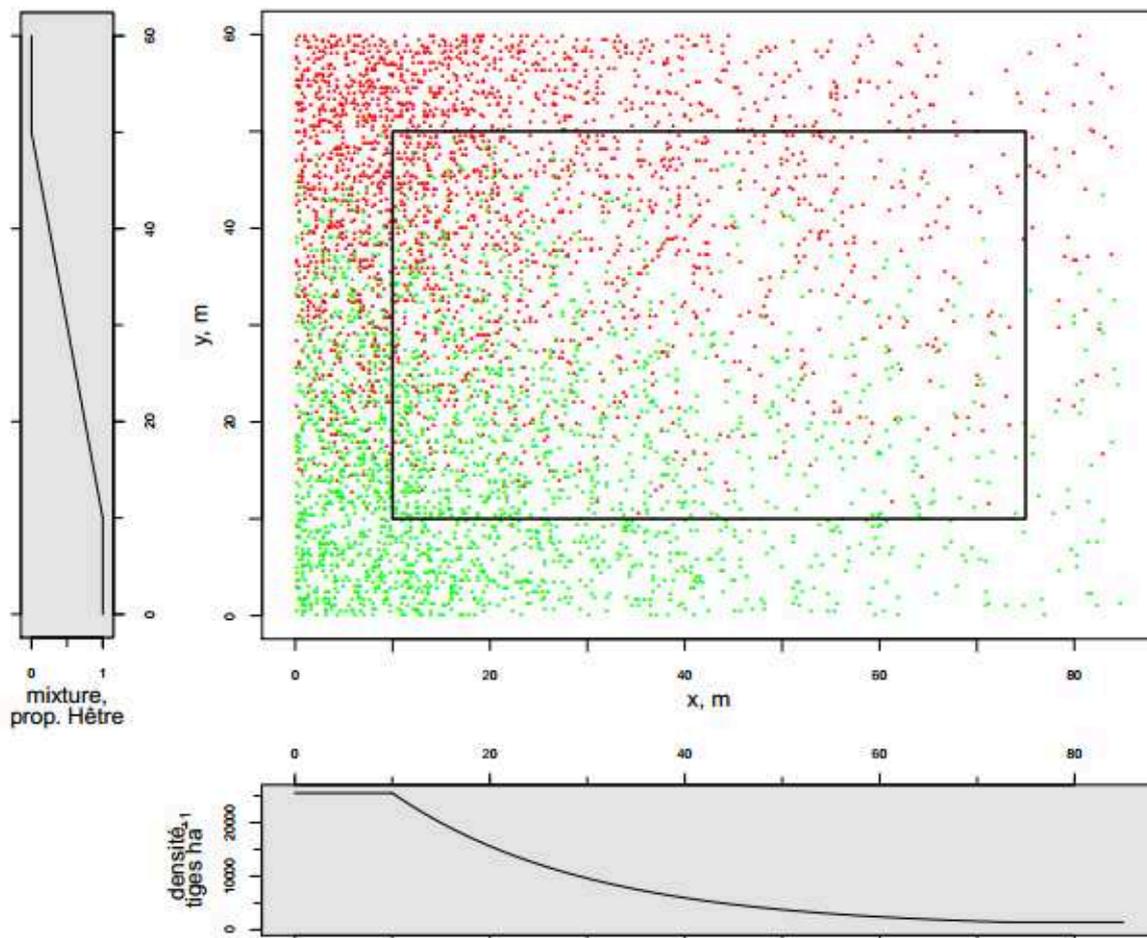


Figure.II.1. Graphique de la plantation expérimentale. Les points représentent les arbres (érables en rouge et hêtres en vert). La ligne pleine épaisse représente les contours de la zone centrale. Les deux graphiques gris à gauche et en dessous du graphique central représentent la tendance en densité et en proportion de mélange le long des axes (Modifié de Collet et al, 2014).

Tous les arbres de la zone centrale ont été numérotés à la plantation, à l'aide d'étiquettes sur les troncs puis de numéros marqués à la peinture à partir de 2005 (Fig.II.2). Cela permet de suivre précisément leur évolution au cours du temps.

Des plantes herbacées caractéristiques des forêts calcaires poussent sur le site (*Anemone nemorosa*, *Carex sp*, *Rubus sp*, *Cytisus sp*, *Luzula sylvatica*, *Paris quadrifolia*, *Phyteuma sp*, *Galium odoratum*...) mais sont éliminées annuellement afin de limiter au possible les interactions autres que celles entre arbres. Le site est entouré de grillage afin d'éviter l'herbivorie par les grands mammifères.

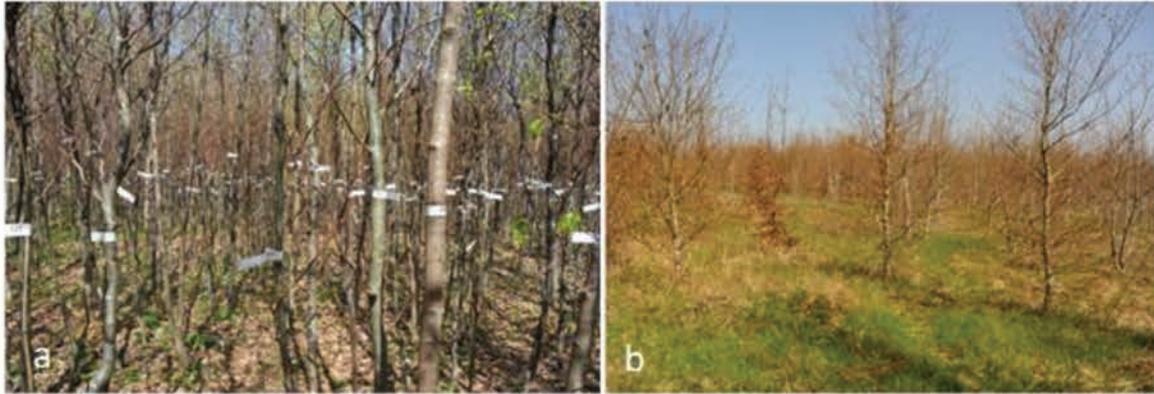


Figure.II.2. Photographies de la plantation expérimentale prises pendant l'hiver 2010, **a** dans la forte densité de hêtre et **b** dans la faible densité.

Depuis 1998, des relevés de survie, de croissance (hauteur et diamètre) et d'architecture des branches de tous les arbres de la zone centrale ont été effectués par des agents de l'ONF et de l'UMR LERFoB à une fréquence annuelle ou tous les 2 ans. La figure.II.3. montre la croissance moyenne en diamètre des 2 espèces sur l'ensemble de la plantation. Les arbres atteignent environ 8 m de haut en 2015.

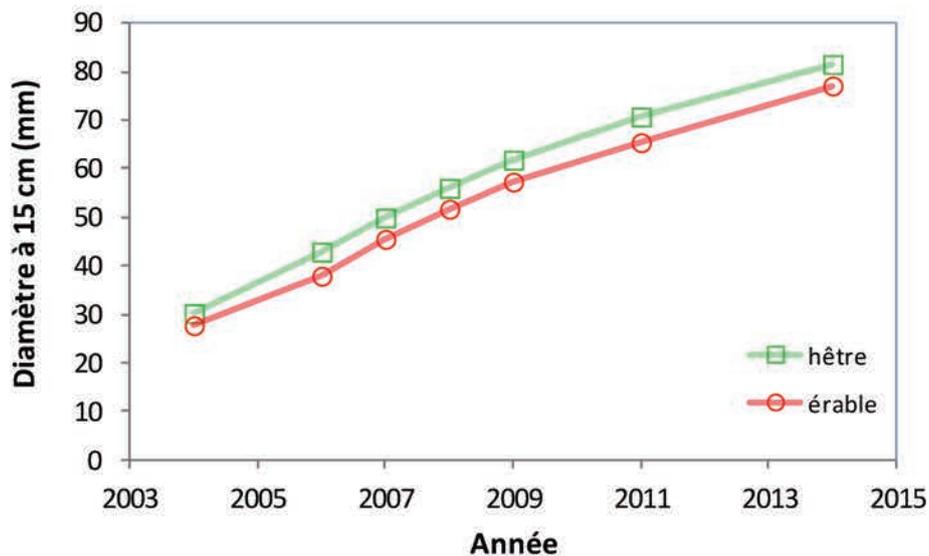


Figure.II.3. Diamètres moyens (mm), des arbres de la zone centrale, mesurés à 15 cm du sol en fonction du temps. Les erreurs standards étaient très petites (≤ 1.3) et ne sont pas affichées

B. DETERMINATION DE LA PROFONDEUR D'EXTRACTION DE L'EAU

Nous avons déterminé la profondeur moyenne d'acquisition de l'eau par des hêtres et par des érables afin de tester si cette profondeur variait en fonction de l'espèce et en fonction de la compétition et de la composition spécifique du voisinage. Cette expérimentation a été faite pendant un été caractérisé par une sécheresse modérée (2014). Dans le but d'étudier l'effet de la disponibilité en eau sur les profondeurs d'acquisition de l'eau, cette expérimentation a été répétée lors d'un été marqué par une sécheresse prononcée (2015).

1. PRINCIPE GENERAL DE LA METHODE

La méthode utilisée permet d'estimer la profondeur moyenne d'extraction de l'eau à un instant donné, grâce aux propriétés des isotopes stables de l'hydrogène ($^2\text{H}/^1\text{H}$), ou de l'oxygène ($^{16}\text{O}/^{18}\text{O}$) (Bonal et al., 2000; Romero-Saltos et al., 2005). Cette méthode repose en particulier sur le fait qu'il n'y a pas de discrimination contre l'isotope lourd (ce que l'on appelle le "fractionnement isotopique") au cours de l'acquisition de l'eau par les racines dans le sol et de son transport dans le xylème (Dawson et Ehleringer, 1993). Ainsi, la composition isotopique de l'eau présente dans le xylème de l'arbre à un instant donné reflète directement la composition isotopique moyenne de l'eau extraite du sol par l'ensemble du système racinaire quelques minutes à une heure avant (en fonction de la vitesse de montée de la sève brute).

La composition isotopique en deutérium (^2H) et en ^{18}O du sol est le résultat de l'évaporation et des précipitations dont les compositions isotopiques varient (Barnes et Walker, 1989). De par ces deux phénomènes, un gradient de concentration en ^2H est souvent naturellement présent verticalement dans le sol (Caldwell et Virginia, 1989; Dawson et al., 2002). Cependant, il présente fréquemment une forme sinueuse : une même valeur de composition isotopique renvoyant à différentes profondeurs de sol, ce qui rend les interprétations impossibles (Bonal et al., 2000; Stah et al., 2013). Il est en revanche possible de créer un gradient artificiel de composition isotopique en deutérium ou en oxygène de l'eau du sol en arrosant le sol avec de l'eau hautement enrichie en deutérium (ou en oxygène 18), ce qui permet de déterminer précisément la profondeur d'acquisition moyenne de l'eau en comparant la composition isotopique de l'eau de l'arbre avec celle de l'eau du sol à différentes profondeurs (Stahl et al., 2013; Grossiord, 2014a). Dans cette expérimentation, nous avons choisi d'utiliser du deutérium au lieu de l'oxygène 18. Ce choix est

essentiellement dicté par le coût : l'eau hyper-marquée en ^2H est bien moins chère que l'eau hyper-marquée en ^{18}O . L'utilisation de l'une ou l'autre des espèces isotopiques n'influence absolument pas les résultats.

2. SELECTION DES ARBRES ET DELIMITATION DES ZONES A MARQUER

Sélection des arbres en 2014

La sélection des arbres a été basée sur les critères suivants :

(i) Dans un premier temps nous avons éliminé les arbres situés à moins de 2.5 m du bord de la zone centrale.

(ii) Nous avons ensuite caractérisé la compétition et la situation de mélange locale de chaque arbre au moyen d'indices. Nous avons fait l'hypothèse que le pouvoir compétiteur d'un voisin dépendait de sa taille et de sa distance à l'arbre cible. Nous avons également fait l'hypothèse que la compétition augmentait avec la densité sans distinction d'espèces. Nous avons choisi le diamètre des arbres à 1.30 m comme estimateur de leur taille et un rayon d'influence de 2.5 m. Sur la base de ces choix, l'indice de compétition approprié était celui de Hegyi (Prévosto, 2005; Contreras et al., 2011) et a été calculé de la façon suivante :

$$IC_i = \sum_{\substack{j=1 \\ j \neq i}}^n \frac{d_j}{d_i L_{ij}},$$

où d_i et d_j sont les diamètres de la cible i et du compétiteur j et L_{ij} est la distance entre les deux individus i et j .

L'indice de mélange utilisé représente quant à lui la proportion en surface terrière des arbres allo-spécifiques dans le voisinage d'un arbre cible, toujours dans un rayon de 2.5 m.

(iii) Sur la base des deux indices calculés, les arbres ont été sélectionnés afin de représenter pour chacune des deux espèces un gradient à peu près continu en mélange et en compétition.

Afin d'éviter tout effet de confusion dû à des niveaux différents d'interception de la lumière, seuls les arbres dominants et co-dominants ont été considérés. Un soin a également été apporté pour sélectionner des groupes d'arbres proches géographiquement afin de

minimiser les surfaces à arroser avec l'eau marquée. Au final 65 arbres ont été retenus : 32 hêtres et 33 érables, leur localisation dans la plantation est représentée sur la Figure II.4.

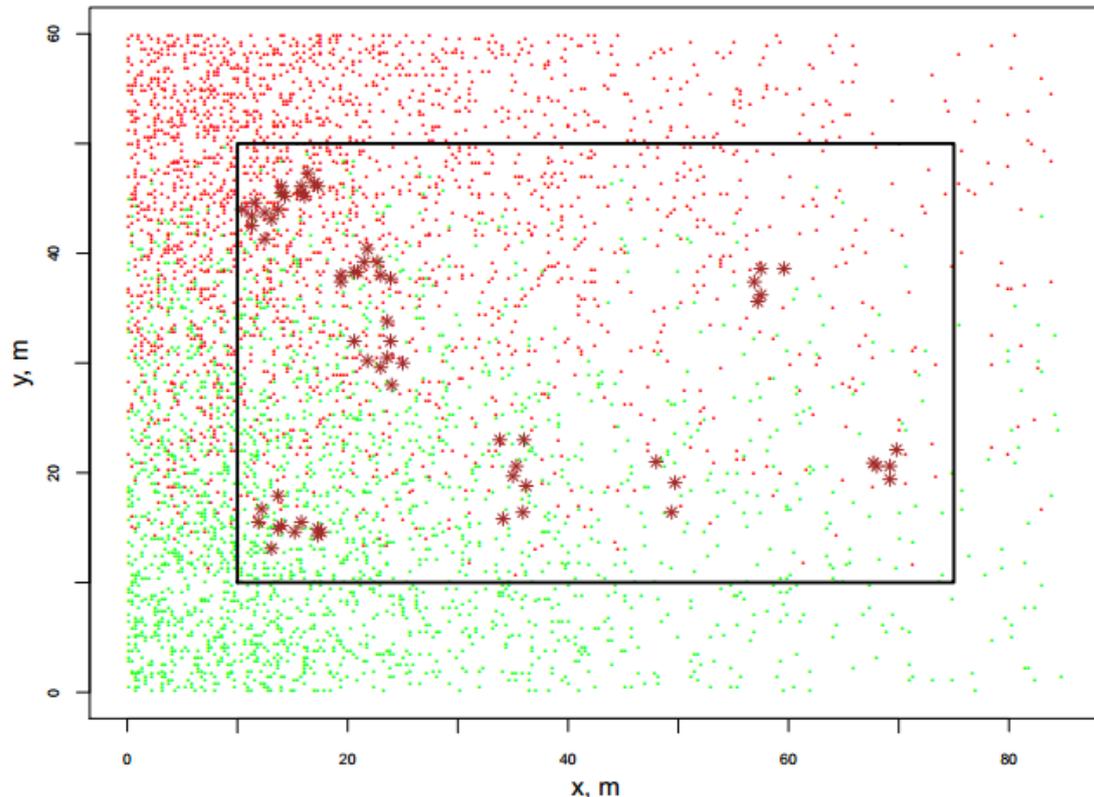


Figure.II.4. Graphique représentant la plantation expérimentale. Les points représentent les arbres (érables en rouge et hêtres en vert) sur les gradients de densité et de mélange. La ligne pleine épaisse représente les contours de la zone centrale. Les astérisques marron représentent les arbres ciblés par le marquage de 2014.

Sélection des arbres en 2015

Pour l'année 2015, nous avons décidé d'éliminer le facteur densité et de nous concentrer sur le facteur mélange d'espèce: ainsi, nous avons décidé de nous placer à densité forte et fixe (autour de $20000 \text{ tiges ha}^{-1}$) dans trois zones avec des conditions contrastées de mélange : une zone où les deux espèces sont en mélange équilibré et deux zones dans lesquelles chacune des deux espèces prédomine (Proportions spécifiques de l'ordre de 0.8-0.2). Parmi les arbres dominants ou co-dominants de chaque zone, une vingtaine d'arbres ont été sélectionnés avec un minimum de 7 individus pour chaque espèce. Au final un total de 58

arbres ont été retenus : 30 érables et 28 hêtres, leur localisation dans la plantation est représentée sur la Figure.II.5.

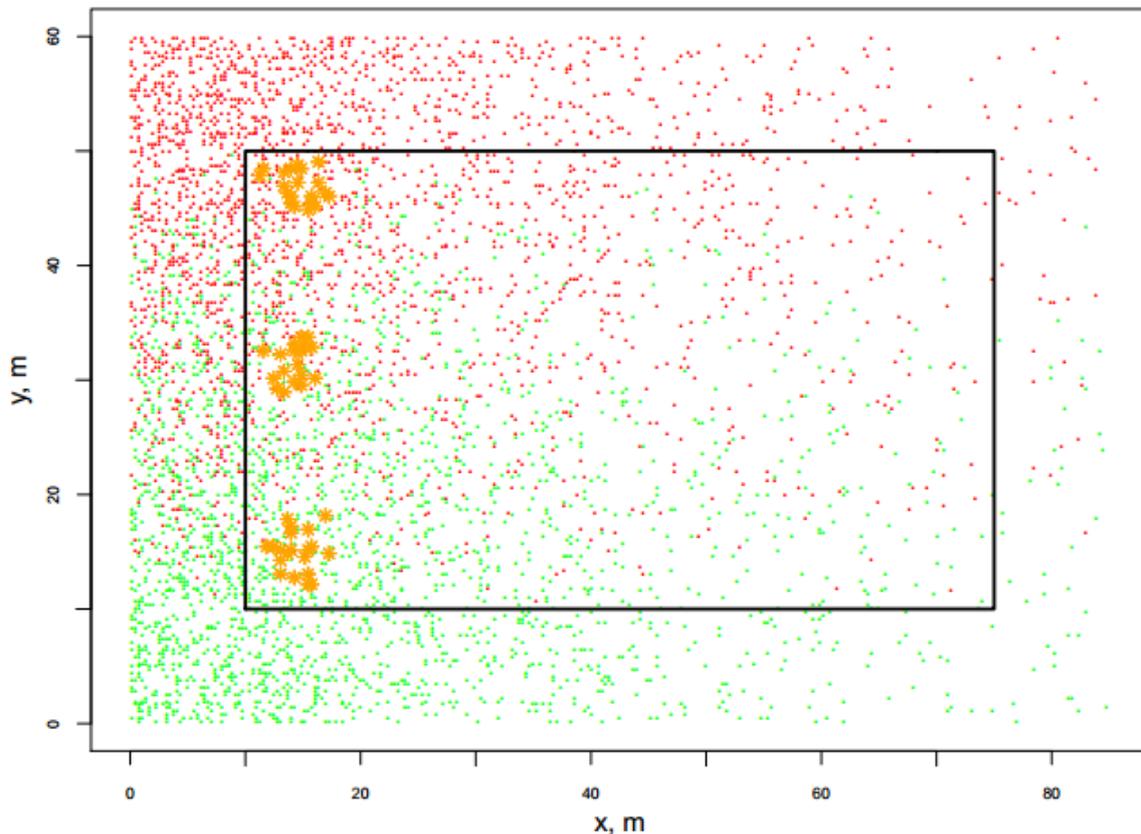


Figure.II.5. Graphique représentant la plantation expérimentale. Les points représentent les arbres (érables en rouge et hêtres en vert) sur les gradients de densité et de mélange. La ligne pleine épaisse représente les contours de la zone centrale. Les astérisques orange représentent les arbres ciblés par le marquage de 2015.

Délimitation des zones à marquer

Nous avons considéré arbitrairement que la majorité des racines fines de l'arbre se trouvaient dans un rayon de 2 m autour de lui. Sur cette base, en 2014 comme en 2015, un quadrillage a été mis en place afin de délimiter les zones à marquer. Chaque quadrat formé par ce quadrillage représentait une surface de 1 m² (Fig.II.6.a). Nous nous sommes assurés que le rayon de 2 m entourant chaque arbre était entièrement couvert par ces quadrats.



Figure.II.6. Photographies, **a** du quadrillage mis en place dans la plantation délimitant les zones à marquer **b** du marquage au deutérium par arrosage du sol forestier.

3. EXPERIENCE DE MARQUAGE AU DEUTERIUM

Marquage au Deutérium

L'objectif était d'apporter une eau hyper-enrichie en ^2H , afin de marquer les horizons supérieurs du sol. Considérant la composition isotopique de l'eau du sol ($\delta^2\text{H}_s$) avant marquage (environ -75 ‰), nous avons choisi d'apporter une eau enrichie à environ 10 000 ‰. De plus, le volume apporté ne devait pas être trop important afin de ne pas modifier l'humidité du sol au moment de l'expérimentation. Nous avons décidé d'apporter l'équivalent de 6 mm de pluie en 2014 (*i.e.* 6 L d'eau enrichie par m^2 de sol), et 10 mm en 2015 (*i.e.* 10 L m^{-2}).

Afin d'éviter que la litière recouvrant le sol de la plantation n'absorbe une partie de l'eau marquée, elle a été retirée sur la zone quadrillée avant l'arrosage (Fig.II.6), puis replacée ensuite. L'eau marquée a été préparée en mélangeant dans une cuve de 1 m^3 une solution hautement enrichie en deutérium (99.85 atom%, Eurisotop, France) avec l'eau provenant du plan d'eau d'un particulier non loin de la plantation (signature isotopique en deutérium, $\delta^2\text{H}$, 2014 : -39.0‰; 2015 : -15.5 ‰). L'apport d'eau a été réalisé avec des arrosoirs de 6 L chacun (Fig. II.6.b). Le 11 juillet 2014, chaque quadrat a reçu un volume de 6 L d'eau marquée au deutérium ($\delta^2\text{H} = 9500\text{‰}$). En tout, en 2014, 420 m^2 de sol dans la plantation ont été marqués, pour un volume apporté de 2520 L. Le 25 Aout 2015, chaque quadrat a reçu un volume de 10 L d'eau marquée au deutérium ($\delta^2\text{H} = 8000\text{‰}$). En tout, en 2015, 180 m^2 de sol dans la plantation ont été marqués, pour un volume apporté de 1800 L.

Prélèvement d'échantillons de sol et de branche

Afin de déterminer les profondeurs moyennes d'acquisition de l'eau par les arbres, nous avons prélevé des échantillons de sol et de branche avant et après marquage. Le prélèvement d'échantillons avant marquage a permis d'avoir les valeurs en abondance naturelle, servant de référence. Elles permettaient de pouvoir effectuer des comparaisons avec les valeurs obtenues, à partir du marquage.

En 2014, la première campagne d'échantillonnage a eu lieu deux jours avant marquage (09 juillet), la seconde et la troisième étant réalisés 4 et 6 jours après marquage (les 15 et 17 juillet). En 2015, la première campagne d'échantillonnage a eu lieu 4 et 1 jours avant marquage (21 et 24 Aout 2015), la seconde 2 jours après marquage (27 Aout 2015), et la troisième 14 jours après marquage (08 Septembre 2015). Le délai entre les marquages et les échantillonnages post-marquage est choisi de telle façon à permettre à l'eau marquée de percoler un peu dans le sol (pas trop pour éviter que l'eau n'atteigne des horizons trop profonds), formant ainsi le gradient vertical de concentration en deutérium.

A chaque date, des échantillons de sol et de branche ont été prélevés.

Pour l'eau dans le xylème, une branche de 0.5 à 1.0 m de long a été coupée au sommet de chaque arbre cible à l'aide d'un échenilloir (Fig.II.7.a). L'écorce a été immédiatement retirée à l'aide d'un couteau afin d'éviter toute contamination de l'échantillon par la sève élaborée. Le morceau de tige a ensuite été découpé en petites rondelles qui ont été placées dans des piluliers à fermeture hermétique.

Pour l'eau dans le sol, des échantillons de sol ont été prélevés au sein des zones marquées grâce à une tarière hélicoïdale manuelle (Fig.II.7.b). En 2014, les carottes de sol ont été découpées tous les 10 cm. En 2015, les carottes de sol ont été découpées tous les 5 cm entre 0 et 20 cm de profondeur puis tous les 10 cm. Le sol a ensuite été placé dans des sacs congélation scellés. Les outils, ainsi que les mains des opérateurs, ont été lavés avec précaution et séchés entre chaque échantillon afin d'éviter la contamination entre échantillons de sol ou de xylème.



Figure.II.7. Photographies montrant le prélèvement d'échantillons. **a** Prélèvement de feuilles au moyen d'un échenilloir, **b** Prélèvement de sol au moyen d'une tarière hélicoïdale.

Analyses isotopiques

Les échantillons de sol et de tiges ont été stockés dans des congélateurs à -20°C en attendant d'être traités. Au sein de la plateforme technique d'écologie fonctionnelle (PTEF) à l'INRA de Nancy, l'eau des échantillons a été collectée par extraction cryogénique suivant le protocole de West et al. (2006). La signature isotopique en deutérium ($\delta^2\text{H}$, ‰) des échantillons a été ensuite déterminée grâce à un spectromètre de masse isotopique (IRMS) (GV instruments, Manchester) couplé à un pyrolyseur. Deux mesures ont été prises par échantillon, mais la seconde seulement a été conservée. Ce choix de protocole a pour objectif d'éviter un biais induit par une potentielle contamination dans l'analyseur provoquée par l'échantillon précédemment analysé. Les rapports isotopiques sont exprimés par rapport au standard international Vienna Standard Mean Ocean Water (V-SMOW) (Bingham et al., 2000):

$$\delta = 1000 \times \frac{(R_s - R_{std})}{R_{std}},$$

où R_s et R_{std} sont respectivement les ratios de l'isotope lourd sur l'isotope léger de l'échantillon et du standard V-SMOW.

Estimation de la profondeur moyenne d'acquisition de l'eau

Afin d'estimer la profondeur moyenne d'acquisition de l'eau à partir des signatures isotopiques du sol et celles des arbres, nous avons utilisé la version adaptée par Stahl et al. (2013) du modèle développé par Romero-Saltos et al. (2005). Ce modèle repose sur les hypothèses suivantes : à un instant t , un arbre puise de l'eau le long d'un segment vertical de sol à une profondeur qui peut varier le long du profil de sol. La quantité d'eau absorbée n'est pas égale à toutes les profondeurs de ce segment, mais suit une distribution normale potentiellement tronquée vers le haut (Fig.II.8). La signature en deutérium de l'eau de l'arbre peut être interprétée comme la moyenne pondérée des signatures en deutérium de l'eau du sol absorbée à différentes profondeurs (Fig.II.8). Des travaux antérieurs (Romero-Saltos et al., 2005; Stahl et al., 2013) ont montré que le choix de la longueur du segment vertical de sol considéré n'influence pas in fine la profondeur moyenne de prélèvement calculée par le modèle. Nous avons alors choisi un segment de 50 cm, comme suggéré dans ces précédents travaux. De même, le type de Loi de distribution verticale des racines choisie n'influence pas les calculs et nous avons utilisé la Loi normale tronquée comme suggéré par ces travaux.

Il est important de bien se rappeler que cette Loi de distribution ne correspond pas à une loi de distribution des racines dans le sol, mais d'une Loi de prélèvement d'eau dans le sol qui découle de l'approche isotopique utilisée, c'est-à-dire d'une Loi des mélanges isotopiques des eaux du sol à différentes profondeurs avec des signatures isotopiques différentes.

Le profil moyen de concentration en deutérium du sol a été déterminé pour chaque campagne et a servi à alimenter le modèle, couplé aux signatures isotopiques propres à chaque arbre.

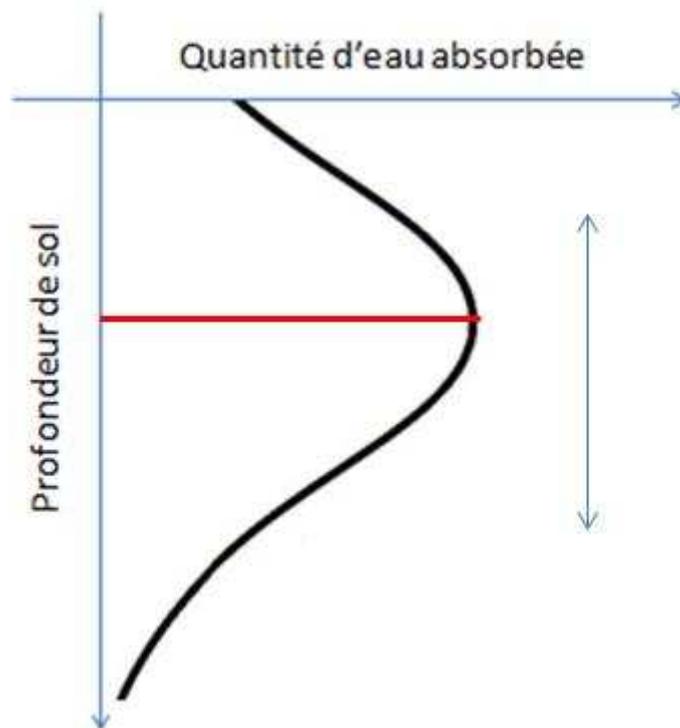


Figure.II. 8. Schéma représentant la quantité d'eau absorbée en fonction de la profondeur. La quantité d'eau absorbée suit une distribution normale qui est ici tronquée vers le haut. La ligne rouge symbolise la profondeur moyenne d'extraction de l'eau. La double flèche bleue représente le segment de sol vertical le long duquel le modèle considère que l'arbre puise principalement son eau.

4. TRAITS FOLIAIRES

Au cours des récoltes de branches avant marquages, une trentaine de feuilles de pleine lumière ont également été prélevées sur la tige coupée de chaque arbre et placées dans des sacs scellés. Ces feuilles ont permis de déterminer un ensemble de traits foliaires qui ont été utiles pour comparer le fonctionnement des arbres entre les différentes zones et les conditions de croissance de ces arbres (*e.g.* niveau de lumière, d'alimentation en minéraux).

Le ratio de la masse sèche de la feuille sur sa surface ("leaf mass to area ratio", LMA, g m^{-2}) a été déterminé pour chaque arbre au moyen d'un planimètre et en suivant les recommandations de Pérez-Harguindeguy et al. (2013). Cette mesure nous a permis de comparer le niveau de lumière moyen reçu par les différents arbres et de s'assurer que tous étaient des arbres dominants.

La composition isotopique du carbone foliaire ($\delta^{13}\text{C}$, ‰) et la teneur en azote foliaire (N, %) ont été mesurés sur les mêmes feuilles. Les analyses ont été effectuées par la plateforme technique d'écologie fonctionnelle (PTEF) à l'INRA de Nancy, au moyen d'un spectromètre de masse isotopique (Delta S, Finnigan MAT, Bremen, Allemagne) couplé à un analyseur élémentaire (NA-1500, Carlo Erba, Milan, Italy). Les mesures de $\delta^{13}\text{C}$ ont été utilisées comme un estimateur de l'efficacité d'utilisation de l'eau intrinsèque (Perez-Harguindeguy et al., 2013) et de la réponse des arbres à leur environnement lumineux et hydrique. Les mesures de N ont permis de s'assurer du bon niveau d'alimentation minérale des arbres échantillonnés.

5. POTENTIEL HYDRIQUE DE BASE

Nous avons utilisé une chambre à pression Scholander afin de mesurer le potentiel hydrique de base (MPa) sur une feuille par arbre sélectionné trois jours après le marquage. Les feuilles ont été prélevées au sommet des arbres entre 6h et 7h du matin à l'aide d'un échenilloir. Le potentiel hydrique de base renseigne sur le niveau de contrainte hydrique subie par l'arbre.

6. ANALYSES STATISTIQUES DE DONNEES

Les analyses ont été effectuées au moyen du logiciel R (R Development Core Team, 2016). La composition isotopique de l'eau du xylème (δ_{xy} , ‰) maximale des arbres en abondance naturelle était de -57‰ en 2014 et de -43‰ en 2015. La variation maximale de δ_{xy} en abondance naturelle observée pour une espèce à une date était de 28‰ (érable en 2015). Sur la base de ces observations, nous avons attribué les variations de δ_{xy} au marquage lorsque (1) la différence de signature avant et après marquage était supérieure à 30‰, et (2) la signature était supérieure à -40‰ après marquage. Des tests de Student ont été effectués pour comparer les $\delta^2\text{H}$ des profils de sol. Afin de tester les effets des indices de Hegyi et de la proportion d'allo-spécifiques sur la profondeur moyenne d'extraction de l'eau de chaque espèce un modèle linéaire à effet mixte (fonction 'lme', package 'nlme') a été utilisé, avec fixation du plot d'appartenance des arbres, et en combinaison avec une ANOVA (fonction 'Anova', package 'car'). Les postulats du modèle linéaire ont été vérifiés graphiquement au moyen des graphes de diagnostic (fonction 'plot'). Dans le texte, les tableaux et les figures, les valeurs correspondant à des moyennes sont accompagnées de leurs écarts-types, à moins que cela soit spécifié autrement.

C. DISTRIBUTION RACINAIRE

Notre objectif était de décrire l'hétérogénéité spatiale dans la plantation de la distribution verticale de la biomasse racinaire et d'étudier quelques facteurs qui expliquent cette hétérogénéité. Nous avons réalisé des carottes de sol à travers la plantation afin de déterminer l'effet des conditions locales (densité, proportion spécifique) sur la biomasse racinaire fine. Afin de décrire l'exploitation souterraine par les racines au sein de la plantation, nous avons tout d'abord caractérisé la distribution verticale racinaire totale dans le sol.

Nous avons ensuite cherché à distinguer l'identité (hêtre ou érable) des racines extraites du sol au moyen de la spectroscopie moyenne ou proche infrarouge (MIRS/NIRS). Pour se faire nous avons développé une équation de calibration à partir de mélanges de racines artificiels aux proportions connues. Afin de générer ces mélanges, nous avons eu besoin de récolter des racines dont l'espèce d'appartenance était connue.

1. ECHANTILLONNAGE

Afin d'estimer la biomasse racinaire et la distribution racinaire verticale en fonction de la densité et du mélange local, 92 points d'échantillonnage ont été sélectionnés au sein de la zone centrale. 80 points correspondent à une sélection systématique selon un maillage régulier de la parcelle (Fig.II.9). 12 points supplémentaires ont été ajoutés pour compenser le nombre réduit de points aux faibles densités de tiges (Fig.II.9).

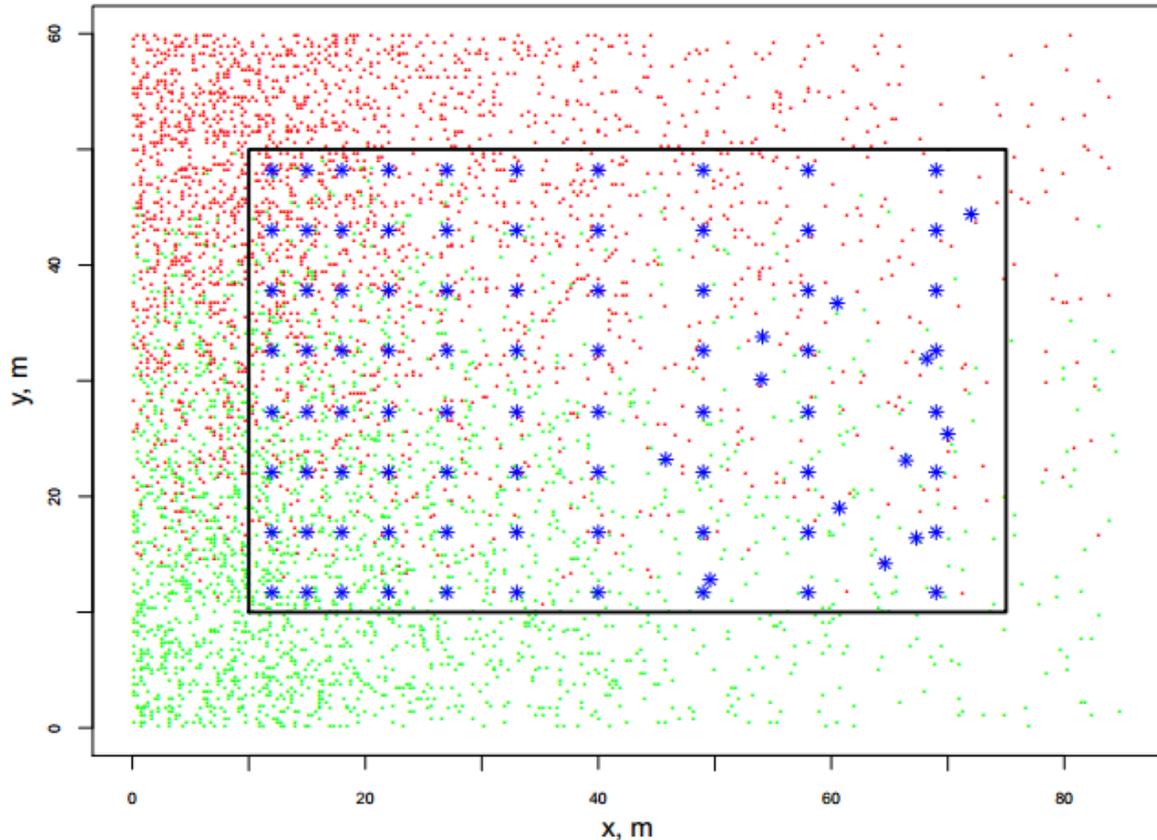


Figure.II.9. Graphique représentant la plantation expérimentale. Les points représentent les arbres (érables en rouge et hêtres en vert). La ligne pleine épaisse représente les contours de la zone centrale. Les astérisques bleus représentent les points d'échantillonnage.

La récolte a eu lieu du 18 au 21 Mai 2015. Une fois le point de collecte localisé, nous nous sommes assuré qu'une distance minimale à chaque arbre de 15 cm était respectée. La litière a été retirée et une série de carottes de dix centimètres de diamètre et d'une vingtaine de centimètres de profondeur chacune ont été prélevées au moyen d'une tarière à moteur (HUMAX Teleskopsysteme, Rothenburg, Suisse; Fig.II.10.a), jusqu'à une profondeur de 75 cm. Parfois cette profondeur n'était pas atteignable en raison de la nature locale du sol (affleurement particulièrement superficiel de la dalle calcaire). Une profondeur de 60 cm minimum a néanmoins été atteinte systématiquement. Les carottes de sol étaient directement placées dans des cylindres de plastique par la tarière et était scellés hermétiquement directement après prélèvement.



Figure.II.10. Photographies **a** de la tarière à moteur utilisée pour le prélèvement des carottes de sol, **b** du prélèvement de racines fines en suivant les grosses racines partant du tronc.

Dans le but de prédire la proportion spécifique des racines récoltées précédemment il était nécessaire de développer une équation de calibration. Pour se faire, il nous fallait récolter des racines fines dont l'espèce était connue, pour par la suite créer des mélanges artificiels à proportion connue. Afin d'obtenir une grande quantité de racines fines de chacune des deux espèces, nous nous sommes placés dans la zone tampon à des endroits où chacune des deux espèces était présente exclusivement. Deux séries de 8 carottes de sol ont été prélevées entre 0 et 20 cm de profondeur, puisque c'est dans cet horizon que se concentrent les racines fines (Schenk et Jackson, 2002). Nous avons également récolté des racines fines ayant poussé dans du sol colonisé par les racines d'arbres de l'autre espèce. Pour cela, toujours dans la zone tampon mais en situation de mélange, 5 arbres de chacune des deux espèces étant entourés de l'autre espèce ont été sélectionnés. En creusant, les grosses racines partant du tronc ont été suivies jusqu'aux ramifications (Fig.II.10.b). Des racines fines ont été prélevées et placées dans des sacs en plastique scellés en compagnie de substrat, afin de favoriser leur conservation. La raison de ce prélèvement supplémentaire venait de l'hypothèse selon laquelle des racines fines d'une espèce pouvaient présenter une composition biochimique différente des racines fines de cette même espèce, issues d'un peuplement pur. Nous pouvions ainsi tester cette hypothèse et utiliser un seul type de racine ou les deux selon le résultat.

Après chaque journée de récolte les échantillons étaient ramenés au laboratoire et stockés en chambre froide à 4 °C .

2. EXTRACTION DES RACINES DES CAROTTES DE SOL, TRI ET NETTOYAGE

Le traitement des carottes a été effectué du 26 Mai au 04 Août 2015. Les carottes ont été divisées en sections correspondant aux profondeurs de sol suivantes : 0 - 10 cm, 10 - 20 cm, 20 - 30 cm, 30 - 45 cm, 45 - 60 cm et 60 - 75 cm. Dans chacune de ces sections, les racines ont été récoltées manuellement de la façon la plus exhaustive possible.

Les racines mortes (identifiées par leur couleur et leur élasticité) ainsi que les racines d'herbacées (identifiées par leur couleur et leur morphologie) ont été éliminées. Sur la base de leur diamètre, les racines restantes (vivantes et provenant d'espèces ligneuses) ont été triées en quatre catégories : inférieure ou égale à 1 mm, entre 1 et 2 mm, entre 2 et 4 mm et supérieure à 4 mm. Elles ont été ensuite rincées afin d'éliminer le substrat, séchées puis placées à l'étuve à 40 °C une semaine minimum.

Les masses sèches de chaque catégorie de diamètre, à chaque section de profondeur et pour chaque point d'échantillonnage ont été déterminées. Ces masses ont été ensuite exprimées en biomasse racinaire (g m^2) pour chaque point d'échantillonnage (masse par unité de surface échantillonnée) et en densité en racines (g dm^{-3}) pour chaque section de profondeur de chaque point d'échantillonnage (masse par unité de volume de sol prélevé).

Les racines fines (diamètre ≤ 2 mm) ont ensuite été broyées finement au moyen d'un broyeur à anneaux rotatif (CB2200, Sodemi, St-Ouen l'Aumône, France) ou d'un vibrobroyeur à bille (MM400, Retsch, Eragny sur Oise, France), selon la quantité, et stockées dans des piluliers, avant analyse spectroscopique (décrite dans la prochaine section).

Le travail de tri, de pesées et de broyage a représenté environ 1500 d'heures de travail effectué par 4 agents recrutés en CDD pendant 2-3 mois et par moi-même.

3. DETERMINATION DE LA PROPORTION EN ESPECES PAR SPECTROSCOPIE (MIRS/NIRS)

Objectif

Dans le but d'étudier comment le hêtre et l'érable occupent le compartiment souterrain de la plantation, il était nécessaire de déterminer les proportions spécifiques des racines fines prélevées. Une des questions était notamment de savoir si les systèmes racinaires des deux espèces avaient une occupation spatiale différente.

Il s'agissait alors de développer une équation prédictive qui, à partir des spectres infrarouges (valeur d'absorbance d'un grand nombre de longueurs d'onde) obtenus en irradiant les mélanges de racines fines, déterminait la proportion spécifique.

Principe

Le principe de la méthode MIRS/NIRS est d'irradier un échantillon réduit en poudre au moyen de rayons proches infrarouges (NIRS, longueurs d'ondes comprises entre 9997 et 2200 cm^{-1}) ou moyens infrarouges (MIRS, longueurs d'ondes comprises entre 5000 et 550 cm^{-1}) et d'enregistrer le spectre d'absorption du rayonnement généré. Ce spectre dépend de la composition chimique de l'échantillon, particulièrement des liaisons de type -OH -CH et -NH qu'il contient, celles-ci étant typiques de la matière organique (Foley et al., 1998). Ainsi, le spectre obtenu sera le reflet du nombre et de la nature des liaisons de la matière organique composant l'échantillon. Il variera en fonction de l'espèce à laquelle il appartient, l'état de vitalité du tissu, etc... (Rewald et Meinen, 2013).

Afin de déterminer la composition spécifique d'un mélange de racine il est nécessaire de réaliser au préalable des séries de calibration. Pour ce faire il faut posséder des échantillons de composition pure (c'est à dire 100 % d'une espèce) et de créer à partir de ceux-ci des mélanges artificiels dont la proportion est connue (Rewald et Meinen, 2013). Une série de spectres possédant chacun une proportion connue et continue permet de calibrer un modèle prédictif dont on extrait une équation permettant de déterminer la composition spécifique d'échantillons de proportion inconnue.

Etablissement des spectres

Avant de débiter les analyses infrarouges, la poudre des échantillons préalablement broyés est de nouveau séchée à l'étuve à 40 °C pour une durée minimale de 24 h, éliminant ainsi une potentielle réhumidification pendant la durée du stockage. Environ 1.0 g de poudre est placée dans une capsule avant d'être soumis aux proches infrarouges et aux moyens infrarouges grâce à un spectromètre Vertex 70 (NIRMIR-MCT, Bruker Optics, Germany). L'absorbance de chaque échantillon a été mesurée dans ces régions avec un pas de 2 cm^{-1} . Un exemple de spectre obtenu est présenté dans la Figure.II.11.

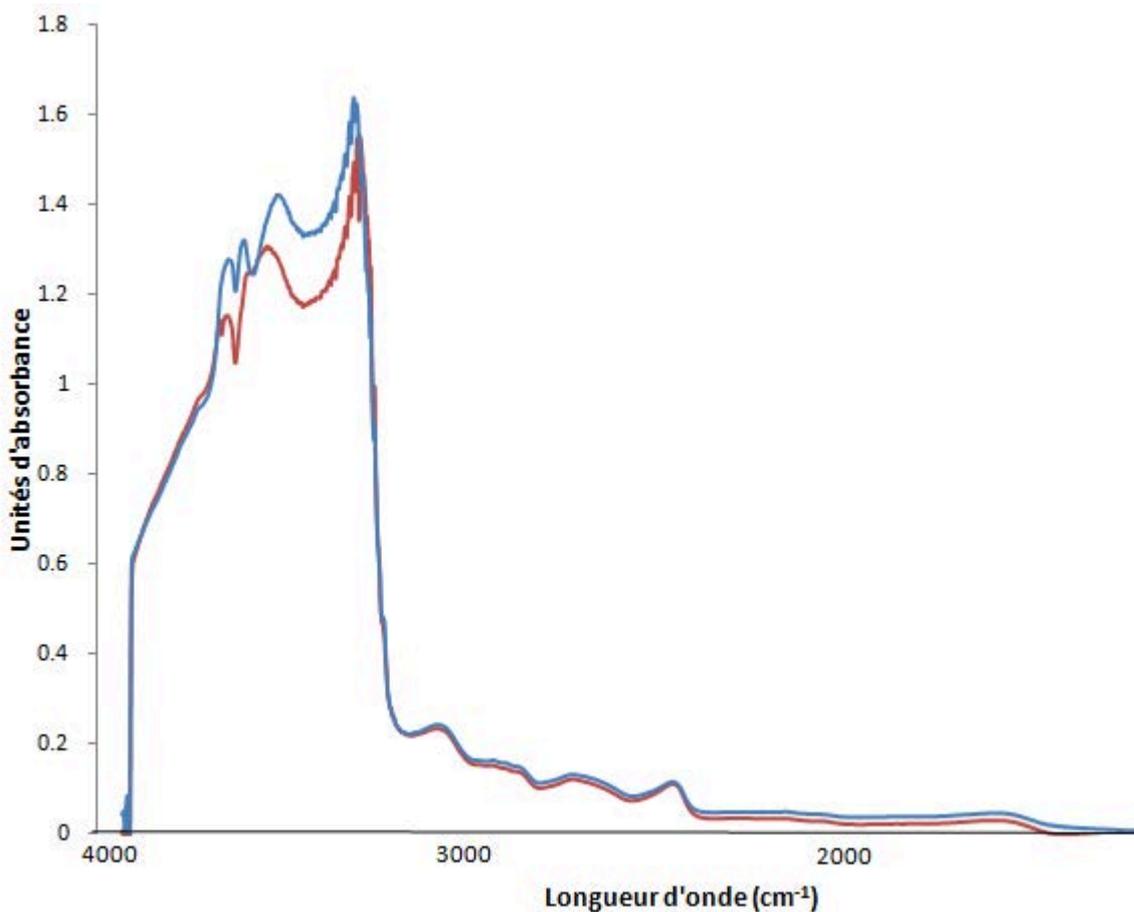


Figure.II.11. Exemple de spectres obtenus en irradiant aux proches infrarouges de la poudre de racines d'érable (en rouge) et de la poudre de racine de hêtre (en bleu).

Prétraitements des spectres

Les spectres NIRS et MIRS bruts ne sont pas exploitables en l'état, en effet ces spectres sont couramment altérés par des déformations (Roger et Ecarnot, 2016b). Ces déformations peuvent généralement être classées en deux types : les effets additifs et les effets multiplicatifs (Roger et Ecarnot, 2016b). Afin d'identifier quel(s) type(s) d'effet(s) déforme(nt) les spectres, la méthode proposée par Roger et Ecarnot (2016b) a été utilisée. Elle consiste à tracer le graphique des valeurs d'absorbance de chaque spectre en fonction des valeurs d'absorbance du spectre moyen.

Si le graphique obtenu a une allure en millefeuille (Fig.II.12.a) alors on peut conclure à un effet additif. Si le graphique a une allure conique (Fig.II.12.b) alors on peut déduire un effet multiplicatif. Néanmoins les deux effets peuvent être simultanément présents (Roger et Ecarnot, 2016a). Des prétraitements sont ensuite appliqués en fonction de l'allure du

graphique. Les prétraitements les plus classiques sont la dérivé première, la dérivation de Savitsky-Golay ou le "detrend" qui corrigent un effet additif. Le "centrage réduction" (en anglais SNV pour standard normal variate) corrige les deux effets mais qui est couramment utilisé aussi pour corriger l'effet multiplicatif plus particulièrement (Savitsky et Golay, 1964; Barnes et al., 1989; Davies, 2007). Dans notre cas, le graphique des spectres en fonction du spectre moyen a révélé une combinaison de l'effet additif et multiplicatif (**Fig.II.13**).

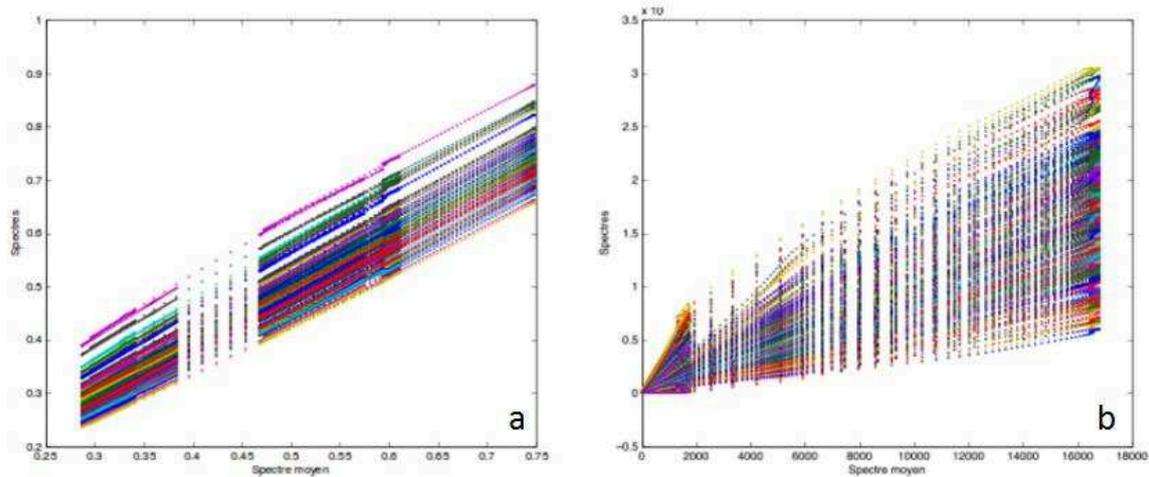


Figure.II.12. Exemples fictifs de graphiques des spectres en fonction du spectre moyen présentant les deux types d'effets possibles, en **a** l'effet additif caractérisé par une allure en millefeuille et en **b** l'effet multiplicatif caractérisé par une allure conique (extrait de Roger et Ecartot, 2016b).

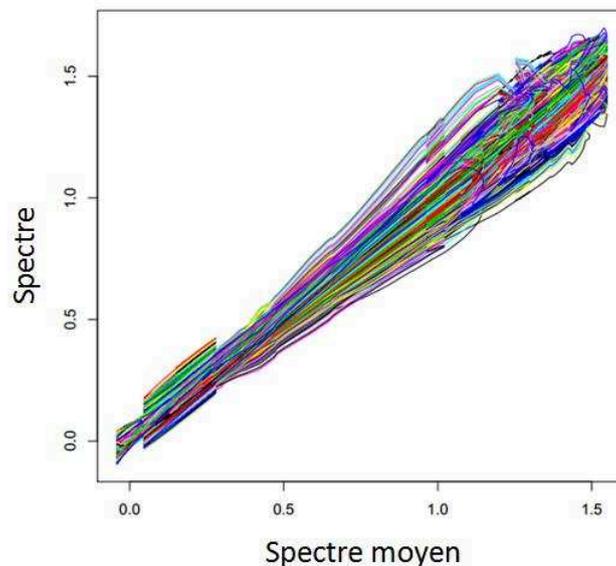


Figure.II.13. Graphique des valeurs d'absorbance de chaque spectre en fonction des valeurs d'absorbance du spectre moyen obtenu à partir de nos données. L'allure à la fois conique et en "millefeuille" révèle des déformations de type additives et multiplicatives.

Les différents prétraitements ont été appliqués à nos spectres bruts. Sur la base de la qualité des prédictions des différents modèles bénéficiant des prétraitements, nous avons décidé de garder le centrage-réduction combiné à une dérivée première (voir le paragraphe "Evaluation de la qualité des modèles prédictifs"). Comme mentionné juste avant, ce prétraitement nous permet en effet de corriger les deux types d'effets détectés.

Elaboration du modèle prédictif

Les grandes étapes de l'élaboration du modèle prédictif à son utilisation sont synthétisées dans la figure.II.16.

A partir de poudres pures, les spectres mélangés peuvent être obtenus de deux façons. La première consiste à effectuer des mélanges de poudres en faisant varier la proportion connue en chacune des deux espèces. La seconde consiste à générer des spectres artificiels à partir de spectres purs en décidant de la proportion en espèces du spectre et donc du poids de chacun des deux spectres purs. La technique du mélange de spectre s'est avérée être équivalente à celle du mélange de poudre en terme de qualité mais est moins laborieuse et permet de générer un plus grand nombre de spectres mélangés (Cougnon et al., 2014), c'est pourquoi nous l'avons choisie.

Nous disposons alors, pour chacune des deux espèces, d'un jeu de spectres provenant de poudre de racines purs. 28 pour l'érable et 28 pour le hêtre. Un tirage aléatoire avec remise (fonction R 'sample') de 500 spectres est effectué pour chacune des deux espèces. En respectant l'ordre du tirage, 500 couples de spectres sont créés en associant les spectres de hêtre avec les spectres d'érable. Une proportion de hêtre, allant de 0 à 1 (suivant un pas régulier de 0.002), est affectée à chaque couple. Le spectre artificiel est créé en appliquant pour chaque longueur d'onde la formule suivante :

$$Y = X_h \times \text{prop.H} + (1 - \text{prop.H}) \times X_e$$

Où X_h et X_e sont respectivement les valeurs d'absorbances des spectres purs de hêtre et d'érable à une longueur d'onde donnée et prop.H la proportion en hêtre. Ainsi on obtient un jeu de données composé de 500 spectres artificiels associés à 500 valeurs de proportion de hêtre.

Le jeu de données ainsi créé nous permet de calibrer le modèle prédictif. Pour cela, nous avons utilisé la fonction `plsRbeta` (package "`plsRbeta`") en désignant la proportion de hêtre comme prédicteur, un nombre de composantes à extraire et "`pls-beta`" comme paramètre de modèle. La régression Bêta PLS est adaptée puisqu'elle permet d'exprimer une proportion à partir de prédicteurs (dans notre cas les valeurs d'absorbance à chaque longueur d'onde) présentant des problèmes de multicollinéarité et plus nombreux que les observations (Bertrand et al., 2013).

Les coefficients peuvent être extraits du modèle, ce qui permet d'obtenir l'équation de prédiction de la proportion spécifique.

Evaluation de la qualité des modèles prédictifs

L'élaboration du meilleur modèle prédictif nécessite de faire un certain nombre de choix. En effet, il est tout d'abord nécessaire de déterminer le type de spectre à utiliser (NIRS vs MIRS) et le prétraitement ou la combinaison de prétraitements à lui appliquer.

Il faut également déterminer s'il est plus adapté de pooler les deux classes de diamètres de racines fines en un modèle unique ou bien construire deux modèles distincts, un pour chaque classe de diamètre. De façon similaire il faut choisir entre séparer ou pooler les spectres obtenus à partir des racines pures provenant des carottes de sol ou en creusant à la main.

Aussi, dû au nombre particulièrement important de variables constituant les spectres MIRS et NIRS, il est très chronophage en temps d'analyse de toutes les conserver et une réduction de leur nombre est nécessaire. Nous avons testé deux façons de réduire le nombre de variables, la première est une simple sélection aléatoire d'un nombre "x" de variable (fonction R "`sample`", sans remise), la seconde est une sélection arbitraire d'une partie précise du spectre semblant particulièrement intéressante (zones à pics de taille moyenne par exemple).

Pour déterminer les paramètres qui donneront le meilleur modèle prédictif, il est nécessaire de partir d'un modèle de base et de faire varier les paramètres un à la fois. Pour évaluer la qualité de chaque modèle créé, nous avons testé ce modèle avec des spectres de mélanges

artificiels à proportion spécifique connue, puis nous avons regardé la relation entre valeur réelle et valeur prédite par le modèle (voir Fig.II.14).

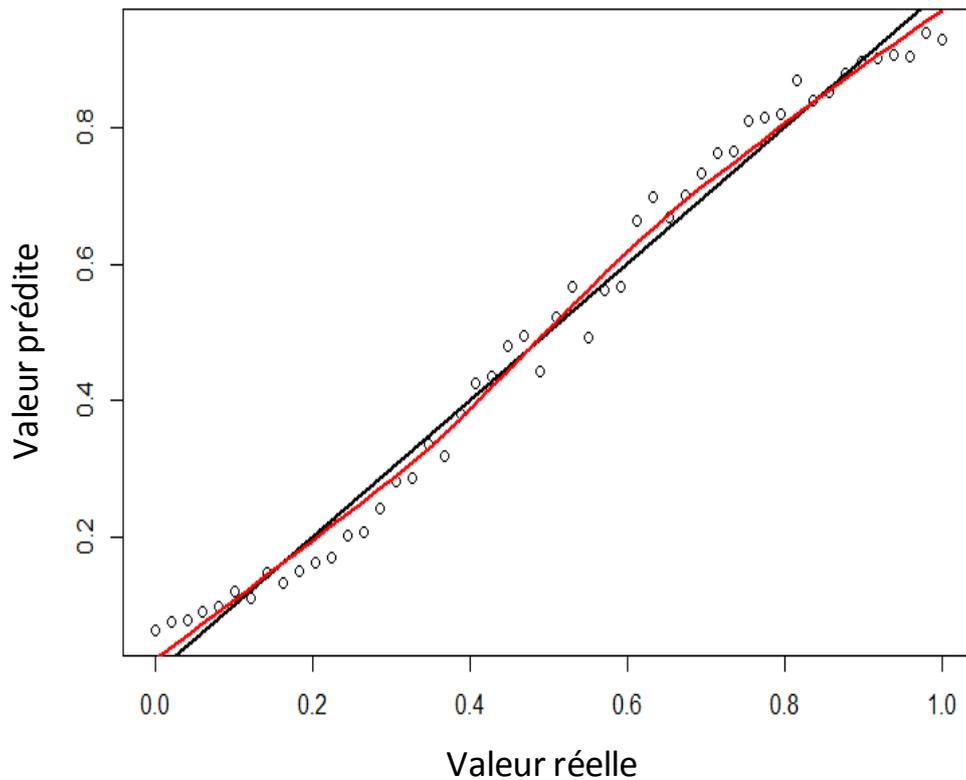


Figure.II.14. Graphique d'exemple illustrant la relation entre valeur réelle et valeur prédite par le modèle.

Enfin il est nécessaire de choisir un nombre de composantes à extraire. Pour ce faire, nous avons utilisé les critères statistiques d'AIC, BIC et de pseudo- R^2 (Bertrand et al., 2013). Les valeurs de ces critères sont déterminées en fonction du nombre de composantes et il est utile de tracer les graphiques correspondants comme sur la Figure.II.15 afin de pouvoir déterminer visuellement et rapidement le nombre de composantes à retenir. A partir d'un certain nombre de composantes le gain de pseudo- R^2 et d'AIC / BIC devient négligeable, il apparaît un "coude" sur le graphique. Le nombre de composantes correspondant au "coude" paraît adapté. Ainsi, à titre d'exemple, les graphiques de la figure.II.15 nous invitent à retenir 4 voire 5 composantes.

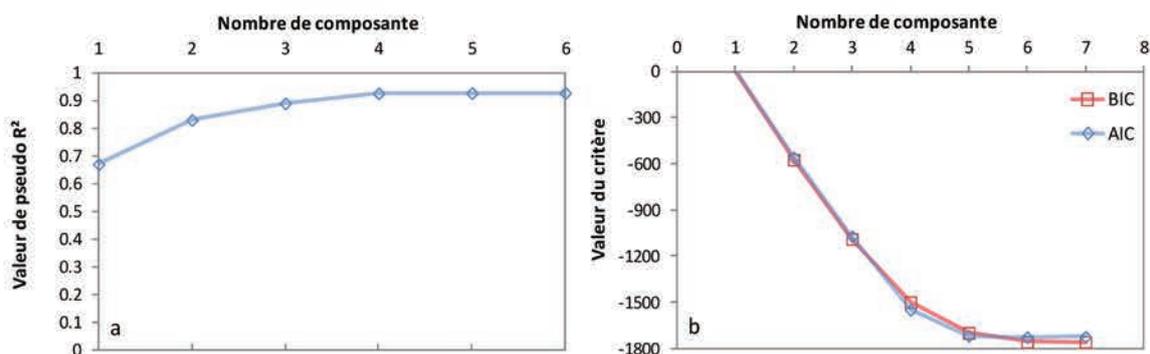


Figure.II.15. Graphiques d'exemple des critères statistiques utilisés afin de déterminer le nombre de composantes à extraire **a** le pseudo-R² et **b** l'AIC et le BIC.

Après de nombreux tests, le modèle final que nous avons utilisé était basé sur les spectres NIRS, les deux classes de diamètres et les deux types de prélèvements poolés, 1500 variables tirées de façon aléatoire et un nombre de 6 composantes.

Etablissement des proportions

Une fois les paramètres du modèle définis, il s'est avéré que pour certains échantillons de racines, la valeur de proportion prédite était très variable. Afin de déterminer des valeurs acceptables de proportions nous avons fait tourner 40 fois le modèle pour obtenir 40 prédictions pour chaque spectre. La valeur médiane était ensuite déterminée pour les 25, 30 et 35 premières prédictions ainsi que pour la totalité des prédictions (40). La valeur médiane étant stabilisée à partir de 40 prédictions, nous avons l'avons gardé en tant que proportion spécifique finale de l'échantillon.

Le point faible de notre approche n'est vraisemblablement pas liée au modèle en lui même ou à notre méthode mais plutôt sans doute, au manque de variabilité dans les échantillons de racines qui nous ont servi à calibrer le modèle. Cette variabilité devait être bien moindre comparée aux échantillons de racines sur lesquelles nous avons cherché à déterminer la proportion spécifique. En effet, 28 spectres purs de chaque espèce est probablement un nombre trop faible. De plus les racines qui ont servi à calibrer ont été récoltées uniquement dans les premiers centimètres de sol, au sein de la zone tampon, et assez proches les uns des autres. Ces échantillons ont en plus été traités en priorité contrairement aux échantillons de racines à proportion spécifique inconnue qui ont pour certains séjourné un certain temps en chambre froide et ont peut être pu avoir le temps de commencer à se décomposer,

modifiant ainsi leur composition biochimique. Afin d'obtenir une calibration optimale, nous recommandons donc de la réaliser à partir d'un nombre suffisant d'échantillons purs, possédant une variabilité similaire aux échantillons dont on cherche à déterminer la proportion.

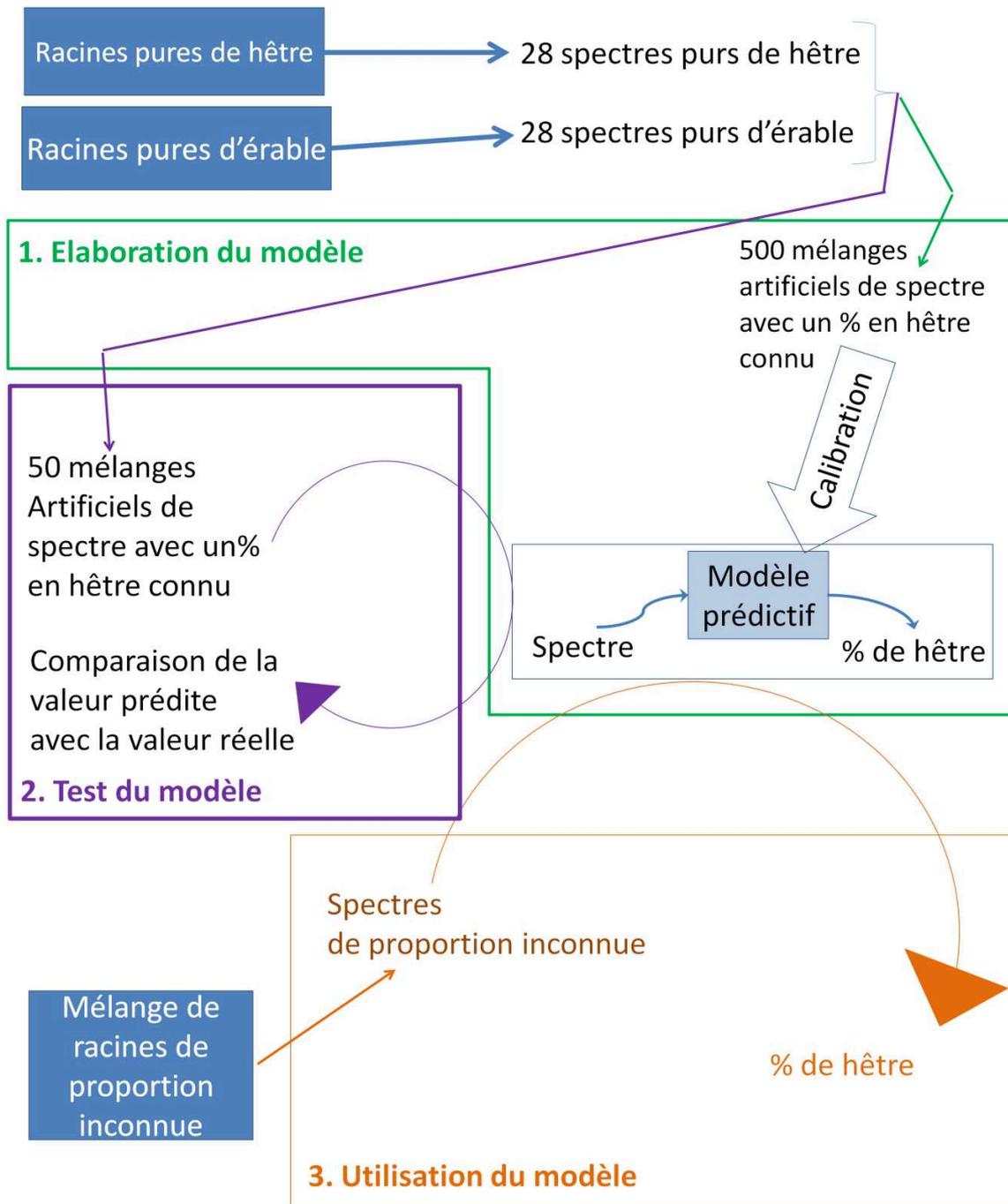


Figure.II.16. Schéma résumant les principales étapes menant à la prédiction de la proportion de hêtre dans les poudres de mélanges de racines.

4. CALCUL DES INDICES DE COMPETITION ET DE MELANGE

Attribuer une valeur de compétition et de mélange à chaque point d'échantillonnage permet de décrire son environnement local et de tester quel(s) facteur(s) joue(nt) sur la biomasse des racines fines ou leurs distributions verticales dans le sol.

Indice de compétition

Partant du principe que (1) l'influence d'un arbre est isotropique, (2) la contribution de chaque arbre est indépendante des autres arbres, et (3) la contribution de chaque arbre est proportionnelle à sa taille (estimée par sa surface terrière), Brechet et al. (2011) ont formulé une fonction linéaire, calculant la contribution de chaque arbre à la biomasse racinaire d'une forêt en un point, comme suivant :

$$Ic = S \times \left(1 - \frac{d}{r}\right),$$

où S est la surface terrière de l'arbre (m²), d la distance entre l'arbre et le point d'échantillonnage (m), et r le rayon d'influence (m). La somme des Ic des arbres se trouvant dans un rayon donné correspond à un indice de compétition distance-dépendant augmentant avec la densité du peuplement. Nous avons choisi d'appliquer cette méthode et d'utiliser un rayon d'influence (r) de 2.5 m, qui correspond à la distance au delà de laquelle la contribution d'un arbre peut être négligée.

Indice de mélange

L'indice de mélange correspond à la proportion de la surface terrière totale, dans un rayon de 2.5 m, correspondant aux hêtres.

5. CARACTERISATION DE LA DISTRIBUTION VERTICALE DES RACINES FINES

Afin de caractériser la distribution verticale des racines fines (totales et par espèce) en chaque point d'échantillonnage, le modèle non linéaire asymptotique de Gale et Grigal (1987) a été utilisé comme suivant :

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

où Y représente la portion cumulative des racines depuis la surface du sol jusqu'à la profondeur d (cm). β (sans unité) est le seul paramètre estimé du modèle et est considéré comme une variable décrivant la distribution verticale en racines fines. Des valeurs fortes de

β sont associées à une grande proportion de racines en profondeur alors que des valeurs faibles de β sont associées à une grande proportion de racines en surface, comme le montre la Figure.II.17.

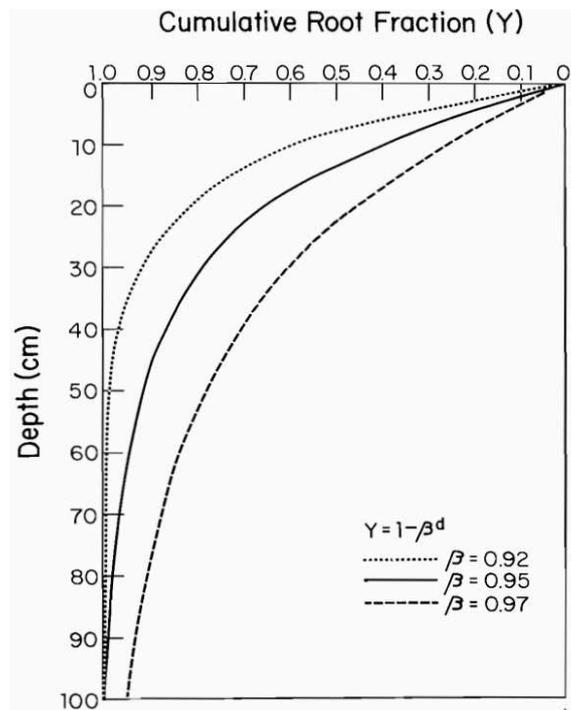


Figure II.17. Distribution verticale racinaire pour trois valeurs de β d'après la fonction $Y = 1 - \beta^d$ décrivant la portion cumulative des racines (Y) en fonction de la profondeur (d) (extrait de Gale et Grigal, 1987).

6. ANALYSES STATISTIQUES

Toutes les analyses statistiques ont été effectuées avec le programme R (R development Core Team 2016). Le coefficient β a été déterminé au moyen de la fonction 'nls' et analysé comme une variable quantitative. Les effets des indices sur les variables ont été analysés avec un modèle linéaire (fonction 'lm') en combinaison avec une ANOVA (fonction 'Anova', package 'car'). Les postulats du modèle linéaire ont été vérifiés graphiquement au moyen des graphes de diagnostic (fonction 'plot'). Lorsque l'homoscedasticité n'était pas vérifiée, la méthode des moindres carrés généralisés (fonction 'gls', package 'nlme') était utilisée en combinaison avec une ANOVA (fonction 'anova'). Les contrastes de Tukey (fonction 'glht', package 'multcomp') ont été utilisés pour effectuer les comparaisons multiples entre différents niveaux de traitement. Afin de tester la densité en racines fines en fonction de la profondeur, un modèle linéaire à effet mixte (fonction 'lme', package 'nlme') a été utilisé,

avec fixation du point d'échantillonnage et en combinaison avec une ANOVA (fonction 'Anova', package 'car'). Dans le texte, les tableaux et les figures, les valeurs correspondant à des moyennes sont accompagnées de leurs écarts-types, à moins que cela soit spécifié autrement.

D. ETUDES DES COMMUNAUTES FONGIQUES DU SOL

Notre objectif était de déterminer l'impact de la proportion en érable sur la diversité des communautés fongiques, notamment éctomycorhiziennes liées au hêtre. Cette partie de ma thèse a été réalisée en collaboration avec A. Deveau, CR UMR IAM et spécialiste des mycorhizes.

1. ECHANTILLONNAGE

Nous avons choisi d'effectuer des prélèvements de sol dans trois zones de la plantation avec des proportions spécifiques en hêtre et en érable contrastées et à forte densité. Nous avons par conséquent réutilisé les zones utilisées lors du marquage au deutérium en 2015. Pour rappel, ces trois zones correspondent à trois situations de mélange contrastées : une zone où les deux espèces sont en mélange équilibré et deux zones dans lesquelles chacune des deux espèces prédomine (Proportions spécifiques de l'ordre de 0.8-0.2). La densité des trois zones est fixe et forte (autour de 20000 tiges ha⁻¹). Dans chacune des trois zones, cinq hêtres dominants ou co-dominants ont été sélectionnés. Il est à noter que la litière qui avait été retirée avant le marquage n'avait pas encore été remplacée lors de nos prélèvements.

Le 22 Septembre 2015, pour chaque arbre, quatre carottes de sol ont été prélevées aux quatre points cardinaux à équidistance avec l'arbre co-dominant au moyen d'une tarière hélicoïdale. Les mycorhizes étant présentes essentiellement dans les 20 premiers centimètres de sol (van der Heijden et Sanders, 2003), nous avons limité le prélèvement à cette profondeur. Les échantillons de sol ont été ramenés au laboratoire et placés en chambre froide à 4 °C pendant une durée maximale de 72 h. Ils ont été ensuite tamisés afin de retirer les racines et de les homogénéiser. Les échantillons de sol tamisé ont ensuite été stockés au congélateur à -20 °C.

2. EXTRACTION DE L'ADN ET AMPLIFICATION

L'ADN total présent dans les échantillons de sol a été extrait au moyen d'un kit (Mobio PowerSoil Kit, France). La qualité et la quantité de l'ADN extrait ont été contrôlées à l'aide du

spectrophotomètre NanoDrop (ThermoScientific). La portion 1 de l'ITS (Internal Transcribed Spacer 1) de chaque échantillon a ensuite été amplifiée par PCR à l'aide des amorces ITS1F et ITS2 selon le protocole décrit par Barret et al. (2015). Après amplification, les produits PCR obtenus à partir des sols prélevés aux 4 points cardinaux ont été mélangés pour former un seul échantillon par arbre. Chaque échantillon composite a ensuite été purifié puis étiqueté par PCR (Barret et al., 2015). Le séquençage a ensuite été réalisé par le technique Illumina Miseq 2x 250pb à l'INRA d'Angers.

3. ANALYSES BIOINFORMATIQUES ET STATISTIQUES

N'ayant pas eu le temps au cours de ces trois années de thèse de me former aux techniques d'analyses bioinformatiques, celles-ci ont été effectuées par A. Deveau à l'UMR Interactions Plantes-Microorganismes (IAM) et sont similaires à celles effectuées par Counce et al. (2014). Se référer à cette publication pour plus de détails.

Le résultat se présente sous la forme d'unités opérationnelles taxonomiques moléculaires (MOTU, référé dans la suite du manuscrit en tant qu'OTU), une OTU est considérée comme un proxy de l'espèce. Pour chaque hêtre ciblé, la liste totale des OTU détectés est encodée de façon binaire (présence/absence). Les OTU connues pour être mycorhiziennes étaient qualifiées en tant que telles. Les OTU connues pour leur appartenance à une autre guildes (*e.g.* saprophytes, pathogènes) étaient qualifiées "autres" et le reste faisait partie des "inconnus". Quand cela était possible les différents niveaux de classification ont été déterminés (Phylum, Classe, Ordre, Famille, Genre, Espèce). Nous nous sommes intéressés à deux niveaux de classification composant les communautés fongiques des hêtres. D'une part, nous avons utilisé le nombre d'OTU comme une richesse spécifique, c'est ce qui est fait de façon classique. D'autre part, nous nous sommes intéressés au nombre de familles. Yang et al. (2017), ont montré récemment que les performances des plantes étaient liées au nombre de familles fongiques endomycorhiziennes à arbuscules et pas à la richesse spécifique. Il semblerait que la différenciation fonctionnelle se fasse entre les familles et pas à l'intérieur de celles-ci. Nous avons donc utilisé le nombre de familles comme un estimateur de la diversité fonctionnelle.

Toutes les analyses statistiques ont été effectuées avec le programme R (R development Core Team 2016) et le package 'Phyloseq'. Les zones auxquelles appartenaient les hêtres ciblés (caractérisées par des proportions spécifiques différentes) ont été considérées comme

étant trois niveaux d'un facteur "mélange". Les effets de ce mélange sur le nombre d'OTU et le nombre de familles fongiques ont été analysés avec un modèle linéaire (fonction 'lm') en combinaison avec une ANOVA (fonction 'Anova', package 'car'). Les postulats du modèle linéaire ont été vérifiés graphiquement au moyen des graphes de diagnostic (fonction 'plot'). Lorsque l'homoscédasticité n'était pas vérifiée, la méthode des moindres carrés généralisés (fonction 'gls', package 'nlme') était utilisée en combinaison avec une ANOVA (fonction 'anova'). Les contrastes de Tukey (fonction 'glht', package 'multcomp') ont été utilisés pour effectuer les comparaisons multiples entre différents niveaux de traitement.

III. RESULTATS ET DISCUSSION

A. PROFONDEURS D'ACQUISITION DE L'EAU

Durant l'été 2014, nous avons déterminé la profondeur moyenne d'acquisition de l'eau par une soixantaine d'arbres, au moyen d'un marquage au deutérium. Nous voulions savoir si cette profondeur variait en fonction de l'espèce, de la compétition et de la composition spécifique du voisinage. Afin de tester également l'effet de la disponibilité en eau sur cette profondeur cette expérimentation a été répétée au cours de l'été suivant (2015) caractérisé par une sécheresse marquée.

1. TRAITS FOLIAIRES

Nous avons mesuré des traits foliaires afin de comparer le statut des arbres échantillonnés dans les différentes conditions de compétition et de proportion en espèces. Le ratio de la masse de la feuille par sa surface (LMA) et la composition isotopique du carbone de la feuille ($\delta^{13}\text{C}$) intègrent à la fois les effets de l'exposition lumineuse et le niveau d'alimentation hydrique. La teneur en azote foliaire (N%) informe sur le niveau d'alimentation minérale. Ces traits nous ont permis de nous assurer du bon niveau d'alimentation en ressources des arbres étudiés et de vérifier qu'ils étaient bien dominants. Cette étape est importante puisque l'existence d'une différence de statut parmi les arbres étudiés pourrait entraîner des erreurs d'interprétation des résultats sur les traits racinaires.

Eté à sécheresse modérée (2014)

L'indice de mélange et l'indice de Hegyi (compétition) n'ont pas eu d'effet significatif sur le LMA, le $\delta^{13}\text{C}$ et la teneur en azote foliaire N%, pour aucune des deux espèces (données non présentées). Ce résultat suggère que notre échantillonnage a bien été réalisé sur des arbres dominants.

Eté à sécheresse prononcée (2015)

Il n'y avait pas de différences significatives du LMA ou du %N entre zone de mélange pour chaque espèce (Tab.III.1). Cela suggère que la zone d'échantillonnage n'a pas influencé le niveau de lumière ou d'éléments minéraux reçus par les arbres échantillonnés. Cependant, pour le $\delta^{13}\text{C}$, nous observons un effet significatif du mélange (Tab.III.1). Le $\delta^{13}\text{C}$ est un trait foliaire intégrateur de l'effet des conditions environnementales (principalement la lumière et la sécheresse) sur le fonctionnement hydrique et carboné des feuilles (Ferrio et al., 2003). L'absence de différences de LMA et %N entre zones suggère que les différences de $\delta^{13}\text{C}$ entre zones pourraient être dues à des différences de disponibilité en eau dans les différentes zones de mélange. Cette hypothèse est corroborée par les résultats sur les potentiels hydriques de base (ψ), qui renseignent sur le niveau de contrainte hydrique à un moment donné rencontré par les arbres (plus le potentiel est négatif, plus le système racinaire des arbres est confronté à une disponibilité en eau dans le sol faible).

Tableau.III. 1. Moyennes du potentiel hydrique de base foliaire (ψ , MPa), du ratio de la masse de la feuille par sa surface (LMA, g m^{-2}), de la composition isotopique du carbone de la feuille ($\delta^{13}\text{C}$, ‰) et de la teneur en azote foliaire (N%, %) avec les écarts types pour les deux espèces dans les trois zones de mélange : forte proportion d'érable (80% d'érables), proportion équilibrée (50% de chaque espèce), forte proportion de hêtre (80% de hêtres). Les lettres minuscules différentes montrent des différences significatives entre traitements ($P < 0.05$).

	Forte proportion d'érable		Proportion équilibrée		Forte proportion de hêtre	
	Erable	Hêtre	Erable	Hêtre	Erable	Hêtre
ψ (MPa)	-0.48 ± 0.1 a	-0.47 ± 0.2 a	-0.51 ± 0.1 a	-0.82 ± 0.6 a	-0.50 ± 0.1 a	-0.64 ± 0.3 a
LMA (g m^{-2})	59 ± 12 a	64 ± 18 a	67 ± 16 a	57 ± 11 a	58 ± 14 a	51 ± 11 a
$\delta^{13}\text{C}$ (‰)	-29.0 ± 0.8 ab	-29.4 ± 0.8 ab	-28.4 ± 0.7 a	-29.2 ± 1.0 ab	-29.6 ± 0.6 b	-29.8 ± 0.6 b
N% (%)	2.1 ± 0.3 a	2.2 ± 0.1 a	2.2 ± 0.2 a	2.2 ± 0.1 a	2.2 ± 0.1 a	2.3 ± 0.1 a

2. COMPOSITION ISOTOPIQUE DE L'EAU DU SOL ET DE LA SEVE BRUTE DES ARBRES AVANT ET APRES MARQUAGE

Eté à sécheresse modérée (2014)

Avant marquage, donc en abondance naturelle, la composition isotopique en deutérium de l'eau du sol ($\delta^2\text{H}_s$) présentait un gradient naturel significatif ($P < 0.001$) de -53‰ à -76‰ entre la surface et 30 cm de profondeur (Fig.III.1.a). Les valeurs à 30 et 50 cm de profondeur n'étaient pas significativement différentes ($P = 0.99$). En revanche à 70 cm de profondeur, la valeur de $\delta^2\text{H}_s$ remontait significativement ($P < 0.01$), à -63‰ en moyenne (Fig.III.1.a). Ce type de profil vertical de $\delta^2\text{H}_s$ est impossible à utiliser pour estimer la profondeur moyenne d'extraction de l'eau. En effet, une même valeur de $\delta^2\text{H}_s$ peut être trouvée à différentes profondeurs. De tels profils "en s" ou "en c" ont fréquemment été trouvés dans ce genre d'études (Bonal et al., 2000; Stahl et al., 2013; Grossiord et al., 2014a). En effet, la signature moyenne de l'eau du xylème correspond à plusieurs possibilités de signature de l'eau du sol. Ces résultats confirment la nécessité de créer un gradient vertical artificiel de deutérium de l'eau dans le sol, par apport d'eau marquée, afin de déterminer la profondeur moyenne d'extraction.

Le marquage, par arrosage avec de l'eau fortement enrichie en deutérium, a entraîné une forte augmentation de $\delta^2\text{H}_s$ dans les premiers centimètres ($P < 0.001$), avec à 5 cm de profondeur une moyenne de 505‰ 4 jours après marquage et 422‰ 6 jours après marquage (Fig.III.1.b). A 30 cm de profondeur, les valeurs de $\delta^2\text{H}_s$ sont restées très négatives et similaires aux différentes profondeurs de sol et pour les deux dates (Fig. III.1.b). Le marquage a ainsi permis d'obtenir un gradient net de $\delta^2\text{H}_s$ de la surface jusqu'à environ 30 cm de profondeur.

Avant marquage, la composition isotopique naturelle en deutérium de l'eau du xylème ($\delta^2\text{H}_{xy}$) du hêtre était en moyenne de -66 ± 3 ‰, l'érable présentait une valeur strictement identique (Fig.III.2.a). Quatre jours après marquage, seuls deux érables et trois hêtres ne présentaient pas de forte augmentation de $\delta^2\text{H}_{xy}$ (Fig.III.2.b). Six jours après marquage, tous les arbres étudiés présentaient des valeurs de $\delta^2\text{H}_{xy}$ fortement augmentées par rapport à leur valeur avant marquage : les valeurs varient de +97‰ à 339‰ (Fig.III.2.c). Ces résultats confirment que 6 j après le marquage, tous les arbres étudiés ont été en mesure d'absorber l'eau marquée en ^2H et apportée en surface. Les différences de signature isotopique de l'eau

du xylème entre arbres suggèrent que le système racine de ceux-ci ne prélève pas l'eau du sol dans les mêmes horizons. Nous étudierons ci-après si ces différences de signature entre arbres, et donc de profondeur d'extraction d'eau moyenne, sont expliquées par la densité et le mélange d'espèce.

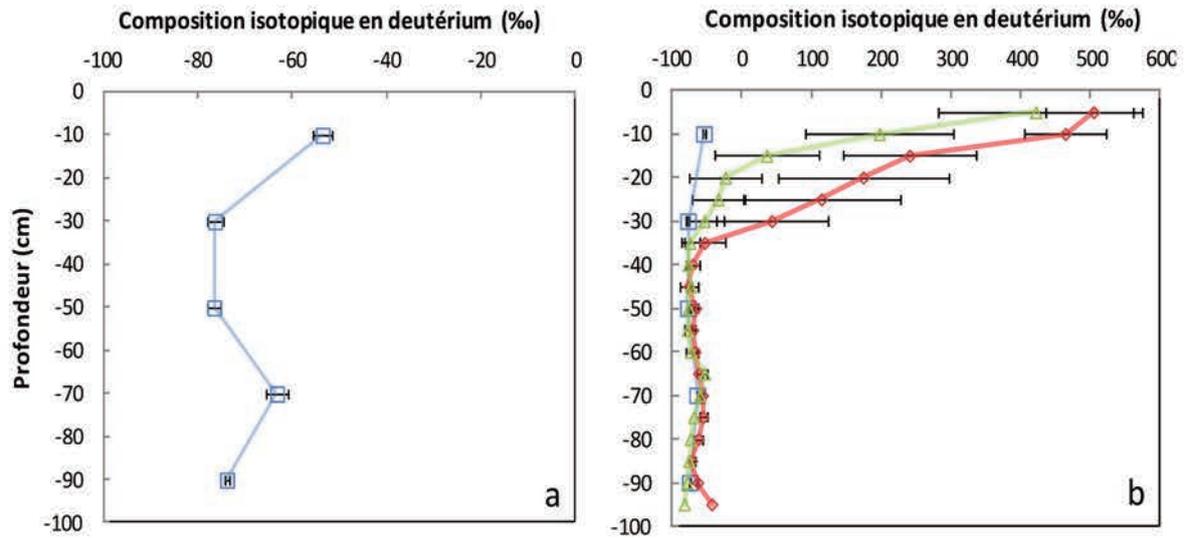


Figure III.1. Profils verticaux moyens de la composition isotopique en deutérium de l'eau du sol ($\delta^2\text{H}_s$, ‰). **a** avant marquage (bleu; abondance naturelle). **b** avant marquage (carrés, bleu), 4 jours après marquage (losange, rouge) et 6 jours après marquage (triangles, vert). Les barres horizontales représentent les erreurs types à la moyenne ($n = 3$). Pour plus de clarté, l'échelle de la composition isotopique en deutérium varie entre les deux graphiques.

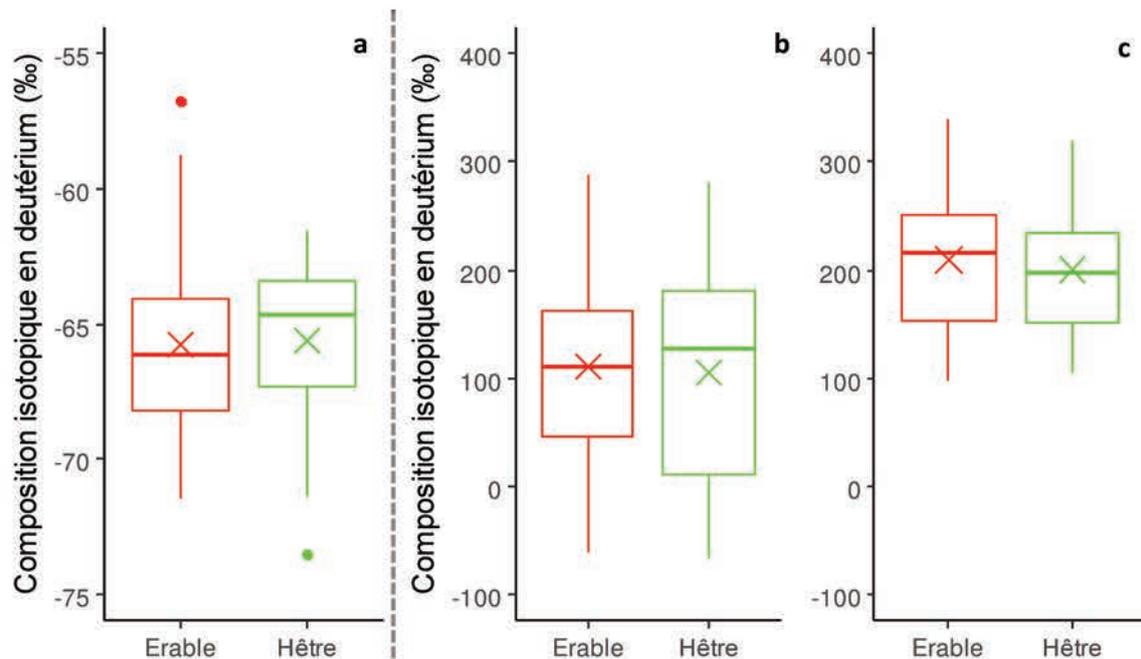


Figure III.2. Composition isotopique en deutérium ($\delta^2\text{H}$, ‰) de l'eau du xylème des érables (rouge) et des hêtres (vert) **a** avant marquage, **b** quatre jours après marquage et **c** six jours après marquage. Les croix représentent les valeurs moyennes pour chaque date. Aucune différence significative n'a été trouvée entre espèce ($P > 0.05$).

Été à sécheresse prononcée (2015)

La récolte pré-marquage ayant été effectuée en deux dates, le facteur date ainsi que le facteur zone ont été testés en plus du facteur profondeur. Les facteurs date et zone n'avaient pas d'effet significatif sur la $\delta^2\text{H}_s$ ($P > 0.05$). Les valeurs des six profils de sol ont ainsi été poolées pour les analyses statistiques.

Avant le marquage, la $\delta^2\text{H}_s$ présentait un gradient net décroissant avec la profondeur. La $\delta^2\text{H}_s$ diminuait significativement de -45‰ à -52‰ entre la surface et 10 cm de profondeur ($P < 0.05$; Fig.III.3.a). A partir de -40 cm, les valeurs de $\delta^2\text{H}$ du sol étaient non significativement différentes ($P > 0.05$) entre les différentes profondeurs, à l'exception des valeurs à -55 et -75 cm ($P < 0.05$; Fig.III.3.a). Hormis la valeur de $\delta^2\text{H}_s$ à -75 cm, le profil observé ici en abondance naturelle présente un gradient vertical net, contrairement à l'été 2014. Ce gradient est très probablement le résultat de la forte évaporation entraînée par la sécheresse de l'été 2015. En effet, le deutérium étant plus lourd que l'hydrogène (^1H), les molécules d'eau constituées de ^2H s'évaporent moins facilement : il en résulte un enrichissement en surface de $\delta^2\text{H}_s$ (Dawson et al., 2002). Ce gradient vertical en abondance naturelle étant net, il est possible de l'utiliser pour interpréter les différences de $\delta^2\text{H}_x$ entre

arbres comme des différences de profondeur d'extraction de l'eau. Néanmoins, les analyses isotopiques étant faites en différé, ces résultats n'ont été acquis que bien après, et nous avons procédé à un marquage de ^2H dans l'eau du sol en 2015 également.

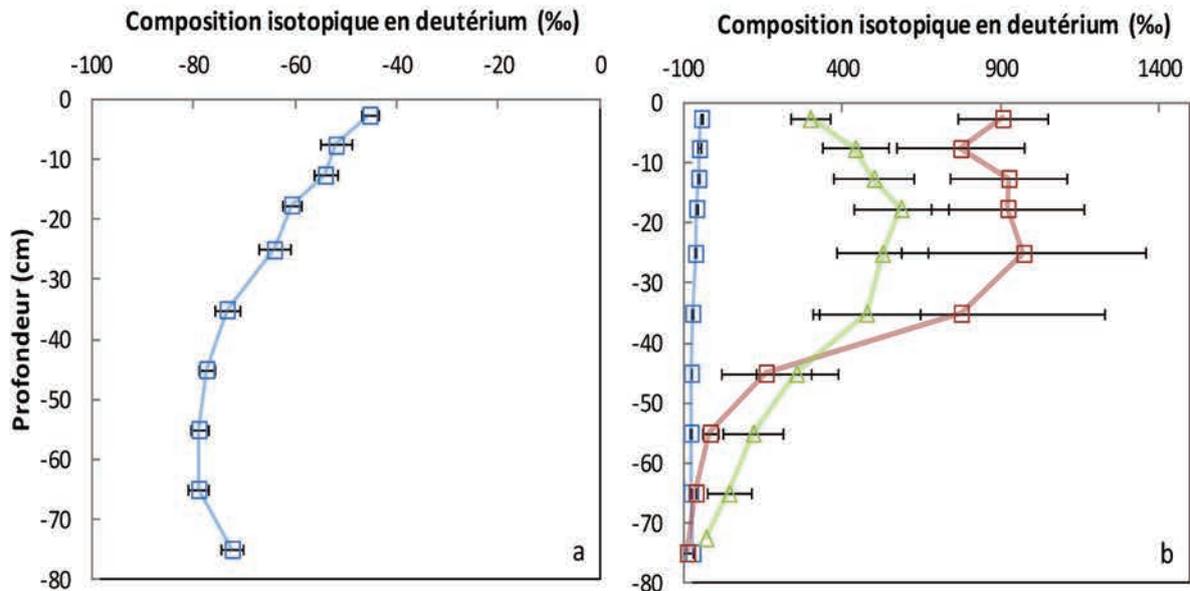


Figure III.3. Profils verticaux moyens de la composition isotopique en deutérium de l'eau du sol ($\delta^2\text{H}_s$, ‰). **a** avant marquage (bleu; abondance naturelle). **b** avant marquage (bleu), 2 jours après marquage (rouge) et 14 jours après marquage (vert); (moyenne \pm erreur type; $n = 6$). Pour plus de clarté, l'échelle de la composition isotopique en deutérium varie entre les deux graphiques.

L'arrosage avec l'eau enrichie en deutérium a bien fait augmenter la $\delta^2\text{H}_s$ en surface. Les valeurs obtenues deux jours après marquage étaient significativement supérieures à celles avant marquage jusqu'à une profondeur de -30 cm ($P < 0.05$; Fig.III.3.b). Les valeurs obtenues 14 jours après marquage étaient significativement supérieures à celles obtenues avant marquage jusqu'à -50 cm ($P < 0.05$; Fig.III.3.b). Nous n'avons cependant pas obtenu de gradient net, pour aucune des deux dates, une même valeur de $\delta^2\text{H}_s$ renvoyant à plusieurs profondeurs possibles, y compris dans les 30 premiers centimètres (Fig.III.3.b). Ces profils sont probablement le résultat d'une pluie survenue sur la plantation le lendemain du marquage, poussant en profondeur l'eau marquée et brouillant le marquage en surface par dilution. Pour cette raison, nous n'avons malheureusement pas pu exploiter les données obtenues suite au marquage. Cette situation est fortement regrettable, considérant

l'investissement en énergie, en temps, et en argent, dans cette expérimentation. Elle est liée aux risques à prendre pour une telle expérimentation. Cette expérience souligne les limites de l'approche isotopique et l'importance d'essayer de maîtriser l'ensemble des facteurs pouvant l'influencer : les prévisions météorologiques n'étant pas fiables à 100%, le risque 0 d'échec n'est pas éliminé.

Cependant, par chance, comme indiqué ci-dessus, le gradient vertical de $\delta^2\text{H}_s$ avant marquage (en abondance naturelle) étant quant à lui assez net, nous avons pu l'utiliser pour nos analyses des profondeurs d'extraction de l'eau. Il est cependant important de noter que, ne connaissant pas la $\delta^2\text{H}$ du sol en dessous de 80 cm de profondeur, il est probable que le profil complet ait tout de même une forme "en s" ou "en c" (Bonal et al., 2000; Stahl et al., 2013). Ceci n'est pas trop gênant dans notre situation puisque nous montrerons dans la partie III.B de ce chapitre que l'enracinement des deux espèces dans cette plantation est essentiellement superficiel, les racines fines étant très rares en dessous de 60 cm de profondeur.

Concernant la $\delta^2\text{H}_{xy}$ naturelle des arbres avant marquage, celles du hêtre et de l'érable variaient respectivement entre -70‰ et -50 ‰ (Fig.III.4.a). L'analyse de variance n'a pas révélé d'effet espèce ($P = 0.52$). L'effet mélange quant à lui est fortement significatif ($P < 0.001$) avec une $\delta^2\text{H}_{xy}$ dans la zone à proportions équilibrées entre les deux espèces ("M", 50% hêtre - 50 % érable) plus négative que celles des arbres dans les zones quasi monospécifiques ("HF" et "EF", respectivement 80% hêtre - 20 % en érable et 20% en hêtre - 80% en érable) ($P < 0.001$).

Ces données de $\delta^2\text{H}_{xy}$ nous ont permis de calculer des profondeurs moyennes d'acquisition de l'eau par arbre, grâce au modèle de Romero-Saltos et al. (2005) adapté par Stahl et al. (2013).

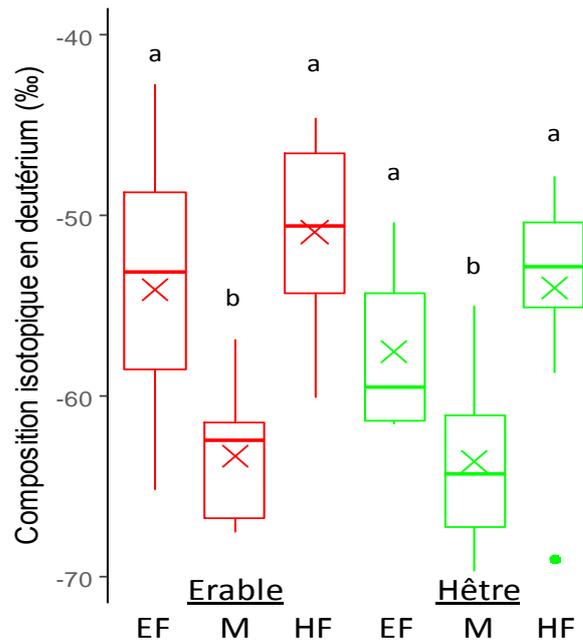


Figure III.4. Composition isotopique en deutérium ($\delta^2\text{H}$, ‰) de l'eau du xylème des érables (rouge) et des hêtres (vert), dans les trois zones de mélange : forte proportion d'érable (EF, 80% d'érables), proportion équilibrée (M, 50% de chaque espèce), forte proportion de hêtre (HF, 80% de hêtres). Les croix représentent les valeurs moyennes pour chaque espèce dans chaque zone. Les lettres minuscules différentes indiquent les différences significatives entre modalités ($P < 0.001$).

3. PROFONDEURS D'ACQUISITION DE L'EAU

Été à sécheresse modérée (2014)

Les profondeurs moyennes d'acquisition de l'eau calculées par le modèle étaient de -32 ± 15 cm pour le hêtre et de -30 ± 11 cm pour l'érable 4 jours après marquage. Six jours après marquage, elles étaient de -14 ± 3 cm pour le hêtre et -13 ± 3 cm pour l'érable. Les différences entre espèces ne sont pas significatives pour aucune des deux dates ($P > 0.05$). En revanche les différences entre dates sont significatives pour chacune des deux espèces ($P < 0.001$). Il est important cependant de souligner que malgré la significativité de cet effet date, les valeurs des profondeurs moyennes aux 2 dates soulignent le fait que les deux espèces puisent l'eau essentiellement en surface. L'interprétation biologique de ces profondeurs ne doit pas être exagérée par l'existence de différences statistiques. Ces résultats corroborent des travaux antérieurs sur la profondeur généralement superficielle de

prélèvement d'eau par le hêtre (Meissner et al., 2012; Grossiord et al., 2014a; Goisser et al., 2016).

Les différences de profondeur moyenne d'acquisition de l'eau entre les deux dates pourraient être une réponse à l'apport d'eau lié au marquage. Des changements de profondeurs d'acquisition de l'eau par les plantes en fonction de la disponibilité en eau ont en effet été mentionnées/rapportées. Les plantes ont tendance à puiser l'eau moins profondément quand l'eau est disponible qu'en période de sécheresse (Kulmatiski et Beard, 2013; Hoekstra et al., 2014; Yang et al., 2015; Grossiord et al., 2017). Cependant, l'apport d'eau lors du marquage ne représente que 5 mm équivalent pluie et il nous semble peu probable que cela puisse expliquer une telle différence de profondeur moyenne, considérant qu'en 2014 le sol était relativement humide. Cette différence de profondeur entre les 2 dates pourrait alors être liée à l'approche de marquage utilisée ici. Les profondeurs obtenues dépendent totalement du gradient vertical observé.

La compétition, estimée au moyen de l'indice de Hegyi, montre un effet significatif sur la profondeur moyenne d'extraction de l'eau par les deux espèces. Plus la compétition était forte (indice de Hegyi fort), plus la profondeur moyenne d'acquisition de l'eau était superficielle (Figs.III. 5.a et III.6.a). Cette relation n'est cependant pas significative pour les deux espèces aux mêmes dates.

L'indice de mélange n'a quant à lui eu aucun effet sur la profondeur moyenne d'acquisition de l'eau et cela pour les deux dates (Figs.III. 5.b et III.6.b). Ces résultats montrent que la profondeur d'acquisition de l'eau par le hêtre semble dépendre de l'intensité de la compétition avec les arbres qui l'entoure, mais que l'identité des arbres ne l'influence pas.

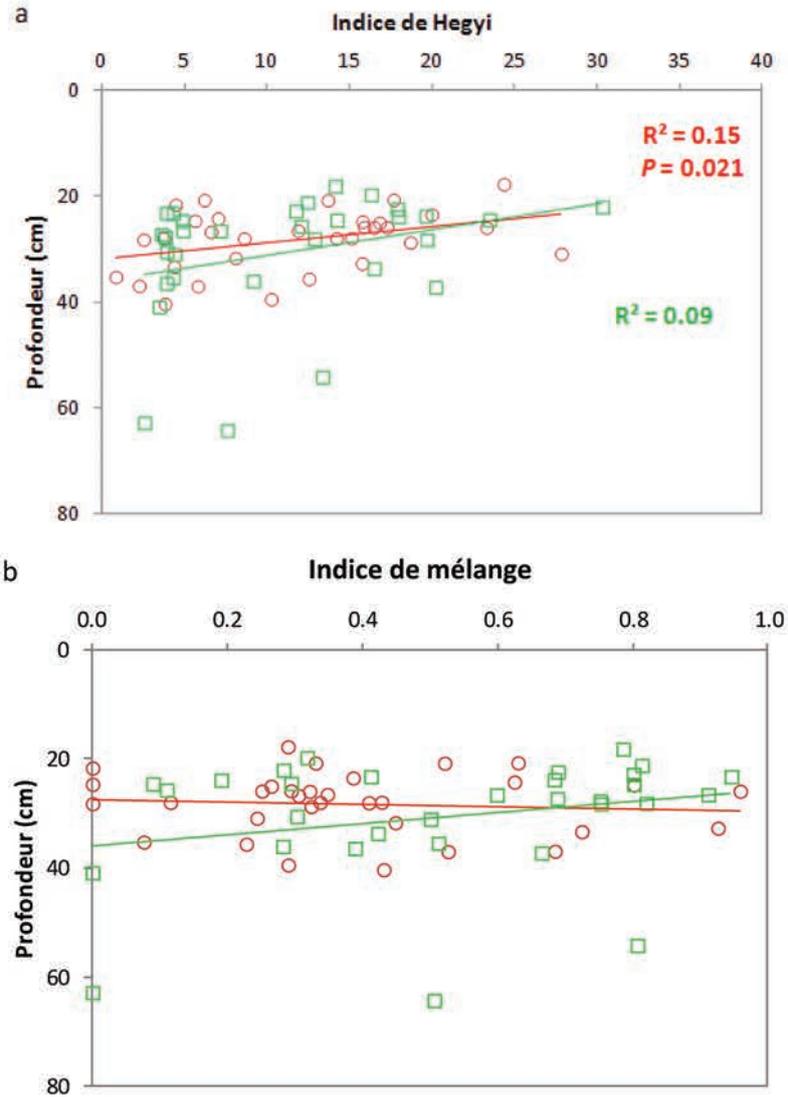


Figure III.5. Profondeur moyenne d'extraction de l'eau (cm) 4 jours après marquage par les érables (rouge) et les hêtres (vert) en fonction de **a** l'indice de Hegyi (compétition) et **b** l'indice de mélange. Les lignes indiquent les courbes de tendance.

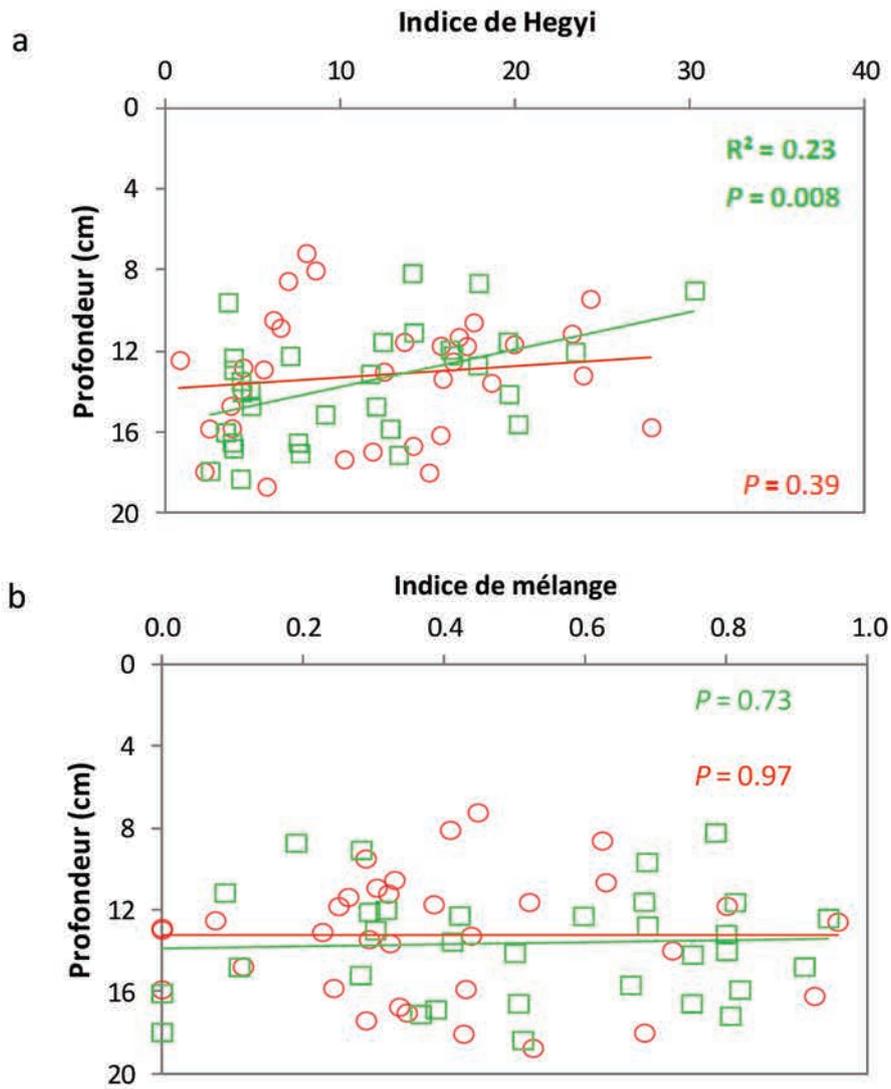


Figure. III. 6. Profondeur moyenne d'extraction de l'eau (cm) 6 jours après marquage par les érables (rouge) et les hêtres (vert) en fonction de **a** l'indice de Hegyi (compétition) et **b** l'indice de mélange. Les lignes indiquent les courbes de tendance.

Eté à sécheresse prononcée (2015)

Je rappelle que la profondeur d'extraction de l'eau en 2015 a été estimée à partir des valeurs d'abondance naturelle (eau du sol, et eau du xylème des tiges).

Les valeurs de $\delta^2\text{H}_{xy}$ en abondance naturelle observées entre les différentes zones de la plantation suggèrent que les arbres des 2 espèces en situation de mélange exploitent une source d'eau dans le sol un peu plus profonde que ceux se trouvant aux fortes proportions de chaque espèce (Fig.III.4.a). Les profondeurs moyennes d'acquisition de l'eau déterminées par le modèle sont autour de 28 cm pour les arbres en mélange et entre 15 et 20 cm pour les arbres des zones à fortes proportions de chaque espèces (Tab.III.2). Ce résultat, même si les écarts de profondeur moyenne entre zones sont faibles, suggère donc un léger effet de l'identité des arbres compétiteurs sur cette profondeur d'acquisition. On peut émettre l'hypothèse que cet effet pourrait être du à des conditions de sécheresse plus fortes en surface dans cette zone et les arbres chercheraient alors à puiser l'eau un peu plus profondément dans ces conditions. Ce résultat serait cohérent avec plusieurs travaux de la littérature suggérant des changements de niche écologique des arbres en situation de mélange (Kulmatiski et Beard, 2013; Hoeskstra et al., 2014; Yang et al., 2015).

Tableau.III.2. Profondeurs moyenne d'acquisition de l'eau (cm) par le hêtre et l'érable dans les trois zones de mélange : forte proportion d'érable (80% d'érables), proportion équilibrée (50% de chaque espèce), forte proportion de hêtre (80% de hêtres). Les lettres minuscules différentes montrent des différences significatives entre traitements ($P < 0.05$).

Forte proportion d'érable		Proportion équilibrée		Forte proportion de hêtre	
Erable	Hêtre	Erable	Hêtre	Erable	Hêtre
16 ± 8 a	19 ± 5 ab	27 ± 5 b	28 ± 7 b	16 ± 11 a	15 ± 7 a

Il est intéressant de noter que l'hypothèse faite ci-dessus, une disponibilité en eau un peu plus faible en mélange qu'en zone de monoculture dans la plantation, est tout à fait cohérente avec les mesures de $\delta^{13}\text{C}$ et ψ réalisées sur ces arbres (Tab.III.1). Les valeurs les plus fortes de $\delta^{13}\text{C}$ et les plus faibles de ψ , qui suggèrent un effet négatif de la sécheresse sur le fonctionnement hydrique et carboné de ces arbres, ont été trouvées en effet dans la

zone de mélange. Ainsi, nos résultats suggèrent que la présence de l'érable en interaction avec du hêtre influence la disponibilité en eau pour ces deux espèces, qui tendent toutes les deux à privilégier un prélèvement d'eau un peu plus profond. Ce résultat n'est cependant pas synonyme nécessairement de développement racinaire plus profond : nous étudierons plus précisément ce développement dans le sous-chapitre suivant.

B. DISTRIBUTION RACINAIRE

Nous avons réalisé 92 carottes de sol à travers la plantation dans le but de déterminer l'effet des conditions locales (densité, proportion spécifique du hêtre) sur la biomasse racinaire. Afin de décrire l'exploitation souterraine par les racines au sein de la plantation, nous avons caractérisé la distribution verticale de la biomasse de racines des deux espèces confondues (biomasse dite totale). De plus, au moyen de la méthode basée sur la spectroscopie infrarouge (NIRS/MIRS), nous avons été en mesure d'estimer la distribution verticale de la biomasse de racines par espèce.

En raison de la nature du sous-sol de la plantation, il n'a pas été possible d'atteindre une profondeur de 75 cm pour tous les points d'échantillonnage, la roche affleurant parfois plus haut. Néanmoins, une profondeur de 60 cm a systématiquement été atteinte. De plus, les échantillons de sol récoltés entre 60 et 75 cm de profondeur ne contenaient qu'extrêmement peu de racines voire pas du tout (teneur moyenne de 0.2 g dm^{-3}). Nous avons donc considéré la biomasse présente entre la surface et 60 cm de profondeur comme étant un estimateur de la biomasse racinaire totale. Nous nous sommes également particulièrement intéressés aux racines présentes dans les dix premiers centimètres de sol. Cette profondeur de sol est celle qui est directement réhumidifiée par les pluies et qui est enrichie en nutriments par la décomposition de la litière. Par conséquent cette partie du sol "concentre" une grande partie des racines (Schenk and Jackson, 2002).

En accord avec la littérature, la biomasse en racine fine a été exprimée sous forme de biomasse de racines par m^2 de sol (g m^{-2}) dans des sections de sol pour lesquelles les profondeurs sont précisées. Nous utiliserons cependant le terme simplifié de "biomasse racinaire" plutôt que de biomasse spécifique racinaire. Dans quelques cas les masses racinaires ont été exprimées en "densité de racines fines" (biomasse de racine par volume de sol, g dm^{-3}) ce qui permet de comparer des sections de sol de hauteur différente.

1. BIOMASSE TOTALE DE RACINES PAR CLASSE DE DIAMETRE

Après la récupération des racines dans chaque échantillon (section d'une carotte), les racines ont été triées par classe de diamètre (inférieur ou égal à 1 mm, entre 1 et 2 mm, entre 2 et 4 mm et supérieur à 4 mm). La biomasse racinaire totale correspond à la somme des racines des deux espèces des différentes sections de la carotte, de la surface à -60 cm de profondeur. Selon le point d'échantillonnage, La biomasse racinaire des trois premières

classes variait entre 0 et 800 g m⁻² (Fig.III.7). La classe de diamètre supérieure à 4 mm était encore plus variable, présentant des valeurs entre 0 et 11 kg m⁻² (Fig. III. 7). La variabilité entre points d'échantillon au sein de cette classe de diamètre est particulièrement importante.

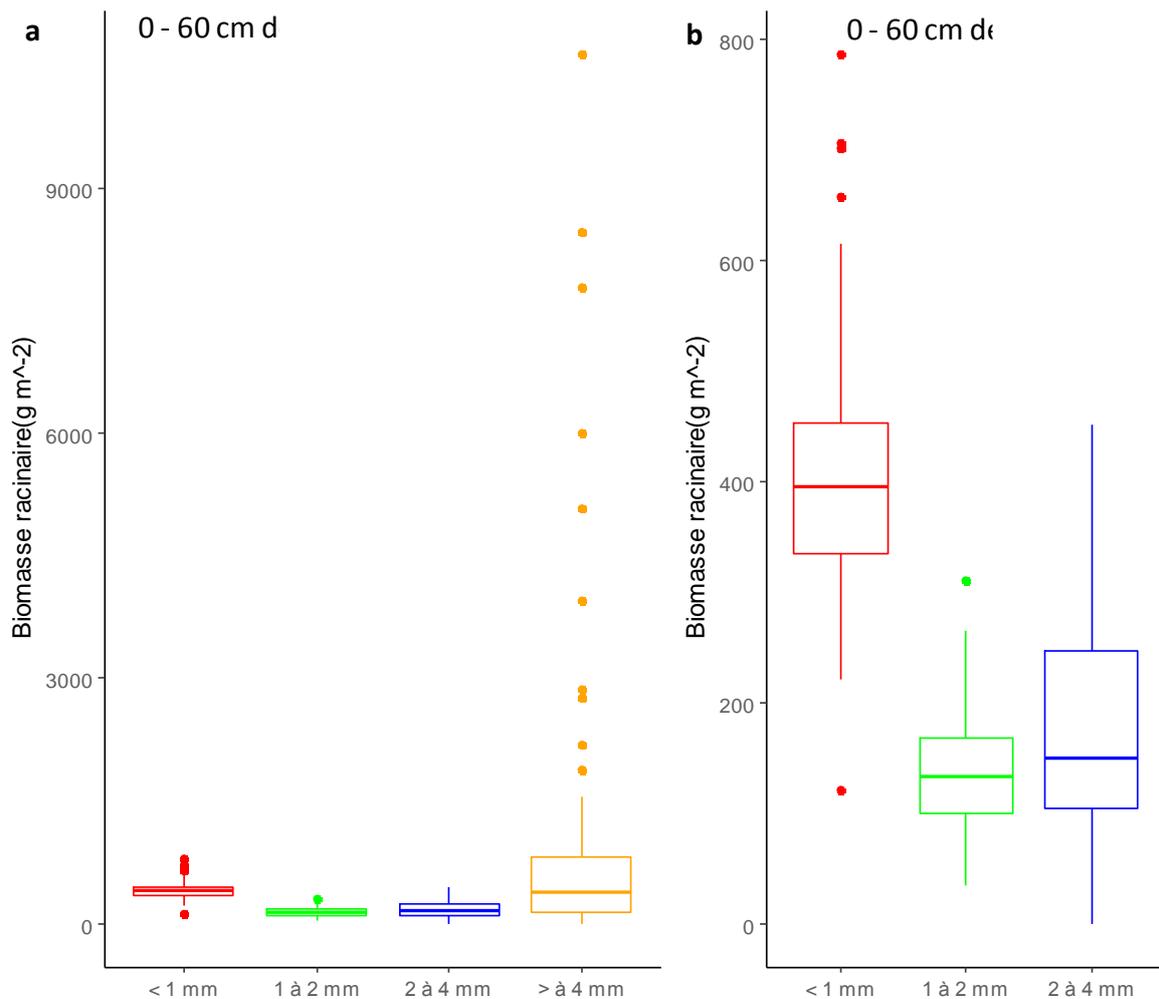


Figure III.7. Biomasse racinaire (g m⁻²) moyenne dans la strate 0 - 60 cm, **a** pour les quatre classes de diamètre, **b** pour les trois premières classes de diamètre uniquement.

Au sein du système racinaire, les racines fines sont en charge de l'absorption des ressources souterraines et sont considérées comme les organes de la compétition souterraine (Leuschner et al., 2001). D'autre part, la variabilité des grosses racines est très forte. Pour ces raisons, nous avons fait le choix de nous intéresser uniquement aux racines fines. Pour des raisons pratiques et historiquement, les racines fines sont classiquement définies comme possédant un diamètre inférieur ou égal à 2 mm (McCormack et al., 2015). Nous

avons donc considéré une classe de diamètre 0 - 2 mm en additionnant la biomasse des deux premières classes.

Au sein des points d'échantillonnage, la biomasse des racines très fines (≤ 1 mm) est particulièrement importante et peu corrélée à la biomasse des racines de diamètre compris entre 1 et 2 mm (Fig.III.8). Cette observation souligne l'importance de considérer les deux classes de diamètre, une classe n'étant pas représentative de la biomasse totale en racines fines.

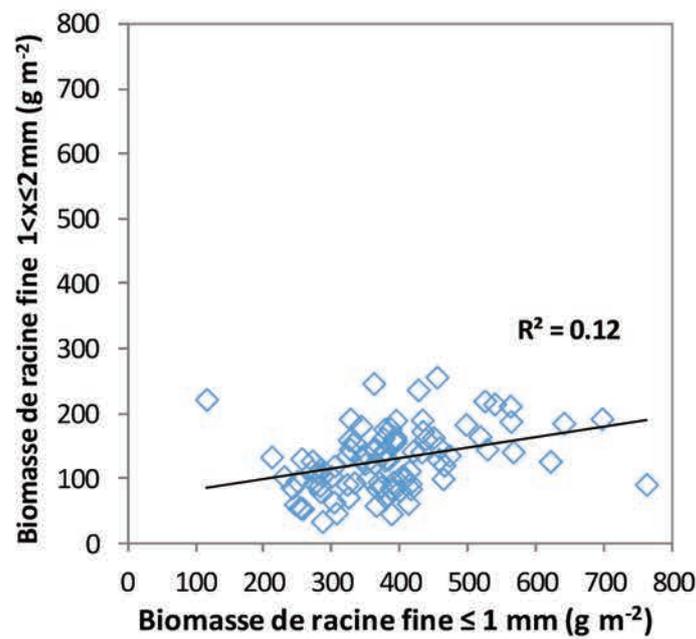


Figure.III.8. Biomasse de racines de la classe de diamètre entre 1 et 2 mm en fonction de la biomasse de racines de la classe de diamètre inférieure à 1 mm.

2. VARIABILITE SPATIALE DE LA BIOMASSE TOTALE EN RACINES FINES

Variabilité horizontale au sein de la plantation

La biomasse en racine fine de la plantation était en moyenne de 512 g m^{-2} . Ceci correspond à celle attendue pour un peuplement de feuillus de cet âge en forêt tempérée (Finer et al., 2007, 2011). Les biomasses les plus importantes semblent se trouver dans la zone de la plantation où la densité de tiges est la plus forte et où l'érable prédomine (Figs. III.9 et 10). La structuration spatiale de la répartition de la biomasse semble assez similaire que nous prenions en considération la biomasse totale ou seulement celle des dix premiers centimètres (Figs. III.9 et 10), ces biomasses sont en effet fortement corrélées (Fig.III.11).

Il serait intéressant de tester si la répartition des plus fortes biomasses est due au hasard ou si elle revêt une organisation spatiale particulière (distribution sous forme de gradient, ou sous forme de peau de léopard, ...), au moyen de statistiques spatiales. Cependant, faute de compétences en statistique spatiale et de temps pour les acquérir, je n'ai pas été en mesure de tester si cette distribution était aléatoire ou non.

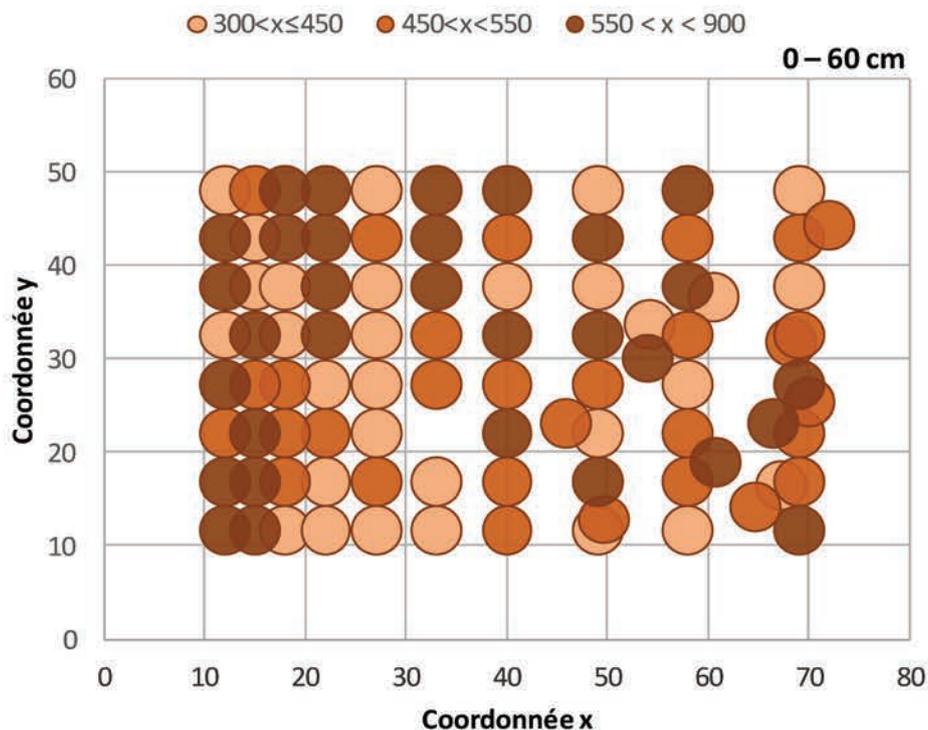


Figure III.9. Biomasses totale de racine fine (g m^{-2}) jusqu'à une profondeur de 60 cm pour chaque point d'échantillonnage. La teinte des cercles dépend de la gamme à laquelle appartient la biomasse en racines fines.

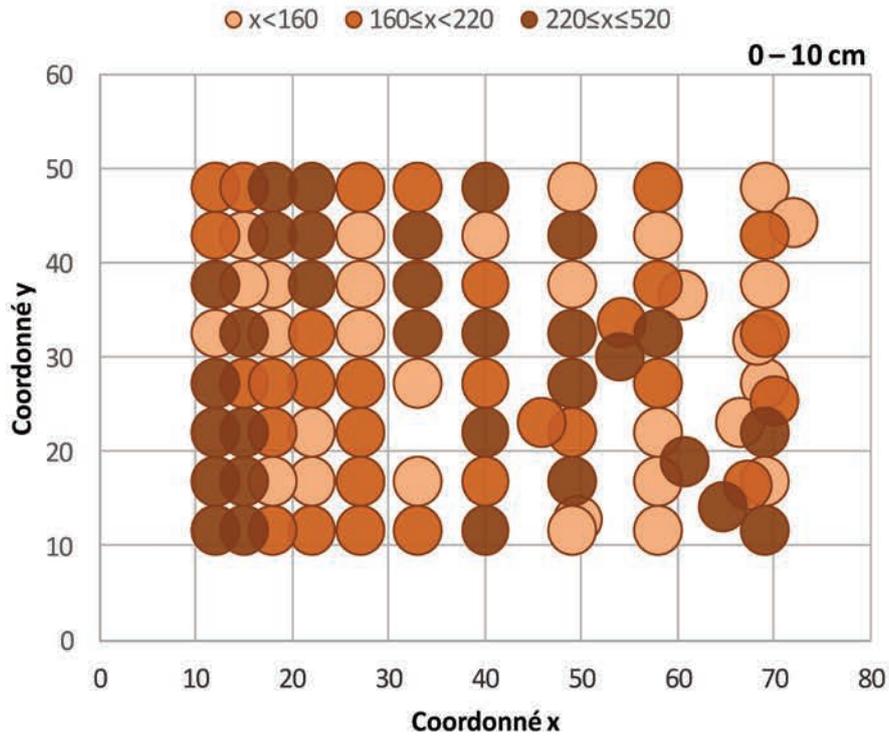


Figure III.10. Biomasses en racines fines (g m^{-2}) dans la section de sol de 0 à 10 cm de profondeur pour chaque point d'échantillonnage. La taille des cercles dépend de la gamme à laquelle appartient la biomasse en racines fines.

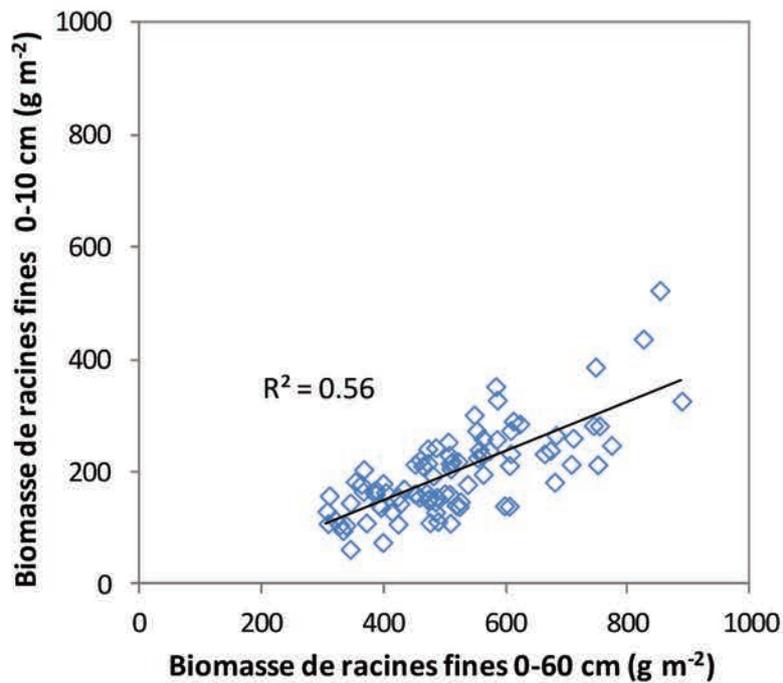


Figure.III.11. Biomasses de racines fines de la strate 0 - 10 cm (g m^{-2}) en fonction de la biomasse de racines fines totale (g m^{-2}).

Variabilité verticale

Chaque carotte a été découpée en sections de profondeur, à savoir : 0-10 cm, 10-20 cm, 20-30 cm, 30-45 cm et 45-60 cm, ce qui nous permet d'étudier la distribution verticale de la biomasse de racines fines. Une grande proportion des racines fines étaient présentes dans les 20 premiers centimètres de sol (Fig. III.12), ce qui rejoint les observations déjà faites en forêts européennes tempérées et mélangées (Goransson et al., 2006b; Meinen et al., 2009a et b, Domisch et al., 2015).

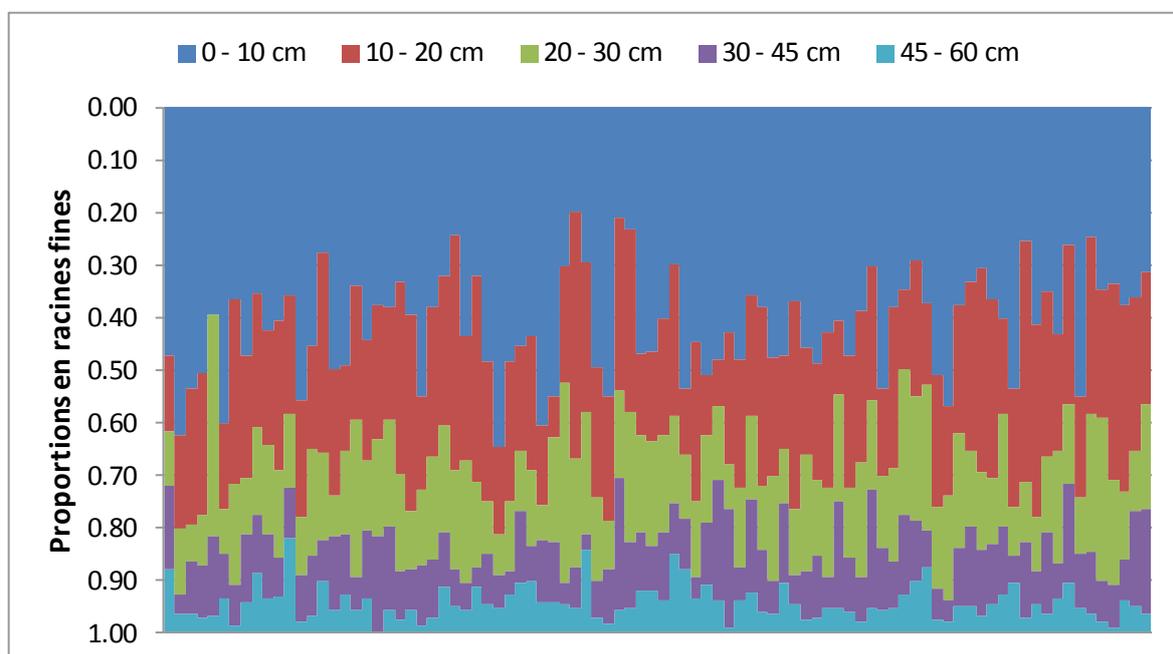


Figure. III.12. Répartition de la biomasse en racines fines en proportions dans la strate de sol allant de la surface à 60 cm de profondeur. Chaque bar d'histogramme représente un point d'échantillonnage.

En termes de proportion, l'essentiel des racines fines se trouvent dans la section 0-10 cm avec en moyenne plus de 40% de la biomasse racinaire totale du sol (Fig.III.13). Plus de 65% de la biomasse en racines fines de la plantation se trouvait dans les 20 premiers centimètres du sol (Fig.III.13).

La densité de racines fines diminuait significativement avec la profondeur ($P < 0.001$; Fig.III.12), de 2 g dm^{-3} entre la surface et 10 centimètres de profondeur jusqu'à moins de 0.3 g dm^{-3} entre 45 et 60 cm de profondeur. Cela confirme les observations générales chez les plantes et satisfait le prérequis du modèle de Gale et Grigal (1987), c'est à dire la diminution

de la densité racinaire avec la profondeur. Nous avons donc pu calculer le coefficient β de ce modèle qui caractérise la distribution verticale racinaire.

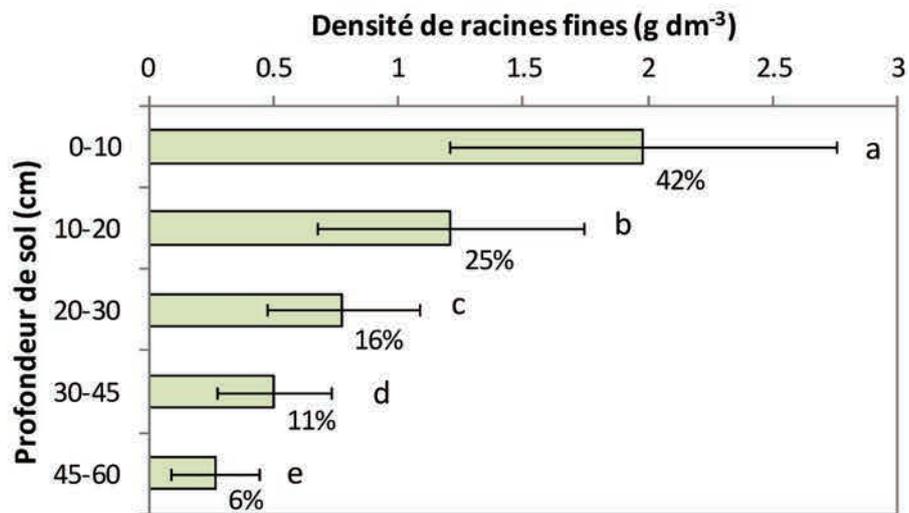


Figure III.13. Densité moyenne de racines fines pour chaque strate de profondeur jusqu'à 60 cm. La proportion de chaque strate est donnée. Les barres horizontales représentent les écarts types. Les différences significatives entre strates de sol sont indiquées par des lettres minuscules différentes ($P < 0.01$).

La distribution verticale racinaire, caractérisée par le coefficient β , n'apparaît pas varier en fonction de l'un ou l'autre des deux gradients de la plantation (Fig. III.14). Il ne se dessine pas de structuration verticale dans l'occupation du sol par les racines des deux espèces au sein de la plantation, la densité et le mélange ne semblent pas avoir d'effet. Il existe cependant de la variabilité inter-échantillons qui est probablement due aux conditions locales telles que la proximité d'un arbre.

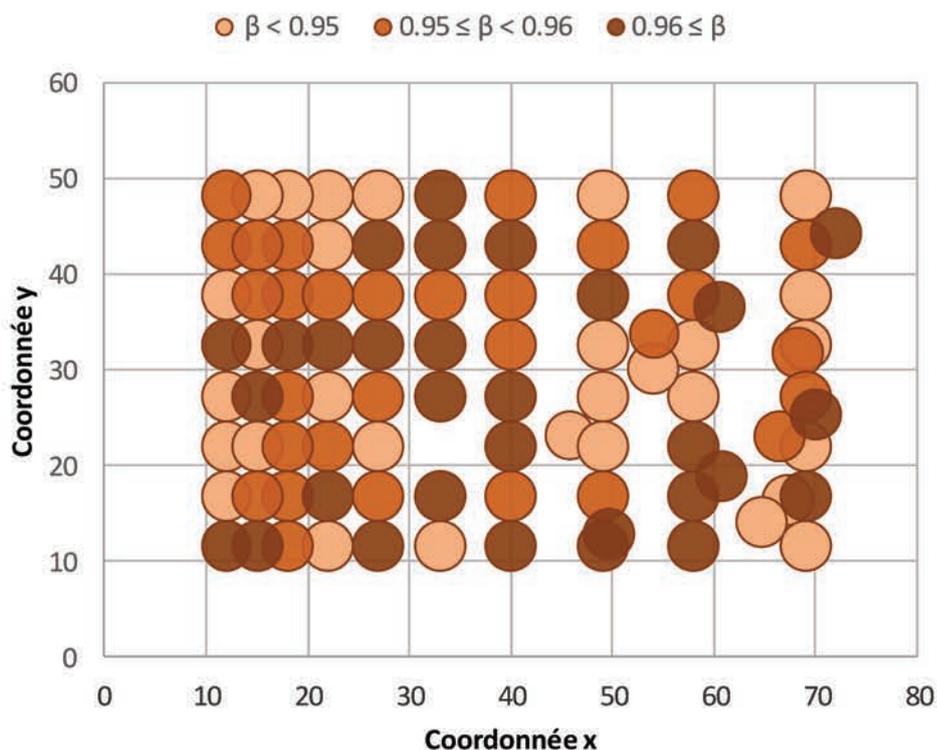


Figure III.14. Distribution verticale racinaire caractérisée par le coefficient β pour chaque point d'échantillonnage. La teinte des cercles dépend de la gamme à laquelle appartient le β . Un coefficient fort (0.93) correspond à une grande proportion de racines fines proches de la surface.

3. EFFETS DE LA COMPETITION ET DU MELANGE SUR LA BIOMASSE TOTALE DE RACINES FINES ET SA DISTRIBUTION VERTICALE

Effet de la compétition sur la biomasse de racines fines

La biomasse racinaire augmente significativement avec l'indice de compétition (IC), que la section considérée soit la hauteur totale du profil ou seulement les dix premiers centimètres du sol ($P < 0.001$; Figs. III.15 et 16). Ceci indique que la biomasse racinaire augmente avec la densité du peuplement. La biomasse en racines fines est corrélée avec la biomasse aérienne (Finer et al., 2007, 2011). En raison de l'augmentation de cette biomasse de racines fines dans la section de sol 0-10 cm, nous pouvons supposer que la compétition souterraine est très forte dans la partie de la plantation à forte densité de tiges, en particulier dans les premiers centimètres de sol.

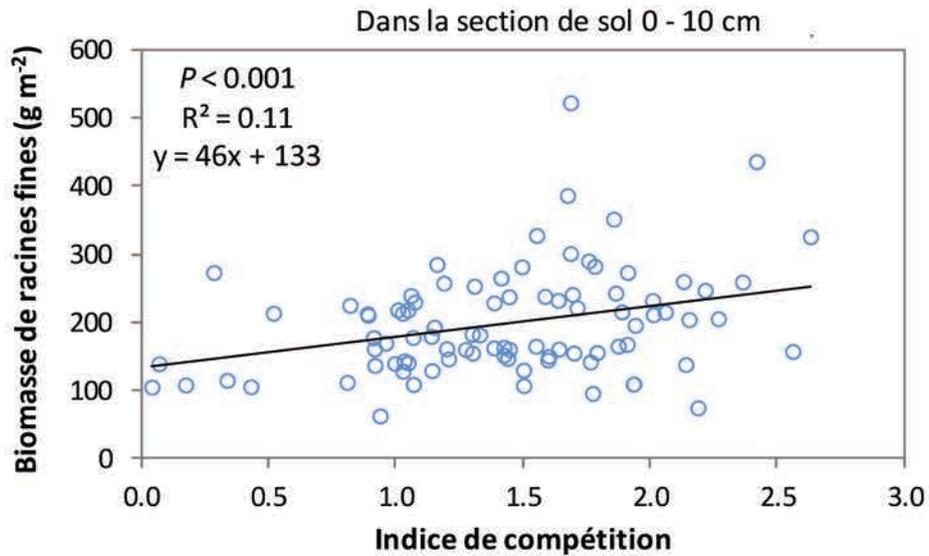


Figure. III.15. Biomasse en racines fines dans la section de sol allant de la surface à 10 cm de profondeur en fonction de l'indice de compétition. La courbe de tendance représente la meilleure régression entre les 2 variables.

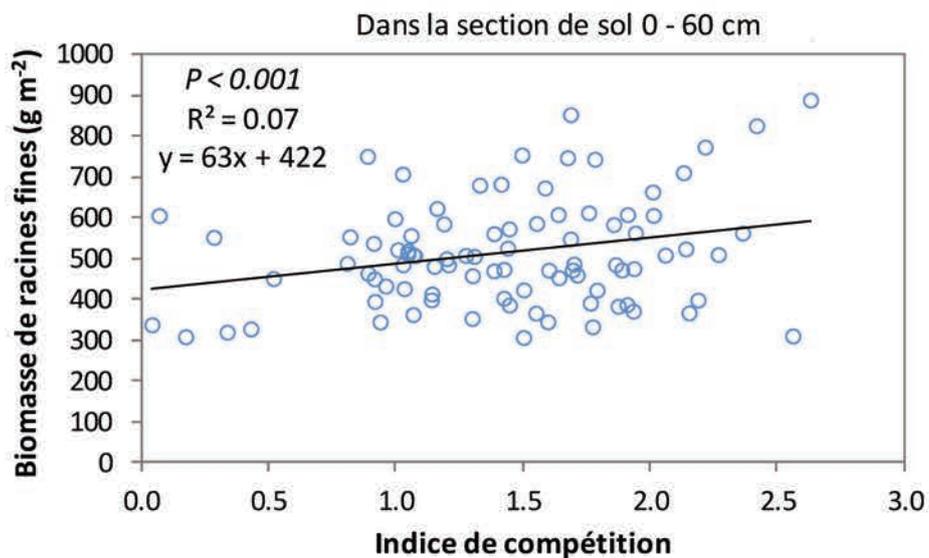


Figure. III.16. Biomasse en racines fines dans la section de sol allant de la surface à 60 cm de profondeur en fonction de l'indice de compétition. La courbe de tendance représente la meilleure régression entre les 2 variables.

Effet de la compétition sur la distribution verticale des racines fines

Nous n'avons pas montré d'effet de la compétition sur la distribution racinaire verticale estimée par le coefficient β (Fig.III.17). Ce résultat indique que les racines n'occupent pas l'espace souterrain différemment le long du gradient de densité de la plantation. Ceci peut

s'expliquer par le fait que les plantes investissent préférentiellement les premiers centimètres du sol qui sont les plus riches en ressources. En effet, la surface est la zone humidifiée par les pluies, mais aussi celle où la dégradation de litière a lieu, libérant les nutriments dont les plantes ont besoin pour leur fonctionnement.

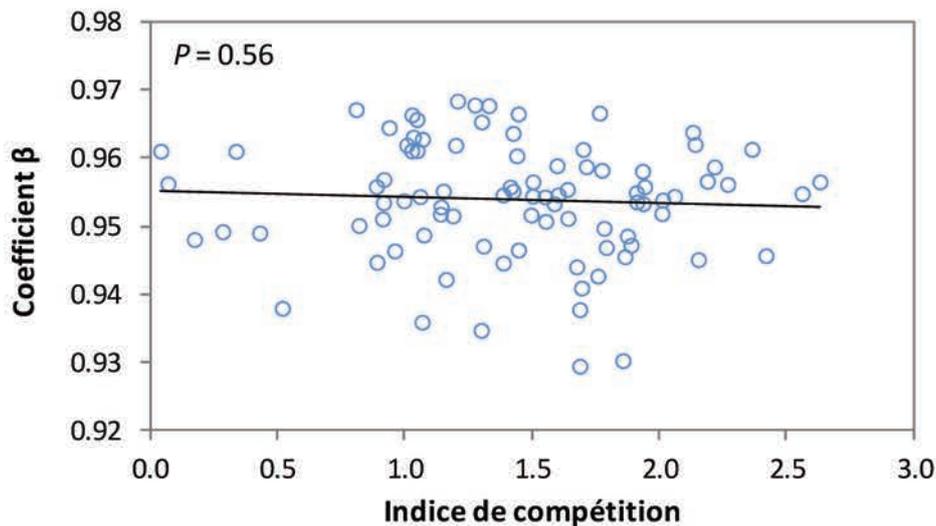


Figure. III.17. Coefficient β décrivant la distribution verticale en racine fine dans le sol allant de la surface à 60 cm de profondeur en fonction de l'indice de compétition.

Pour rendre l'analyse de l'effet compétition plus aisée et pour contourner la forte variabilité, nous avons considéré deux zones de densité de plantation contrastées : nous avons comparé une zone de très forte densité de plantation (environ 20250 tiges ha^{-1}) et une zone à faible densité de plantation (environ 2500 tiges ha^{-1}). Les densités de racines fines dans les deux situations de densité contrastée sont significativement différentes pour la section de sol la plus en surface, allant de 0 à 10 cm de profondeur ainsi que pour la section la plus profonde allant de 45 à 60 cm (Fig.III.18). La densité racinaire dans ces deux sections était significativement supérieure dans la zone à forte densité par rapport à la zone à faible densité. Ceci indique un investissement global plus fort en racines dans les premiers centimètres et dans la zone profonde lorsque la densité du peuplement est élevée. La forte valeur dans la section superficielle met en évidence une compétition souterraine particulièrement forte proche de la surface. Il est étonnant de constater que les autres sections de profondeur ne présentent pas de différences entre les deux niveaux de densité de plantation. Ces derniers diffèrent pourtant de l'ordre d'un facteur 10 et on aurait pu s'attendre à avoir globalement une densité en racines fines plus forte dans toutes les

sections de profondeur lorsque la densité de plantation est élevée et en particulier pour éviter d'exploiter un sol proche de la surface peut être déjà saturé en racines fines.

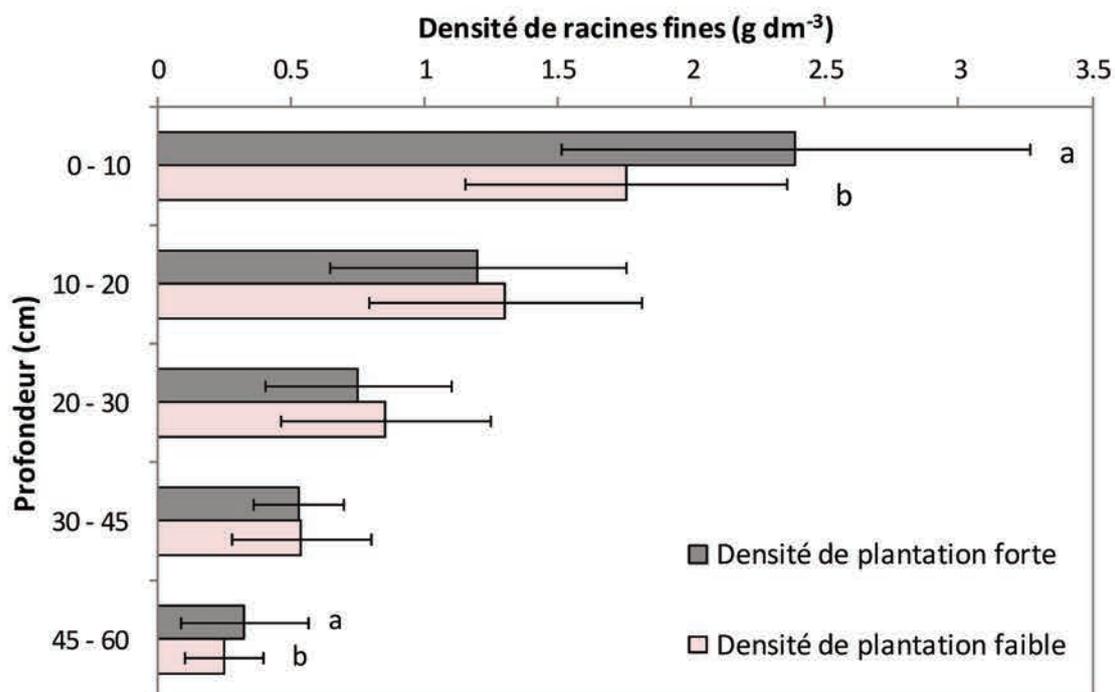


Figure. III.18. Densité moyenne de racines fines jusqu'à une profondeur de 60 cm pour la forte densité de plantation (20250 tiges ha⁻¹) et la faible densité de plantation (2500 tiges ha⁻¹). Les barres horizontales représentent les écarts types. Les différences significatives entre traitements dans la même strate de sol sont indiquées par des lettres différentes ($P < 0.05$).

Effet du mélange sur la biomasse totale en racines fines et sa distribution verticale

Nous avons testé l'influence de la proportion du mélange des deux espèces sur la biomasse totale de racines fines. Nous avons fait l'hypothèse qu'une ségrégation racinaire entre les deux espèces pourrait mener à des gains de biomasse racinaire en situation de mélange, les deux espèces se partageant une section plus importante de la hauteur de sol et rentrant ainsi moins fortement en compétition (*i.e.* ségrégation spatiale des racines fines).

La proportion du mélange a été caractérisée par le pourcentage de hêtre dans le voisinage (un rayon de 2.5 m), exprimé en surface terrière. Contrairement à notre hypothèse, nous n'avons pas trouvé de variation de la biomasse de racines fines en fonction de ce pourcentage de surface terrière de hêtre, et cela ni dans la hauteur totale de sol, ni dans la

section 0 - 10 cm (Figs.III.19 et 20). Ces résultats suggèrent que la biomasse de racines fines est comparable le long du gradient de mélange, écartant l'hypothèse d'une biomasse plus forte en mélange, mais aussi que les deux espèces contribuent de façon comparable à la biomasse de racines fines dans ce sol forestier.

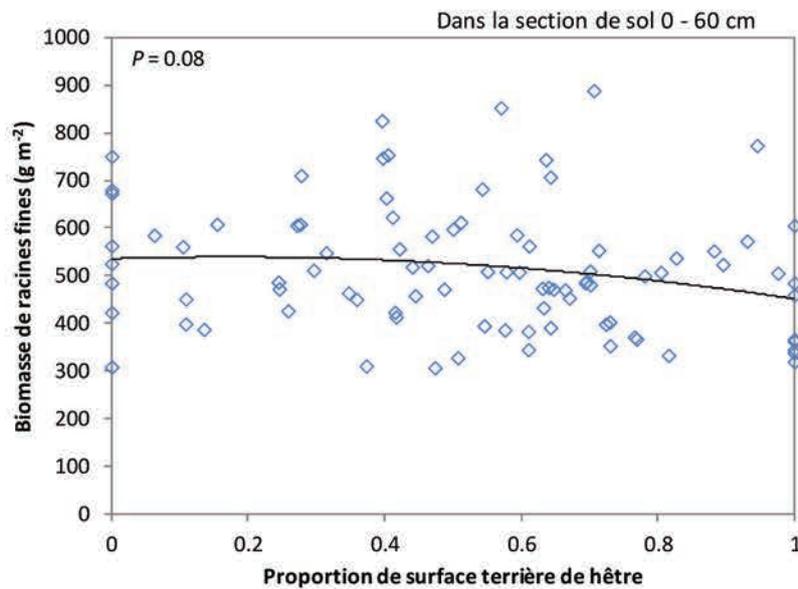


Figure. III.19. Biomasse en racines fines dans la strate de sol allant de la surface à 60 cm de profondeur en fonction du pourcentage de surface terrière du hêtre dans un rayon de 2.5 m autour du point d'échantillonnage. La courbe de tendance représente une régression de type polynôme du second degré.

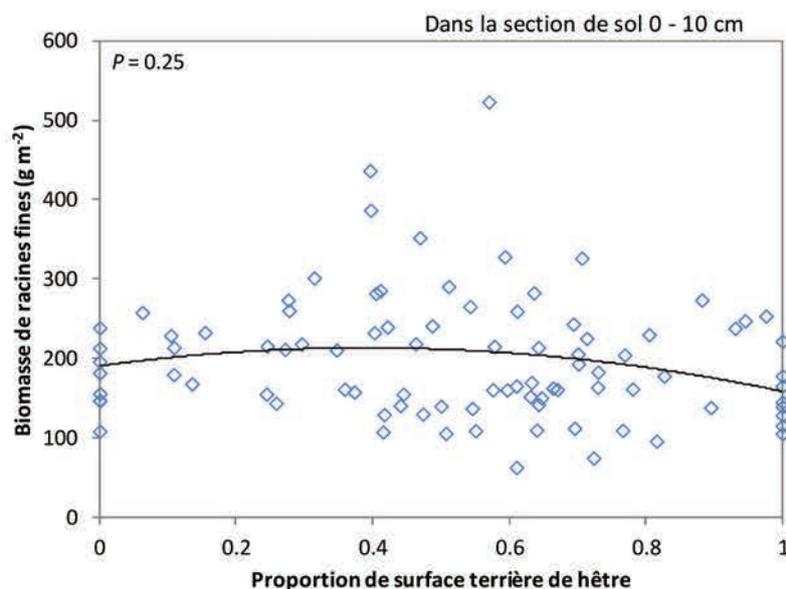


Figure. III.20. Biomasse en racines fines dans la strate de sol allant de la surface à 10 cm de profondeur en fonction du pourcentage de surface terrière du hêtre dans un rayon de 2.5 m autour du point d'échantillonnage. La courbe de tendance représente une régression de type polynôme du second degré.

De la même façon, nous avons testé l'effet du mélange sur la distribution verticale en racines fines au sein du sol de la plantation. L'hypothèse d'une ségrégation racinaire entre les deux espèces au sein du mélange mènerait à une proportion relative de racines fines moins élevée dans les sections de sol les plus superficielles, augmentant le coefficient β (Gale et Grigal, 1987). Ceci n'a pas été le cas : les proportions spécifiques n'ont pas eu d'effet clair sur le coefficient β , ce qui nous amène à rejeter notre hypothèse (Fig.III. 21).

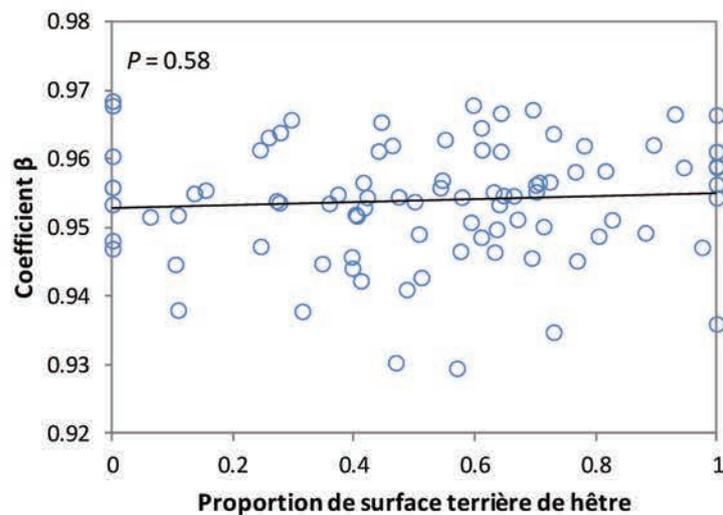


Figure. III.21. Coefficient β décrivant la distribution verticale en racine fine dans le sol allant de la surface à 60 cm de profondeur en fonction du pourcentage de surface terrière du hêtre dans un rayon de 2.5 m autour du point d'échantillonnage. La courbe de tendance représente une régression linéaire.

Pour étudier l'effet mélange d'une façon plus aisée statistiquement, trois zones de la plantation regroupant chacune une vingtaine de points d'échantillonnage et représentant des situations extrêmes de mélange ont été sélectionnées. Ainsi les classes "hêtre fort", "mélange", "érable fort" correspondent, respectivement, à des zones où le hêtre représente 80 à 100% des arbres plantés (moyenne de 85%), 50 et 15 % des arbres. Cette structuration de notre échantillonnage en zones nous permet d'analyser plus finement les conditions extrêmes de mélange.

La biomasse totale de racines fines dans les soixante premiers centimètres de sol des trois blocs ainsi formés montre que cette biomasse tend à être plus faible dans la zone de forte proportion en hêtre (Fig.III.22). Cependant la différence est faible et l'effet statistique n'est pas significatif ($P = 0.28$). En prenant en considération seulement les dix premiers centimètres de sol, nous ne mettons pas non plus en évidence de différence significative

malgré une tendance de la proportion équilibrée du mélange à avoir plus de biomasse de racines fines ($P = 0.33$; Fig.III.23).

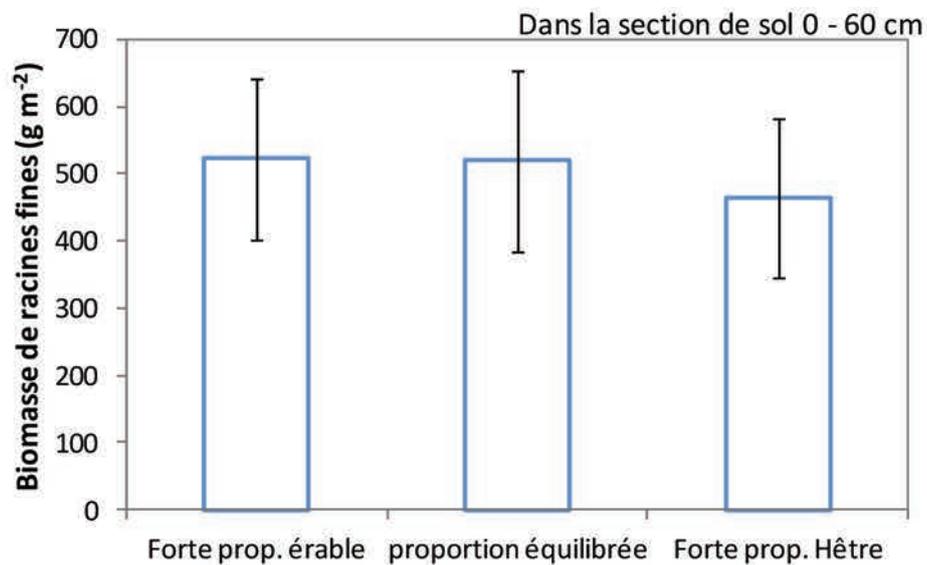


Figure. III.22. Biomasse totale de racines fines dans la strate de sol allant de la surface à 60 cm de profondeur pour trois conditions de mélange en espèces.

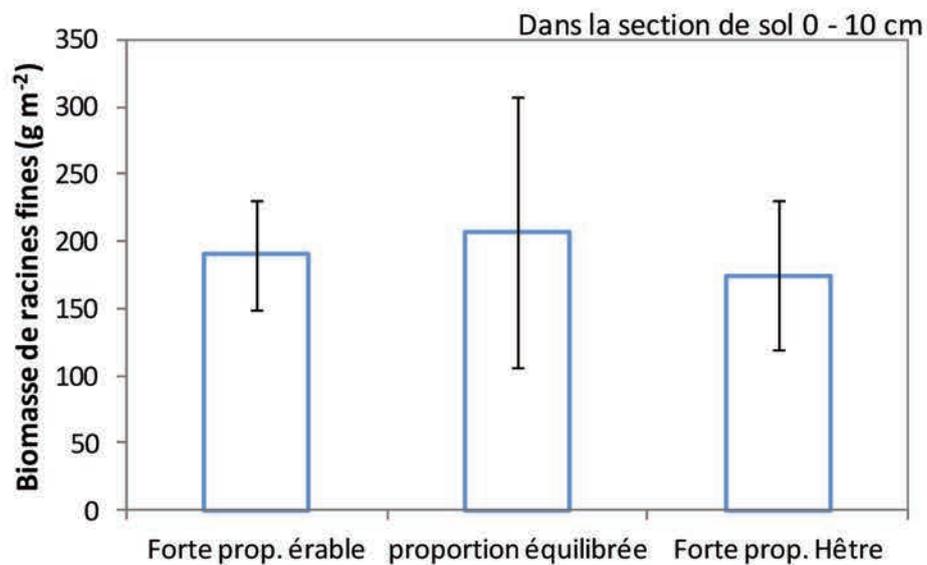


Figure. III.23. Biomasse en racines fines dans la strate de sol allant de la surface à 10 cm de profondeur pour trois conditions de mélange en espèces.

En termes de distribution verticale, aucune différence significative entre blocs n'a pu être mise en évidence pour le coefficient β , indiquant que la proportion du mélange entre les deux espèces ne modifie pas la distribution racinaire ($P = 0.41$, pour les 3 blocs la moyenne était de 0.95). Lorsque l'on regarde les densités de racines fines par section de profondeur, on remarque que, dans la section 10 à 20 cm de profondeur, la densité en racines fines était plus forte dans la zone à forte proportion en érable que dans la zone à forte proportion en hêtre (Fig III.24). Ce résultat suggère peut-être que l'érable occupe plus densément cette partie du sol que le hêtre ; l'analyse des données par espèce nous permettra de le vérifier.

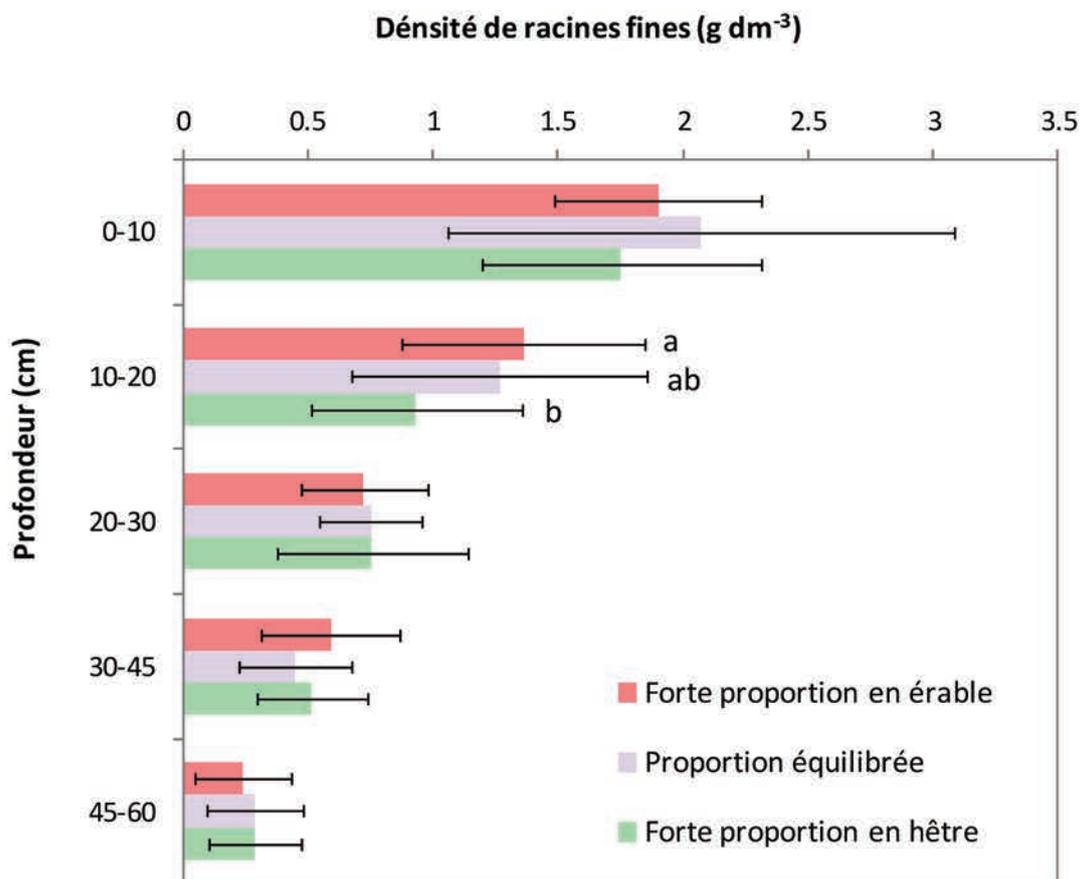


Figure. III.24. Densité moyenne en racines fines jusqu'à une profondeur de 60 cm profondeur pour trois conditions de mélange en espèces. Les différences significatives entre traitements dans la même strate de sol sont indiquées par des lettres différentes ($P < 0.05$).

Effet de l'interaction compétition x mélange sur la biomasse totale de racines fines et sa distribution verticale

L'interaction a été testée à partir de six blocs représentant des situations contrastés, 2 densité (faible et forte) x 3 proportion de mélange (forte proportion d'érable, forte proportion de hêtre, proportions équilibrées des deux espèces) au moyen d'une analyse de variance (ANOVA) à deux facteurs, proportion de mélange et densité. Les zones à forte densité ont une tendance à avoir plus de biomasse racinaire que les zones à faibles densité. Cependant aucun effet significatif ne ressort de l'analyse statistique, suggérant que cette biomasse n'est pas clairement influencée par les deux facteurs testés lorsque l'on prend en compte la biomasse totale étudiée ou seulement la section 0 - 10 cm (Figs.III.25 et 26). Il est intéressant de noter cependant qu'au sein des deux profondeurs considérées, les valeurs sont stables entre blocs de compétition et de mélange sauf pour la zone de mélange équilibré en forte densité qui a tendance à présenter une valeur de biomasse plus forte que les autres (Figs.III.25 et 26). Ce résultat suggère que la productivité racinaire est supérieure dans le mélange lorsque la densité du peuplement est forte. La distribution verticale étudiée au moyen du coefficient beta n'était pas différentes entre modalités ($P < 0.05$; données non montrées).

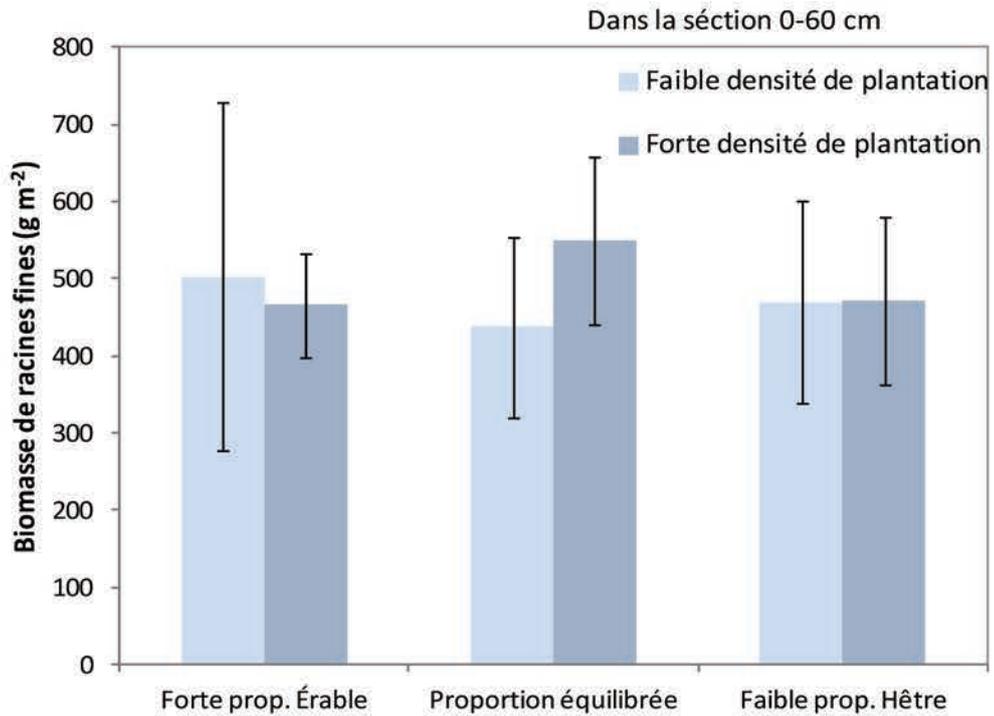


Figure.III.25. Biomasse de racines fines en fonction de la densité (forte et faible) et de la proportion en espèces.

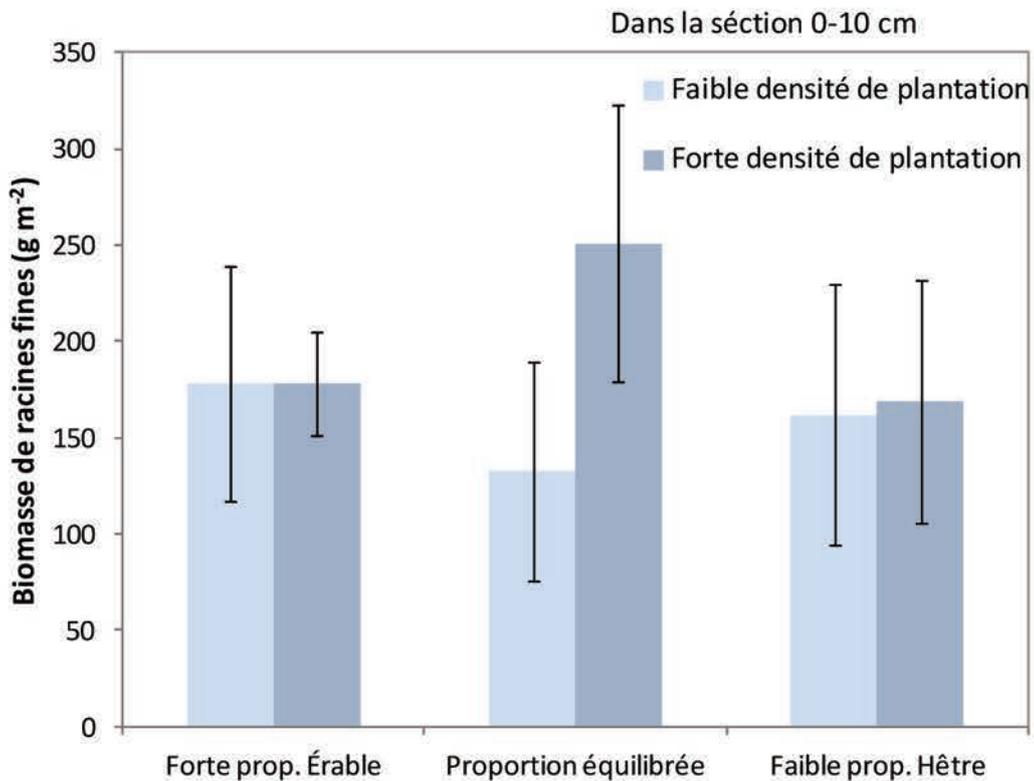


Figure.III.26. Biomasse de racines fines en fonction de la densité (forte et faible) et de la proportion en espèces.

4. EFFETS DE LA COMPETITION ET DU MELANGE SUR LA BIOMASSE DE RACINES FINES PAR ESPECE ET LEUR DISTRIBUTION VERTICALE

La proportion en hêtre et en érable dans les racines récoltées a été déterminée grâce à un modèle prédictif exploitant les différences de composition biochimique s'exprimant dans les spectres obtenus par spectroscopie infrarouge (NIRS/MIRS). Cette proportion a pu être déterminée pour 86 des 92 points d'échantillonnage. A partir de cette proportion, il a été possible de séparer les biomasses de racines fines totales en biomasses de racines fines de hêtre et biomasses de racines fines d'érable. Cela nous a permis d'étudier comment chaque espèce occupe le sol de la plantation et comment cela change avec les conditions de mélange et de compétition. Il a également été possible de déterminer le coefficient β pour chaque espèce et chaque point d'échantillonnage.

A l'échelle de la plantation, les proportions moyennes de racines fines de hêtre dans la section 0-10 cm et dans la section 0-60 cm de profondeur sont relativement similaires et très corrélées (Fig.III.27). La proportion moyenne de racines de hêtre est supérieure à 0.5 et cela pour les deux sections de profondeur considérées (Fig.III.27).

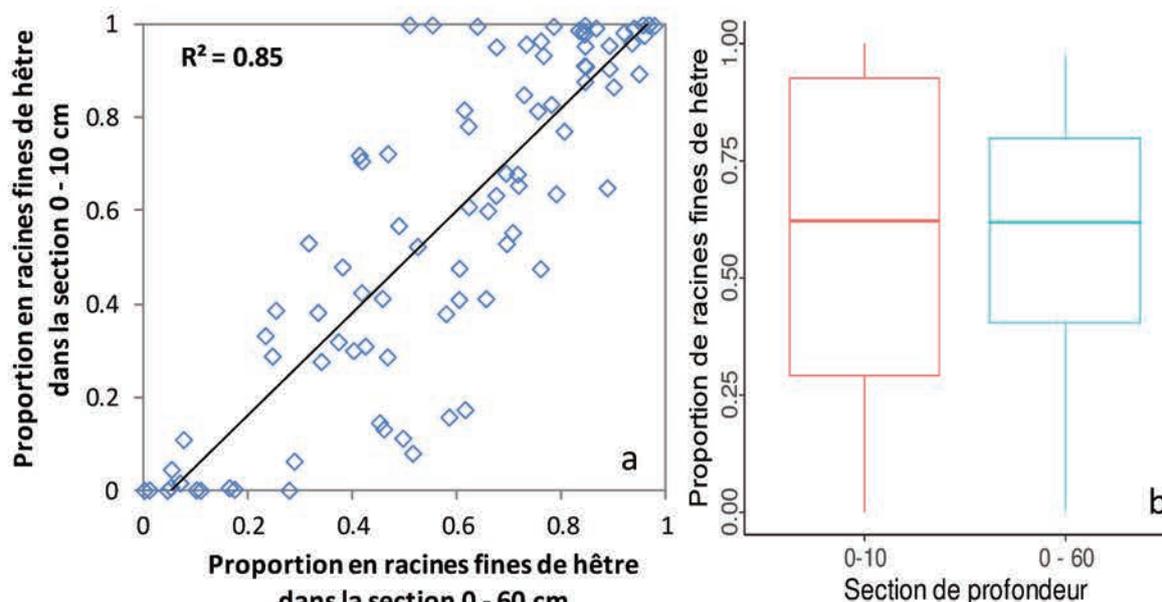


Figure.III.27.a Proportion en racines fines de hêtre dans la biomasse de la section 0 - 10 cm des points d'échantillonnage, en fonction de leur proportion en racines fines de hêtre dans la biomasse de la section 0 - 60 cm. **b** boîtes à moustaches représentant la variabilité des proportions de racines fines de hêtre dans les biomasses des sections de profondeurs 0 -10 et 0 - 60 des points d'échantillonnage.

C'est contraire à ce que j'attendais d'un peuplement avec des proportions équitables de chaque espèce. De plus, peu de points d'échantillonnage présentent une proportion extrême de biomasse de hêtre (0 - 0.05 et 0.95 - 1), ce qui suggère qu'il y a globalement des racines de hêtre et des racines d'érables partout dans la plantation.

Effet du mélange sur la biomasse de racines fines par espèce

Comme attendu, la proportion de surface terrière de hêtre a un effet significativement positif sur la proportion de racines fines de hêtre, que cela soit pour toute la hauteur du profil ou seulement la section 0 - 10 cm ($P < 0.05$; données non montrées). Ce résultat nous apporte une confiance acceptable dans notre méthode de détermination des proportions par le modèle et confirme que les occupations spatiales aériennes et souterraines des deux espèces sont liées. Pour autant, la proportion de surface terrière de hêtre n'avait pas d'effet significatif sur la biomasse de racines fines du hêtre, que cela soit dans toute la hauteur du profil ou seulement dans la section 0 - 10 cm ($P > 0.05$; données non montrées). En revanche, la biomasse de racines fines totale de l'érable diminue significativement avec la proportion de hêtre ($P < 0.01$; Fig.III.28).

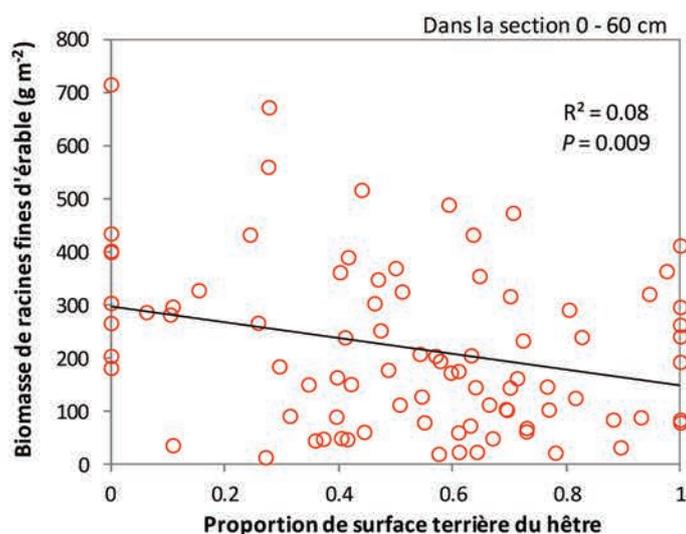


Figure.III.28. Biomasse en racines fines d'érable dans la strate de sol allant de la surface à 10 cm de profondeur en fonction du pourcentage de surface terrière du hêtre dans un rayon de 2.5 m autour du point d'échantillonnage.

Etant donnée la structuration de la plantation expérimentale en double gradient, il ne m'est pas paru pertinent d'étudier l'effet de la densité sur les biomasses et distributions de racines fines de chacune des espèces mais plutôt de nous concentrer sur des blocs de situations contrastées de densité comme de mélange, comme précédemment.

Effet de l'interaction compétition x mélange sur la biomasse de racines fines de chaque espèce (Tab.III.3)

Comme dans la partie précédente (III.B.3), nous avons utilisé 6 blocs croisant 3 conditions contrastées de mélange avec 2 conditions contrastées de densité. Certaines données de proportion de racines fines de hêtre étaient manquantes (problème d'analyse du spectromètre) ce qui a entraîné un effectif au sein des blocs relativement faible, en particulier dans les blocs "forte proportion en érable" (n = 3). Nous avons décidé alors de commenter les tendances observées plutôt que d'effectuer des tests statistiques sur des effectifs aussi faibles par bloc.

Tableau.III.3. Biomasse de racines fines de chacune des 2 espèces et leur somme dans les six zones combinant mélange et de densité contrastés. Les erreurs types à la moyenne sont précisées (n = 5; sauf pour la forte proportion en érable : n = 3).

Section 0-10 cm	Forte proportion érable			Forte proportion hêtre			Proportion équilibrée		
	Erable	Hêtre	Total	Erable	Hêtre	Total	Erable	Hêtre	Total
Densité faible	108 ± 60	70 ± 70	178 ± 61	42 ± 21	120 ± 43	162 ± 68	59 ± 21	74 ± 17	133 ± 57
Densité forte	161 ± 12	8 ± 4	169 ± 63	87 ± 30	83 ± 18	169 ± 63	113 ± 47	138 ± 31	251 ± 72
Section 0 - 60 cm	Forte proportion d'érable			Forte proportion hêtre			Proportion équilibrée		
	Erable	Hêtre	Total	Erable	Hêtre	Total	Erable	Hêtre	Total
Densité faible	352 ± 198	151 ± 132	503 ± 132	223 ± 72	247 ± 64	470 ± 226	219 ± 51	219 ± 16	437 ± 118
Densité forte	346 ± 48	144 ± 71	490 ± 164	154 ± 40	317 ± 50	471 ± 67	290 ± 58	259 ± 16	550 ± 109

A densité de plantation faible et pour la section de sol 0-10 cm, l'érable et le hêtre contribuent chacun le plus à la biomasse de racines fines dans la zone où ils dominent en aérien. Dans la zone de mélange de proportion équilibrée, les biomasses de racines fines des deux espèces sont intermédiaires par rapport à celles des fortes proportions. Dans la zone de proportion équilibrée de mélange, les biomasses de chacune des espèces sont très similaires. Ce résultat indique qu'à faible densité, la biomasse de racines fines de chaque espèce est corrélée à la proportion de cette espèce dans le compartiment aérien.

A densité de plantation forte et pour la section de sol 0-10 cm, la biomasse de racines fines du hêtre était particulièrement faible dans les zones à forte proportion en érable. De façon surprenante, les biomasses de racines fines du hêtre et de l'érable sont similaires dans la zone à forte proportion en hêtre. Ceci suggère qu'à forte densité, l'érable occupe fortement la section du sol la plus superficielle, même s'il est en très faible proportion de surface terrière.

A densité de plantation faible et forte et pour toute la hauteur de sol 0 - 60 cm, dans la proportion équilibrée de mélange, les biomasses des deux espèces étaient similaires. Dans les zones à forte proportion en érable, la biomasse de racines fines de l'érable est de l'ordre de deux fois supérieure à celle du hêtre. De même, dans la zone à forte densité et forte proportion en hêtre, la biomasse de racines fines du hêtre est deux fois plus importante que celle de l'érable. Ce n'est en revanche pas vrai dans la zone à faible densité et forte proportion en hêtre. En effet, contrairement aux trois zones précédemment décrites, le rapport entre biomasses de racines fines des deux espèces n'est pas de l'ordre de $2/3 - 1/3$ mais $1/2 - 1/2$. Ce résultat est surprenant mais semble être dû à l'échantillonnage. En effet, dans le rayon de 2.5 m autour de l'un des points d'échantillonnage, contribuant à ces valeurs, il n'y a qu'un hêtre. La densité est donc bien faible et la proportion en hêtre est maximale. Cependant, dans un rayon de 3 m autour de ce point, huit érables sont présents. Il en résulte que la proportion de hêtre dans la biomasse de racines fines totale de ce point est très faible (0.07) ce qui fait diminuer la moyenne affichée dans le tableau. Le rayon de 2.5 m est donc discutable et devrait peut-être tenir compte de la densité.

Effet du mélange et de la compétition sur la distribution verticale des racines fines par espèce

La distribution verticale des racines fines du hêtre et de l'érable ne semble pas être influencée par la compétition ou le mélange. En effet, ni l'indice de compétition, ni la proportion de surface terrière de hêtre n'ont d'effet significatif sur les coefficients β de chacune des deux espèces (données non montrées).

A l'échelle de la plantation, les coefficients β du hêtre et de l'érable ne sont pas fortement corrélés (coefficient de corrélation de Pearson : -0.22), contrairement à ce à quoi je me serais attendu en cas de ségrégation racinaire entre les deux espèces.

Effet de l'interaction compétition x mélange sur la distribution verticale de racines fines par espèce

Comme pour les biomasses de racines fines, les tests statistiques n'ont pas été faits car l'effectif de certains blocs étant trop petit.

Les proportions de racines fines de chacune des espèces dans les différentes sections de profondeur montrent que la distribution verticale est assez similaire pour les deux espèces lorsque la densité de plantation est faible, peu importe la proportion de mélange (Fig.III.29.b,d,f). Au sein de chaque section de sol, des proportions similaires sont également trouvées pour les deux espèces dans la forte densité de plantation pour la proportion équilibrée des deux espèces (Fig.III.29.c). En revanche, à forte densité de plantation dans les zones de forte proportion en une espèce, les distributions racinaires verticales du hêtre et de l'érable sont très différentes (Fig.III.29.a,e). Dans ces situations la densité de racines fines de l'érable est particulièrement forte dans la section de sol 0 - 10 cm et diminue ensuite avec la profondeur. Cela paraît logique pour EF mais est plus surprenant dans HF pour le hêtre on constate que la densité de racines fines est particulièrement importante dans la section de sol 20 - 30 cm (Figs.III.29.a,e).

Pour aller plus loin, nous avons regardé comment varie le coefficients β en fonction de la proportion de surface terrière en hêtre dans la forte densité de plantation. Le coefficient β du hêtre a tendance à être plus faible lorsque la proportion de surface terrière en hêtre

approche 0.5 alors que l'inverse est trouvé pour l'érable (Fig.III.30). Ce résultat confirme qu'en condition de proportion équilibrée, la distribution verticale des racines fines du hêtre était plus superficielle alors que celle de l'érable était moins superficielle. Ceci entraîne une occupation verticale du sol similaire pour les deux espèces en situation de mélange, diminuant la stratification observée dans les situations de proportions extrêmes (Fig.III.30). Contrairement à ce que l'on observe dans les zones à forte proportion en une espèce, Le mélange des deux espèces ne présente pas de ségrégation racinaire, par conséquent, les systèmes racinaires des deux espèces sont directement en compétition.

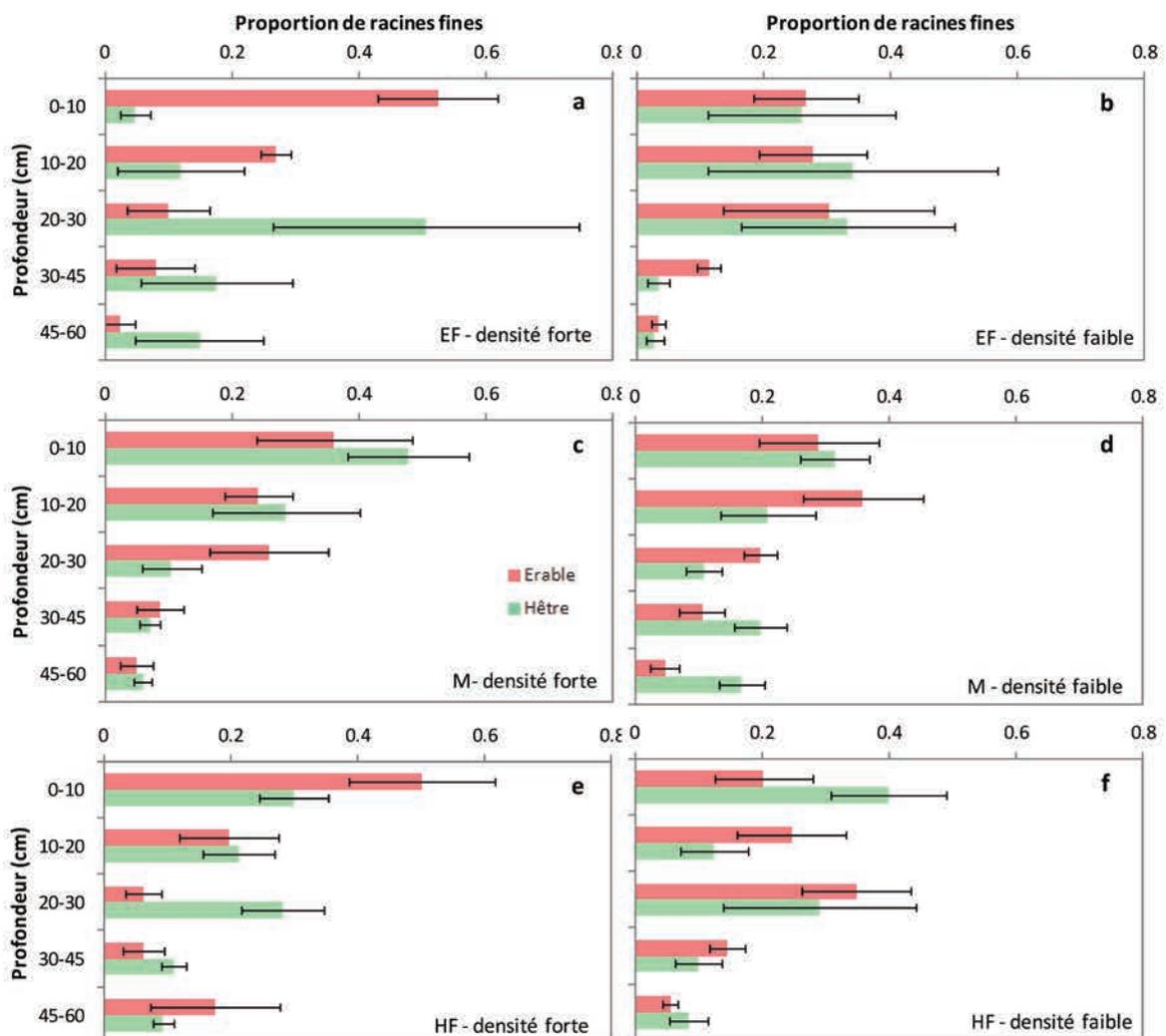


Figure.III.29. Proportion moyenne de racines fines de chaque espèce jusqu'à une profondeur de 60 cm pour trois conditions de mélange en espèces x deux conditions de densité.

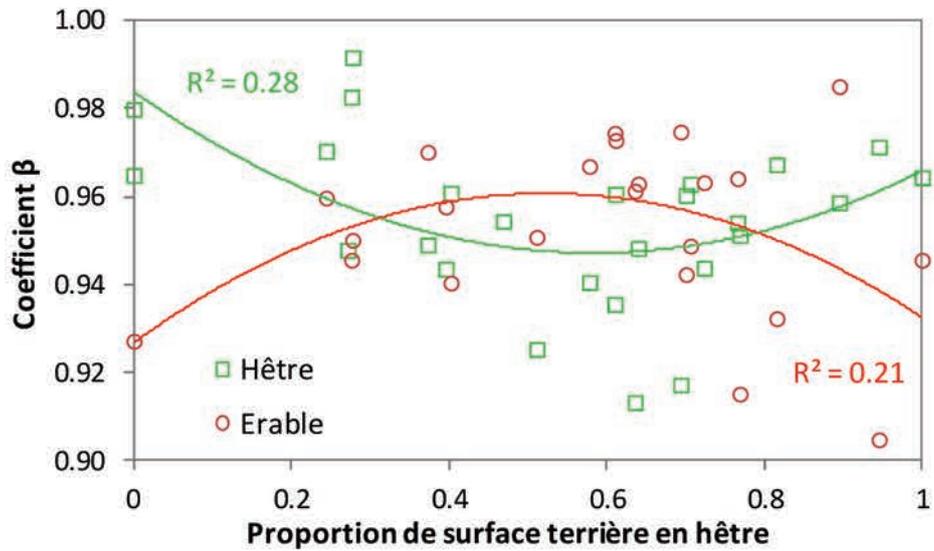


Figure.III.30. Coefficient β (décrivant la distribution verticale en racine fine dans le sol allant de la surface à 60 cm de profondeur) en fonction du pourcentage de surface terrière du hêtre dans un rayon de 2.5 m autour du point d'échantillonnage, pour le hêtre et l'érable. La courbe de tendance représente une régression de type polynôme du second degré.

C. DIVERSITE FONGIQUE DU SOL

Cette expérimentation avait pour objet d'analyser la diversité fongique associée au hêtre, et notamment la diversité fongique ectomycorhizienne, en fonction de la proportion en érable. Pour cela,, nous nous sommes intéressés à trois zones : Une zone à forte proportion de hêtre ("HF", 80% hêtre - 20 % érable), une zone à forte proportion d'érable ("EF", 80% d'érable - 20% de hêtre) et une zone de mélange équilibré ("M", 50 - 50 %). Dans chacune de ces zones, cinq hêtres cibles ont été choisis. Quatre échantillons de sol contenant l'ADN fongique ont été prélevés dans le voisinage des hêtres cibles, avant d'être poolés. Nous considérons par conséquent que la communauté fongique trouvée dans chaque groupe d'échantillons poolés, peut être associée au hêtre cible et donc aux traits qui le caractérise (densité, proportion de mélange).

1. DESCRIPTION DU JEU DE DONNEES

Nous avons obtenu un total de 850 unités taxonomiques opérationnelles moléculaires (OTU, qui fait office de proxy d'espèce), dont 841 ont pu être affiliées à des séquences nucléotidiques fongiques. Après avoir éliminé les OTU à faible nombre de séquences (moins de 10) et faible fréquence (présentes dans moins de trois échantillons), nous avons conservé 523 OTU. Le nombre d'OTU à qui il n'a pas été possible d'attribuer un phylum est très faible (40; Fig. III. 31).

Un des individus de la zone EF présentait des valeurs particulièrement fortes de diversité. Nous considérons qu'il s'agit d'un "outlier" lié probablement à un problème de l'analyse moléculaire et il a été écarté des analyses statistiques.

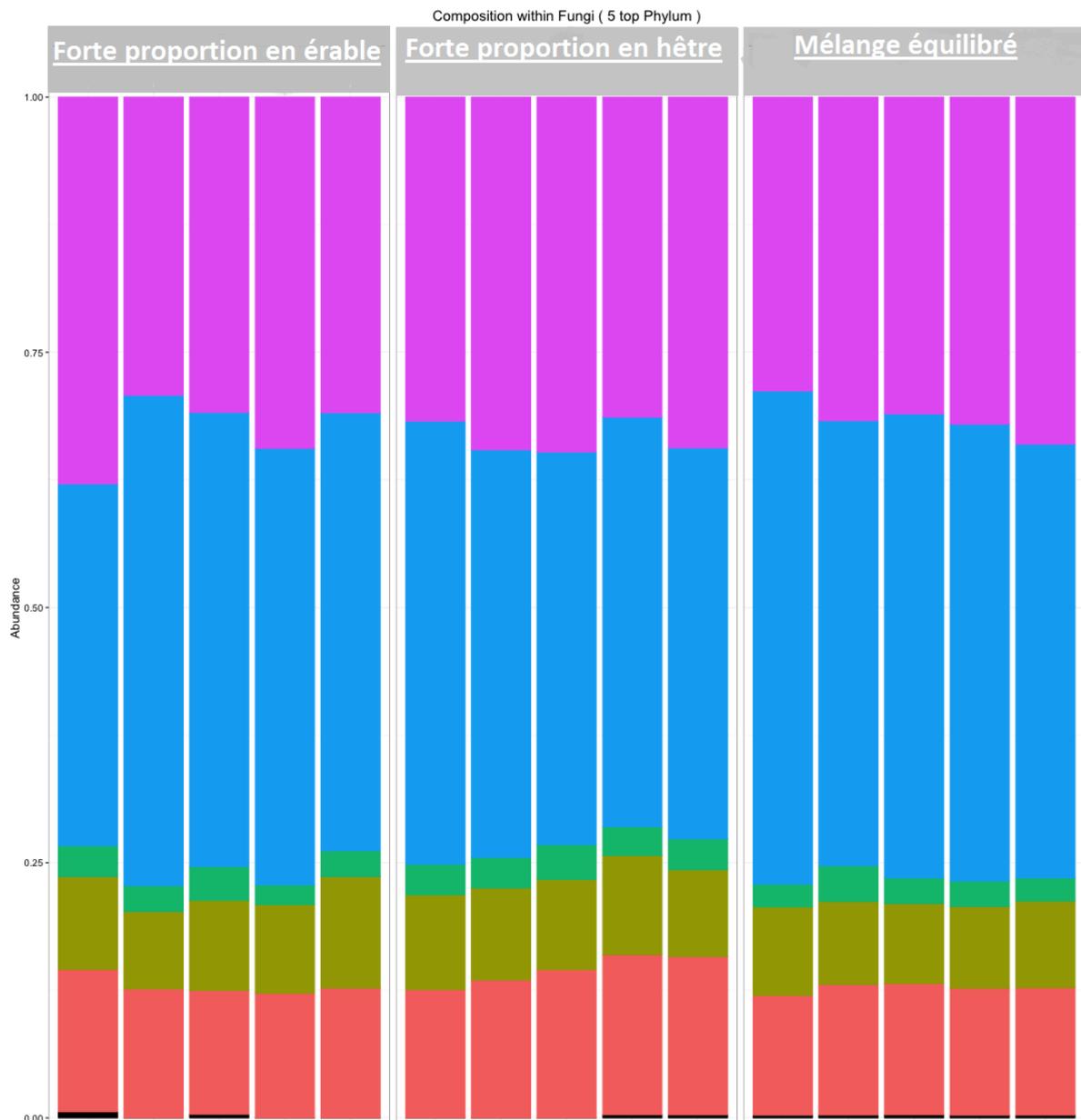


Figure.III.31. Proportions des principaux phyla fongiques : Ascomycota (violet), Basidiomycota (bleu), Glomeromycota (vert), Zygomycota (rouge), autres (dont Chytridiomycota, marron) et non identifiés, associés à chaque hêtre cible, regroupés par leur zone d'origine. Chaque zone est caractérisée par une proportion en hêtre et en érable différente, à savoir: forte proportion en érable (80% érable - 20% hêtre), mélange équilibré (50% de chacune des deux espèces) et la forte proportion de hêtre (80% de hêtre - 20% d'érable).

2. DIVERSITE TOTALE FONGIQUE

Dans la communauté fongique associée à chaque hêtre étudié, nous avons identifié des OTU représentantes des phyla les plus importants, à savoir *Ascomycota*, *Basidiomycota*, *Chytridiomycota*, *Glomeromycota* et *Zygomycota* (Fig.III.31). L'ensemble des 523 OTU conservés englobait des espèces fongiques saprophytiques, mycorhiziennes mais aussi parasites, pathogènes etc... Cet ensemble d'espèces très large nous permet de considérer que notre échantillonnage englobe tous les types de champignons et les différentes fonctions qui leurs sont associées. Cette diversité représente alors, d'une certaine manière, l'ensemble des processus fonctionnels dans le sol de l'écosystème.

Le nombre d'OTU constituant la communauté fongique associée à chaque hêtre varie entre 272 et 362 (Fig. III. 32). Les hêtres se trouvant dans la zone EF sont associés en moyenne à 297 ± 28 OTU, ce qui est significativement inférieur aux hêtres des zones HF et M qui sont en moyenne associés à 333 ± 12 et 347 ± 17 OTU, respectivement ($P < 0.05$; Fig. III. 32.a). Ces différences de diversité peuvent être expliquées par différents éléments. Premièrement, la richesse spécifique en espèces saprophytiques est plus élevée quand les litières sont composées de feuilles de plusieurs espèces (Lunghini et al., 2013). Deuxièmement, le hêtre est associé à une communauté mycorhizienne très riche (Lang et al., 2011). Ces différences, bien que significatives, ne sont malgré tout pas particulièrement prononcées, probablement en raison de la proximité entre les différentes zones et la présence d'un gradient de proportion spécifique en hêtre et en érable. Les hêtres se trouvant dans la zone HF ont tendance à être associés à un nombre plus important de familles fongiques que les hêtres dans les autres zones. Cependant la différence n'est pas significative ($P = 0.18$; Fig. III. 32b) et l'interprétation de cette tendance doit donc être faite avec prudence.

Il a été suggéré dans la littérature que plus la diversité fongique dans le sol est élevée, meilleur est le fonctionnement global de l'écosystème (productivité aérienne, décomposition, cycle des nutriments...) (Wagg et al., 2011a; 2011b; 2014). Le fait d'observer une diversité fongique légèrement supérieure dans la zone M pourrait donc suggérer une meilleure multifonctionnalité de l'écosystème en situation de mélange.

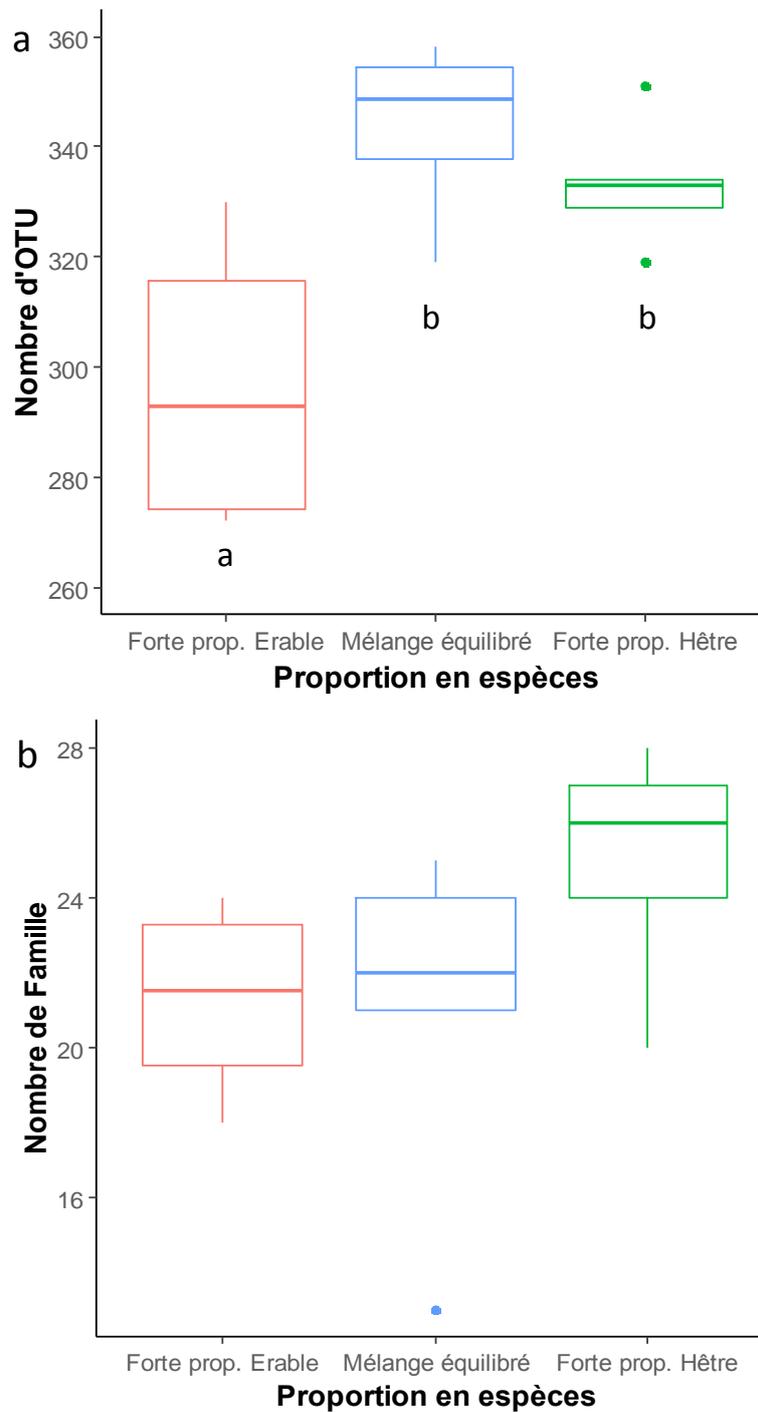


Figure. III.32. Diversité fongique totale du sol. **a.** Nombre d'OTU (unité taxonomique opérationnelle) et **b.** Nombre de familles fongiques, associées au hêtre dans les trois zones de mélange, forte proportion en érable (80% érable - 20% hêtre), mélange équilibré (50% de chacune des deux espèces) et la forte proportion de hêtre (80% de hêtre - 20% d'érable). Les lettres minuscules indiquent des différences significatives entre zones ($P < 0.05$).

La majorité des OTU (80%) est associée aux hêtres des trois zones (Fig. III.33). Chaque zone possède au moins 2 OTU de façon exclusive, l'ensemble des OTU exclusives à une zone représentent cependant moins de 3% des OTU totales (Fig. III.33). Ce résultat suggère que les communautés fongiques associées au hêtre sont relativement homogènes à l'échelle de la plantation expérimentale.

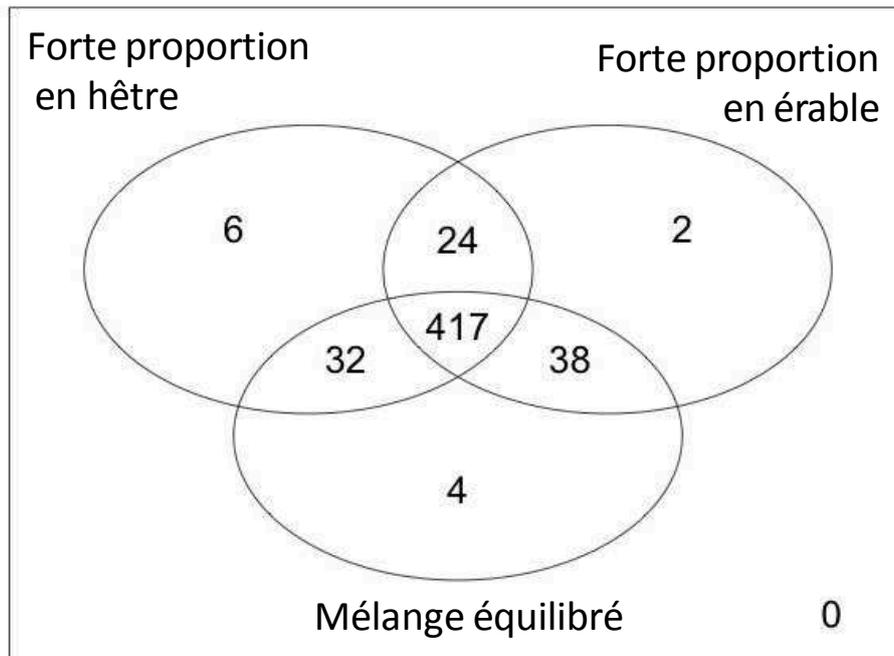


Figure.III.33. Diagramme de Venn présentant de la structure des communautés fongiques du sol. Ellipses présentant le nombre d'OTU partagées ou exclusives à chaque zone de mélange, à savoir forte proportion en érable (80% érable - 20% hêtre), mélange équilibré (50% de chacune des deux espèces) et la forte proportion de hêtre (80% de hêtre - 20% d'érable).

3. DIVERSITE FONGIQUE ECTOMYCORHIZIENNE

Les espèces fongiques formant des mycorhizes appartiennent à 4 Phyla. Les espèces à endomycorhizes à arbuscules (AM) font partie des *Glomeromycota*. Les espèces à ectomycorhizes (ECM) font, quant à elles, principalement partie des Basidiomycota et ont quelques représentants au sein des Ascomycota et Zygomycota (Brundrett, 2009).

Parmi les 523 OTU retenus, seuls 71 ont été identifiés comme mycorhiziens (Fig. III.34) : 63 appartenaient aux *Basidiomycota*, 3 aux *Ascomycota*, 4 aux *Glomeromycota*, aucun aux *Zygomycota* et 1 était inconnu. Il est important de préciser que les amorces utilisées ne sont pas adaptées à la détection des *Glomeromycota* : nous nous sommes donc concentrés sur les espèces de champignons à ECM, donc les OTU appartenant aux *Basidiomycota* et aux *Ascomycota*, soit 66 OTU ECM. Nous pouvons préciser en parallèle que l'étude de Lang et al. (2011) avait révélé une faible contribution des espèces à AM à la diversité mycorhizienne totale d'un peuplement mélangeant plusieurs espèces d'arbres, dont certains à ECM et d'autres à AM.

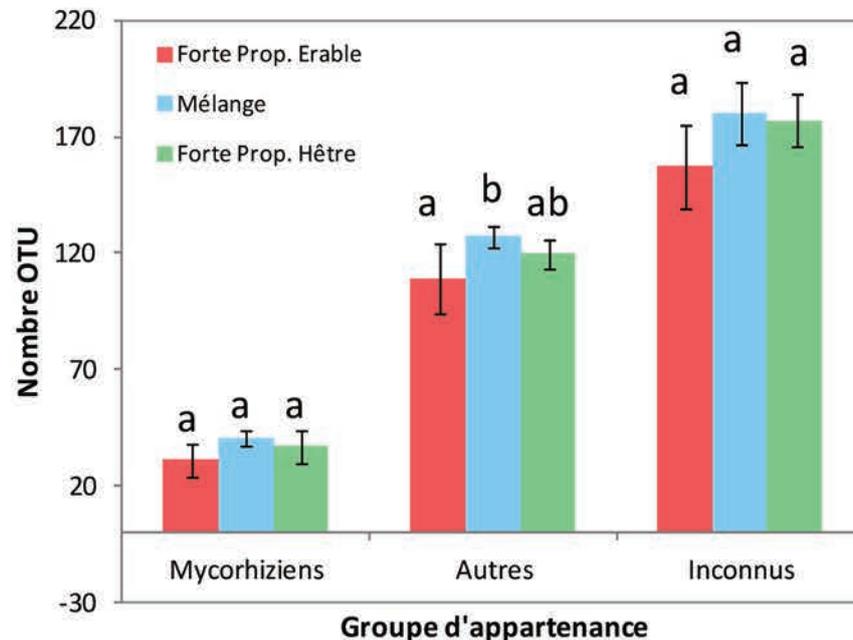


Figure.III.34. Nombres d'OTU moyens identifiés comme mycorhiziens, autres ou inconnus pour les trois proportions de mélange. Les barres verticales représentent les écarts types. Des lettres minuscules différentes indiquent une différence significative entre proportion de mélange au sein d'un groupe d'appartenance ($P < 0.05$)

Nous pouvons attribuer les OTU ECM au hêtre puisque l'érable et les herbacées forment des AM. Ainsi, nous avons attribué aux hêtres de la plantation un total de 66 OTU ECM détectées, ce qui est un nombre important. Ces résultats confirment ceux de Lang et al. (2011) qui avaient étudié la richesse spécifique des champignons mycorhiziens d'une forêt mélangée non perturbée par l'action humaine depuis au moins 40 ans. Dans leur étude, le hêtre hébergeait également une grande diversité en espèces fongiques à ECM (75 espèces). Ceci indique qu'il aura fallu moins de 20 ans (depuis la mise en place de la plantation) pour que s'établisse une communauté fongique ECM avec une diversité élevée. L'installation d'une telle communauté a due être facilitée par le fait que la parcelle expérimentale se trouve au sein d'une forêt comprenant de nombreuses essences forestières à ECM.

Le facteur proportion d'érable n'a que peu d'effet sur le nombre d'OTU ECM. En effet ce nombre n'est pas significativement différent dans les trois zones ($P = 0.24$; Fig.III.35). Il en est de même au niveau du nombre de familles ECM présentes, bien que ce nombre a tendance à être plus faible dans la zone EF ($P = 0.07$; Fig.III.35). Seule la zone EF ne présente pas de famille ECM lui étant exclusive (Fig. III.36). Ainsi dans les zones M et HF nous avons respectivement retrouvés des OTU identifiés comme appartenant à la famille des *Pezizaceae* et des *Hydnaceae* que l'on ne retrouve pas dans les deux autres zones. Les familles les plus représentées étaient les *Cortinaceae* et les *Inocybaceae* (représentant chacune environ 15% du total) ainsi que les *Thelephoraceae* (environ 18%). Ces familles sont très souvent retrouvées en association avec le hêtre et forment ainsi une communauté fongique à ECM typique des forêts tempérées de l'Europe de l'Ouest (Lang et al., 2011; A. Deveau, communication personnelle).

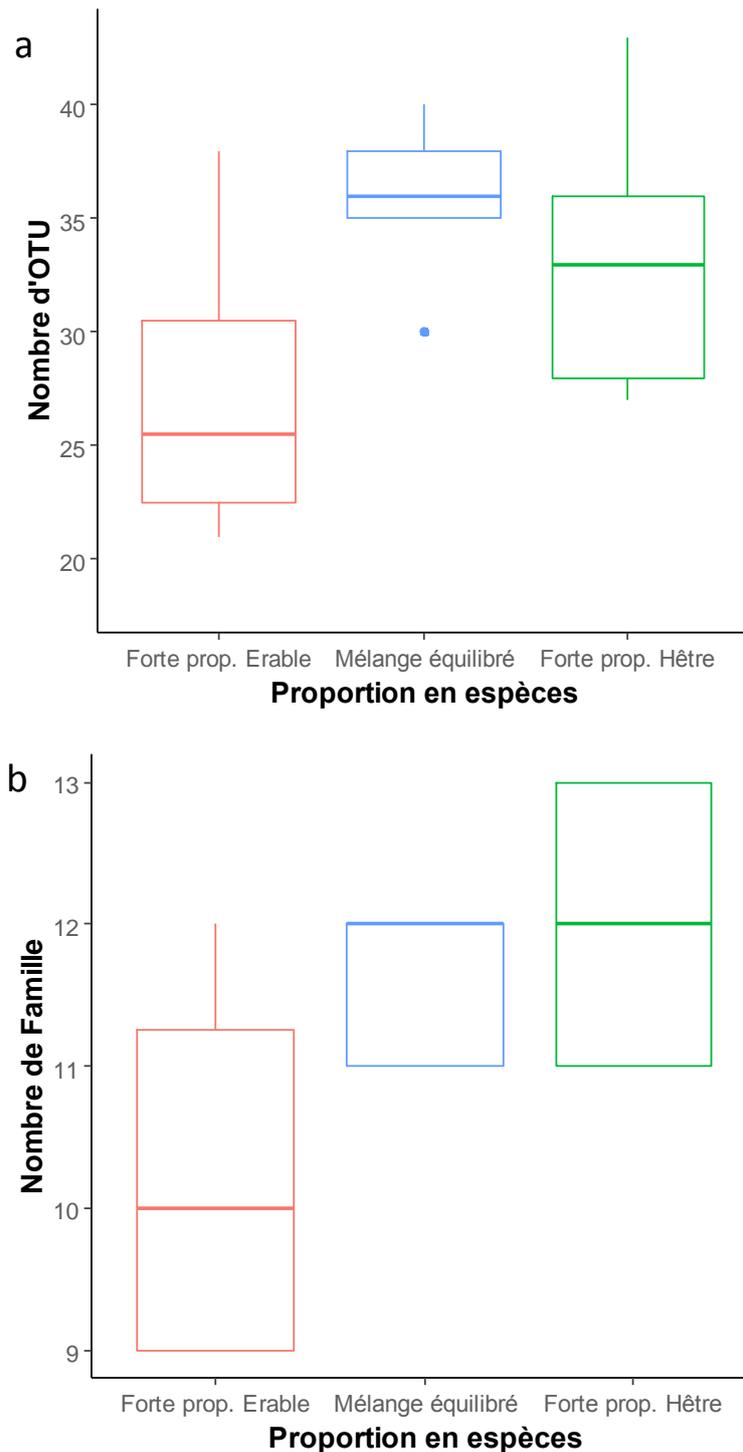


Figure.III.35. Estimation de la diversité fongique ectomycorhizienne. **a.** Nombre d'OTU (unité taxonomique opérationnelle) et **b.** Nombre de familles fongiques ectomycorhiziennes, associées au hêtre dans les trois zones de mélange, forte proportion en érable (80% érable - 20% hêtre), mélange équilibré (50% de chacune des deux espèces) et la forte proportion de hêtre (80% de hêtre - 20% d'érable). Il n'y avait pas d'effet significatif du facteur proportion de mélange ($P > 0.05$).

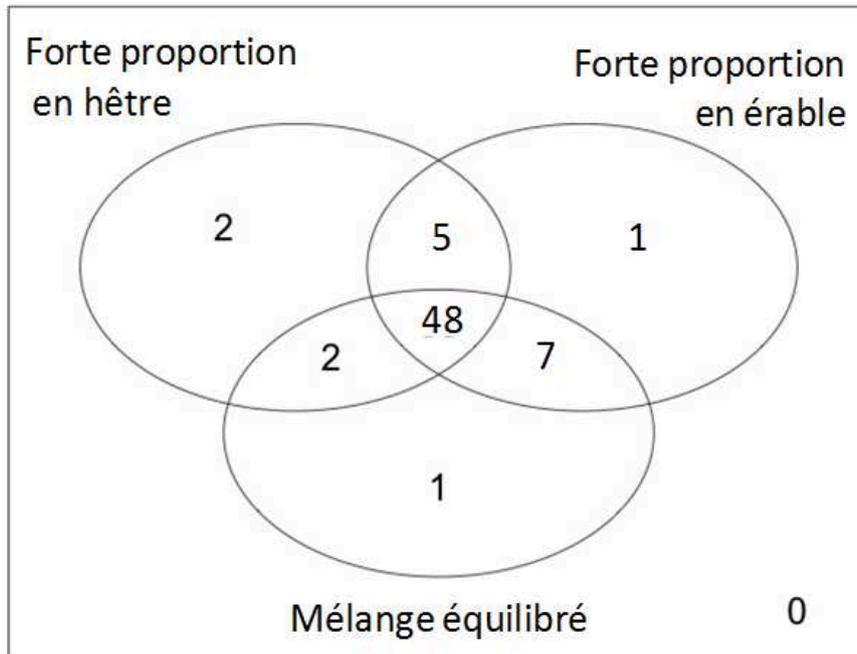


Figure.III.36. Comparaison de la structure des communautés ectomycorhiziennes. Ellipses présentant le nombre d'OTU ectomycorhiziennes partagées ou exclusives à chaque zone de mélange, à savoir forte proportion en érable (EF, 80% érable - 20% hêtre), mélange équilibré (M, 50% de chacune des deux espèces) et la forte proportion de hêtre (HF, 80% de hêtre - 20% d'érable).

L'effet de la proportion en érable semble être moins fort sur la diversité des espèces de champignons ECM que la diversité de l'ensemble des espèces fongiques mais la tendance est la même; le mélange du hêtre avec l'érable a tendance à augmenter la diversité des communautés fongiques à ECM, tout comme cela l'était pour l'ensemble des espèces fongiques. Cette tendance est a priori bénéfique puisqu'il a été montré que la diversité mycorhizienne était positivement corrélée à la productivité des communautés végétales (Wagg et al., 2011a; 2011b). Par contre, même quand la proportion en hêtre diminue, la présence de mycélium à ECM reste importante, probablement en raison de la proximité des différentes zones étudiées. Il est probable que le mycélium des champignons ECM associé aux hêtres dans la partie HF étendent leur territoire de prospection dans les zones à forte proportion en érable.

IV. CONCLUSION

La plantation dans laquelle nous avons travaillé montre des gains de croissance pour les individus en interactions avec l'autre espèce, suggérant une complémentarité d'acquisition des ressources entre le hêtre et l'érable sycomore (Collet et al., 2014). Afin de tester si cette complémentarité a lieu pour les ressources souterraines, en particulier l'eau, nous avons vérifié si les deux espèces étaient complémentaires dans leur occupation spatiale du sol. L'absence de ségrégation des systèmes racinaires des deux espèces observée dans ce travail tend à montrer qu'elles occupent ensemble les premiers horizons de sol. Ces deux espèces sont donc clairement en compétition pour les ressources hydrique et minérale et nous n'avons pas observé de complémentarité de niche vis-à-vis de l'acquisition des ressources dans le sol.

A défaut d'occuper spatialement des niches souterraines différentes, il est néanmoins possible que le hêtre commun et l'érable sycomore présentent des niches fonctionnelles différentes. En effet, l'absorption des ressources souterraines ne dépend pas seulement de l'espace occupé par les racines fines mais également (i) des spécialisations physiologiques au sein de la population des racines et (ii) des mycorhizes qui leurs sont associées (Goransson et al., 2006; Goransson et al., 2007; Richards et al., 2010). L'utilisation d'une méthode indirecte pour estimer la profondeur d'extraction de l'eau à l'aide des isotopes stables de l'eau a révélé que les deux espèces prélevaient globalement, à un moment donné, l'eau à la même profondeur, et que cette profondeur était essentiellement superficielle. Nous avons montré qu'il existait, certes, un léger effet du mélange des deux espèces sur leur profondeur moyenne d'acquisition de l'eau, lors d'un été à sécheresse prononcée. Mais cet effet allait dans le même sens pour les deux espèces. En effet, elles prélevaient l'eau à une profondeur moyenne plus importante, mais qui restait similaire pour le hêtre et l'érable. L'hypothèse de la niche fonctionnelle différente est donc partiellement réfutée. Ceci ne préjuge cependant en rien l'existence d'une telle niche pour les nutriments, les racines étant supposées spécialisées dans l'acquisition d'une ressource minérale (Goransson et al., 2007). De plus, l'érable sycomore et le hêtre forment des mycorhizes de types différents (Lang et al., 2011), qui ont chacune des affinités pour des formes distinctes de nutriments. Cette idée est supportée par des résultats récents de Jacob et Leuschner (2015) montrant que l'érable préfère l'azote sous forme d'ammonium et le hêtre sous forme de nitrate.

Nous avons montré que les communautés fongiques totales étaient plus complètes dans le mélange, suggérant un fonctionnement global de l'écosystème amélioré. En effet, il a été montré que les communautés végétales hébergeant une grande diversité fongique présentaient une plus forte productivité aérienne, une meilleure décomposition de la matière organique etc... (Wagg et al., 2011a; 2011b; 2014). En revanche, la présence de l'érable tend à affaiblir la diversité de la communauté ectomycorhizienne liée au hêtre ce qui pourrait avoir des effets négatifs sur la croissance de cette espèce (van der Heijden et al., 1998; Wagg et al., 2011a; 2011b).

DISCUSSION GENERALE

Problématique

Favoriser les peuplements forestiers mélangés est considéré comme une option de gestion sylvicole intéressante, notamment en Europe, pour permettre de garantir une ressource en bois soutenue et durable dans le futur.

Le hêtre commun (*Fagus sylvatica*) est la principale essence feuillue des forêts tempérées européennes, et dans le contexte des changements climatiques et des risques encourus par les forêts, une attention particulière est portée à cette espèce quant à ses capacités à se développer en interactions avec d'autres espèces forestières. De nombreux travaux ont ainsi déjà été réalisés et une tendance générale suggère à la fois une meilleure croissance du hêtre en peuplement mélangé, comparé aux peuplement purs, mais aussi une meilleure résistance et résilience à la sécheresse (e.g. Pretzsch et Schütze, 2009; Moelder et Leuschner, 2014; Pretzsch et al., 2013a, 2013b; del Rio et al., 2014; Condés et del Rio, 2015). Ces études se basent essentiellement sur des données de croissance des arbres, dans des conditions particulières de mélange et de disponibilité en eau. La croissance des arbres est un bon indicateur de la performance générale du hêtre dans ces conditions et des résultats des interactions entre espèces (compétition vs. complémentarité) dans des conditions spatio-temporelles particulières ; elle peut être considérée comme la résultante des différents mécanismes d'interaction. Or, les mécanismes d'interaction en eux-mêmes ne sont quasiment jamais étudiés dans ces études, ce qui oblige les auteurs de ces travaux à formuler des hypothèses à leur égard, sans pouvoir les vérifier. Les mécanismes invoqués concernent soit les parties aériennes soit les parties racinaires. En ce qui concerne les mécanismes ayant lieu dans le compartiment souterrain, avant le présent travail, **aucune étude n'avait étudié de façon approfondie l'existence ou non d'effets positifs des interactions souterraines dans les peuplements mélangés expliquant les gains de croissance observés chez le hêtre dans ces peuplements par rapport aux peuplements purs.**

Le sujet de ma thèse est directement né de ce constat. pendant ces 3 années J'ai mis en place des expérimentations afin de tester l'existence de tels effets souterrains. Cette question est d'autant plus pertinente qu'il existe, dans la littérature, des exemples où les peuplements mélangés ne favorisent pas la croissance du hêtre (Pretzsch et al., 2015;

Forrester et al., 2016). Cela dépend de (ou des) l'espèce(s) compétitrice(s), des conditions environnementales du site étudié, de la période de l'année, etc...

Le choix des espèces

J'ai fait le choix d'étudier les interactions du hêtre commun avec le chêne sessile (*Quercus petraea*), le pin sylvestre (*Pinus sylvestris*) et l'érable sycomore (*Acer pseudoplatanus*), à différents âges et en fonction des possibilités dans le cadre d'une thèse et de l'existence de dispositifs adaptés. Ces trois espèces sont parmi les plus répandues dans les forêts tempérées européennes et sont naturellement retrouvées en mélange avec le hêtre (Morneau et al., 2008; Packham et al., 2012; Pretzsch et al., 2015). Parmi elles, le pin et le chêne présentent des caractéristiques écologiques très différentes et qui s'opposent, en partie, à celles du hêtre : type fonctionnel et phénologie (feuillus vs. conifères), stade de succession végétale (pionnier, milieu de succession, dryade), tolérance à l'ombrage et à la sécheresse, profondeur d'enracinement et architecture racinaire. A l'inverse, le hêtre et l'érable partagent des niches écologiques proches. Des gains de productivité ont, en outre, été trouvés dans les peuplements où le hêtre coexiste avec ces espèces, suggérant potentiellement l'existence de phénomènes de complémentarité pour l'acquisition des ressources (Pretzsch et al., 2013b; Collet et al., 2014; del Rio et al., 2014; Pretzsch et al., 2015).

Morphologie des racines fines

Concernant la question générale de l'influence de la présence de ces espèces sur le développement racinaire du hêtre et les conséquences sur sa croissance et son fonctionnement hydrique et carboné, je me suis tout d'abord intéressé aux caractéristiques des racines fines. Ma première hypothèse était que la morphologie, l'anatomie et la composition biochimique des racines fines du hêtre pourraient changer en fonction de la présence et de l'identité du compétiteur : une telle plasticité de réponse permettrait aux racines du hêtre de maximiser l'acquisition des ressources souterraines.

J'ai montré que l'anatomie des vaisseaux du xylème ainsi que la composition biochimique des racines fines ne varie pas en fonction de l'identité du voisin. J'ai caractérisé la morphologie avec le SRL (specific root length, le ratio de la longueur sur la masse sèche des

racines) qui est le trait le plus classiquement utilisé. Un SRL fort suggère une plus grande capacité d'acquisition des ressources du sol et par conséquent une forte croissance relative (Perez-Harguindeguy et al., 2013). Contrairement à mon hypothèse initiale, je n'ai pas observé de SRL plus fort chez les plants de hêtre qui étaient en compétition interspécifique. Plus surprenant, le SRL était particulièrement faible chez les plants de hêtre en compétition avec des pins, suggérant des capacités d'acquisition des ressources souterraines plus faibles. Je rejette donc ma première hypothèse. Ce résultat est important puisqu'il remet en question une idée classiquement trouvée dans la littérature, selon laquelle, il serait intéressant d'associer les feuillus et les conifères pour obtenir un mélange particulièrement avantageux en terme de productivité, du fait entre autres d'un SRL plus fort pour le hêtre en mélange avec des conifères. Ce résultat n'est pas généralisable à tous les conifères. Cependant, il vient appuyer une supposition formulée par Pretzsch et al. (2015) vis à vis du hêtre et du pin : aux jeunes stades, le pin serait très compétitif et sa présence ne bénéficierait pas nécessairement à la croissance et survie du hêtre.

Le SRL est par ailleurs un trait à considérer avec précaution. Comme souligné par Poorter et Ryser (2015), le SRL est un trait peu plastique. La principale raison est que les racines sont des organes remplissant plusieurs fonctions, autres que l'acquisition des ressources souterraines, telles que l'ancrage, le transport et parfois le stockage de réserves (Poorter et Ryser, 2015; Weemstra et al., 2016). Il est alors primordial de séparer les racines selon leurs fonctions de la façon la plus précise possible. La classification que nous avons utilisée, sur la base du diamètre, est la plus classique et la plus rapide à mettre en œuvre, elle n'est cependant pas optimale : le risque étant d'inclure des racines fines de transport dans un groupe de racines fines que l'on penserait d'absorption (McCormack et al., 2015). McCormack et al. (2015) ont proposé une autre méthode de classification, basée sur la fonction des racines fines (acquisition des ressources vs. transport), celle-ci est plus juste que celle basée sur le diamètre des racines et moins chronophage que celle basée sur les ordres mais reste plus chronophage que la classification par le diamètre. L'application à l'avenir de cette classification "fonctionnelle" permettrait de mieux détecter les changements de morphologie des racines fines absorbantes, mais aussi d'effectuer des comparaisons de biomasses de racines fonctionnellement similaires entre sites et espèces.

Distribution spatiale des racines fines

En plus de m'être intéressé à la morphologie des racines fines, j'ai élargi mon échelle d'étude au système racinaire entier dans le but d'étudier l'occupation spatiale des racines fines. Ma seconde hypothèse était que des modifications de distribution spatiale des racines fines pouvaient se mettre en place en réponse à la présence d'un compétiteur allospécifique. Une telle plasticité du développement permettrait de maximiser l'acquisition des ressources souterraines en situation d'interaction. Je m'attendais à observer en particulier une ségrégation verticale des systèmes racinaires lorsque les racines du hêtre sont en interaction avec celles d'autres espèces. L'idée générale testée était que si les espèces se partagent le volume du sol, en occupant des strates différentes, alors elles entrent moins en compétition pour l'acquisition des ressources souterraines.

A travers des expérimentations menées sur des jeunes plants en serre et sur des arbres au stade perchis, j'ai montré que la compétition racinaire provoque chez le hêtre une allocation de biomasse à l'échelle de l'arbre en faveur du système racinaire. La réponse du hêtre à cette compétition semble donc se traduire par un développement racinaire plus conséquent dans le volume de sol disponible, qui pourrait engendrer une meilleure efficacité d'acquisition des ressources. De plus, mes travaux suggèrent que le système racinaire du hêtre en interaction avec d'autres espèces se développe un peu plus profondément. Les différences de profondeur ne sont pas très marquées, mais des tendances semblent se dégager. Cependant, à partir des résultats de l'expérimentation sur jeunes plants, il me semble important de souligner que ces réponses apparaissaient plus comme le résultat d'un effet de la taille du compétiteur, plutôt que d'un effet de l'espèce à laquelle il appartient : la présence d'un compétiteur de grande taille engendre ces effets alors qu'il n'est pas observé pour des plants compétiteurs de petite taille. En effet, la compétition souterraine peut être "taille asymétrique" au même titre que la compétition aérienne : un grand compétiteur peut acquérir de façon disproportionnée les ressources, générant une forte compétition à ses voisins (Rajaniemi, 2003; Rewald et Leuschner, 2009a; 2009b). Mes résultats suggèrent que ma seconde hypothèse concernant l'effet de l'identité des compétiteurs sur la biomasse et la distribution des racines fines du hêtre n'est pas vérifiée. Nous pouvons supposer qu'un effet taille plus fort masquerait un éventuel effet espèce. Cela peut également être lié au jeune

âge des arbres étudiés et au format du pot de l'expérience qui a probablement été contraignant vis à vis du développement souterrain de la plante.

Un autre résultat important de mon travail est l'absence de ségrégation marquée entre les systèmes racinaires du hêtre et des compétiteurs interspécifiques. La ségrégation spatiale des systèmes racinaires est souvent évoquée comme étant l'un des mécanismes pouvant mener à de la complémentarité d'acquisition des ressources (Forrester et al., 2006b). Elle est cependant rarement observée dans les faits et, quand elle est présente, n'est jamais reliée à une meilleure acquisition des ressources à l'échelle du peuplement. Les premiers centimètres du sol sont les plus riches en ressources et constituent par conséquent une strate stratégique à occuper.

Pour autant, une absence de ségrégation racinaire spatiale n'empêche pas l'existence d'une ségrégation racinaire chimique (Forrester et al., 2006b; Richards et al., 2010). L'occupation spatiale des racines absorbantes d'un individu informe quant à son patron potentiel d'acquisition des ressources. Dans les faits, ce patron potentiel d'acquisition des ressources ne correspond pas exactement à la région de prélèvement réelle des ressources (Richards et al., 2010). En effet, certains paramètres comme une spécialisation des racines fines semblent entrer en compte : les racines fines semblent parfois être spécialisées dans l'absorption d'une ressource en particulier (azote, eau...) (Goransson et al., 2007, Richards et al., 2010). Ces deux éléments laissent supposer que la capacité d'exploitation des ressources du sol par un arbre est plus complexe que la simple occupation spatiale par ses racines fines. Je pense que les futures études doivent chercher à déterminer si les racines fines sont fonctionnellement équivalentes ou si elles sont spécialisées dans l'acquisition d'une ressource en particulier, comme démontré par Goransson et al. (2007) chez les racines de chêne en fonction de la profondeur. Si tel est le cas, alors la distribution globale des racines fines dans le sol ne correspondra pas vraiment à la zone de prélèvement d'une ressource en particulier. Les isotopes stables (*e.g.* deutérium, ^{18}O , ^{15}N ...) apparaissent alors comme un outil adapté pour cerner plus précisément les patrons spatiaux d'acquisition des ressources.

Effet de la sécheresse

La sécheresse édaphique est une des contraintes les plus importantes qui limitent la croissance des plantes et la productivité des écosystèmes (Aussenac, 2000). J'ai formulé l'hypothèse que la disponibilité en eau influence la morphologie, l'anatomie et la composition biochimique des racines fines, ainsi que leur biomasse et leur distribution verticale. J'ai également fait l'hypothèse que l'identité du compétiteur et la disponibilité en eau avaient un effet croisé sur la performance du hêtre.

Mes résultats confirment que le hêtre est une espèce sensible à la sécheresse. Le manque d'eau a affecté sa croissance aérienne ainsi que son développement racinaire. Comme en condition non stressante, l'identité du compétiteur n'a pas affecté les traits auxquels je me suis intéressé. J'ai néanmoins montré que la croissance des jeunes hêtres était facilitée par la présence du chêne sessile en condition de sécheresse. Ce résultat est pour l'heure difficile à expliquer mais rejoint celui de Pretzsch et al. (2013b) au stade mature.

Toujours en lien avec la disponibilité en eau, je me suis demandé si la sécheresse entraînait une différence de profondeur d'acquisition de l'eau par le hêtre. Je me suis également demandé si le hêtre et l'érable avaient dans des situations proches de leurs monocultures des profondeurs d'acquisition de l'eau différentes, et enfin si le mélange de ces deux espèces engendrait chez elle une modification de ces profondeurs.

J'ai montré que la profondeur moyenne d'acquisition de l'eau par les hêtres était superficielle (entre 15 et 30 cm) que cela soit durant un été à sécheresse prononcé ou un été sans sécheresse. Ce résultat suggère que la disponibilité en eau n'a pas eu un fort impact sur la profondeur d'extraction de l'eau par le hêtre. J'ai également montré que cette profondeur moyenne d'extraction de l'eau chez le hêtre était similaire à celle de l'érable dans des conditions proches de leurs monocultures, suggérant que ces deux espèces n'occupent pas des niches fondamentales d'acquisition de l'eau différentes. Enfin, j'ai montré que lors d'un été sec, le mélange des deux espèces a eu un effet sur la profondeur d'acquisition de l'eau. Cet effet était cependant relativement faible et allait dans le même sens pour les deux espèces : le hêtre et l'érable en mélange prélevaient l'eau à une profondeur un peu plus forte mais similaire entre les deux espèces. Ce résultat est cohérent avec l'absence de ségrégation racinaire et l'occupation très superficielle du sol par les racines fines de ces deux

espèces (plus de 80% des racines fines se trouvaient dans les 30 premiers centimètres). Ceci suggère que ces deux espèces, écologiquement redondantes, ne sont pas complémentaires vis-à-vis de l'acquisition de l'eau, que cela soit au travers de leur niche fondamentale ou par ajustement phénotypique en réponse à l'identité des voisins.

Il est important ici de souligner que l'idée selon laquelle des arbres peuvent présenter des niches fonctionnelles différentes suppose que chaque arbre soit "isolé", indépendant physiquement des arbres voisins avec lequel il est en compétition. Cette hypothèse peut paraître triviale mais elle est actuellement remise en question. En effet, des études récentes ont montré que les arbres étaient parfois connectés les uns aux autres dans le sol via des anastomoses racinaires ou des réseaux mycorhiziens, leur permettant d'échanger des ressources (Tarrow et al., 2011; Pickles et Simard, 2017). Une telle "connexion" entre ces arbres suggérerait des échanges possibles d'eau entre eux et donc la possibilité de retrouver par exemple de l'eau marquée isotopiquement dans la sève xylémienne d'un arbre mais qui ne l'a pas prélevé lui-même, elle lui aurait été transmise par un arbre conspécifique ou d'une autre espèce (*e.g.* Klein et al., 2016). Si ce type d'échange est avéré, nous ne pouvons par conséquent pas exclure la possibilité que dans un peuplement à forte densité de plantation, comme celui dans lequel nous avons travaillé, les arbres puissent présenter des signatures isotopiques similaires en raison d'une telle connexion (Tarrow et al., 2014). C'est une des limites de l'approche isotopique utilisée dans mon travail dont les conséquences mériteraient d'être approfondies dans ce type d'étude.

Diversité en champignons mycorhiziens

La présence des mycorhizes en association avec le système racinaire des arbres et l'influence positive de celles-ci sur l'acquisition des ressources hydrique et minérale et la productivité des arbres ont été étudiées depuis de nombreuses décennies (van der Heijden et al., 1998; Johnson et al., 2017). En revanche, leur rôle dans les effets positifs des interactions entre espèces d'arbre reste très méconnu. J'ai souhaité étudier ce rôle potentiel dans la plantation hêtre / érable. Cette plantation constitue un peuplement forestier mélangé relativement simple (seulement deux espèces en interactions). En particulier, j'ai cherché à tester si les

communautés fongiques sont plus riches dans le sol de la zone où la proportion des deux espèces est équilibrée, par rapport aux situations où chacune des deux espèces prédomine.

J'ai montré que les communautés fongiques comprenaient plus d'espèces quand le hêtre était en mélange équilibré avec l'érable. Sur la base des travaux de Wagg et al. (2014), on peut imaginer une meilleure multifonctionnalité (productivité aérienne, cycles biogéochimiques, décomposition de la matière organique...) du peuplement forestier mélangé par rapport aux peuplements purs. Dans le mélange équilibré toujours, les communautés ectomycorhiziennes avaient tendance à comporter plus d'espèces appartenant à un plus grand nombre de familles, ce qui pourrait suggérer des meilleures performances des hêtres (Wagg et al., 2011a; 2011b; Yang et al., 2017). Cependant, les hêtres ayant la plus forte croissance au sein de la plantation expérimentale sont en réalité situés dans les zones à forte proportion d'érable (Collet et al., 2014), là où la diversité fongique et ectomycorhizienne est la plus faible. Ce constat remet en cause le lien entre diversité fongique ectomycorhizienne et performance de l'arbre. Nous pouvons cependant supposer que malgré une diversité moindre de la communauté fongique ectomycorhizienne associée aux hêtres, ces derniers sont favorisés par la complémentarité avec les champignons endomycorhiziens associés à l'érable. En effet, ces deux essences forestières développent des types mycorhiziens différents, qui ne sont pas équivalents dans leur capacité à exploiter les différentes formes de minéraux. Par exemple, les champignons ectomycorhiziens exploitent, entre autres, l'azote sous forme organique (Hodge, 2017) ce dont les champignons endomycorhiziens sont incapables. Par le biais de leurs mycorhizes, le hêtre et l'érable pourraient ainsi occuper des niches fonctionnelles différentes vis à vis des minéraux, ce qui pourrait expliquer les performances particulièrement bonnes des hêtres entourés d'érables.

Divers travaux ont suggéré récemment que la caractérisation précise des traits liés aux mycorhizes (*i.e.* pourcentage de racines colonisées, biomasse des hyphes) et des traits racinaires était importante afin de déterminer correctement la capacité d'acquisition des ressources du sol d'un arbre (Eissenstat et al., 2015; Chen et al., 2016; Cheng et al., 2016). En effet, cette capacité dépend à la fois de la distribution et la morphologie des racines fines et des hyphes fongiques mycorhiziens. Se limiter à l'étude du développement racinaire peut s'avérer insuffisant pour l'interprétation de la capacité d'un arbre à acquérir les ressources

du sol. En effet, certaines espèces d'arbre n'augmentent pas leur acquisition en nutriments via un développement racinaire mais plutôt en favorisant la prolifération des hyphes des champignons mycorrhiziens qui leur sont associés (Eissenstat et al., 2015; Chen et al., 2016; Cheng et al., 2016). Il est par conséquent nécessaire d'intégrer les mycorhizes, au travers de traits mesurables, aux études centrées sur les individus, qui s'intéressent à la compétition souterraines et à l'acquisition des ressources souterraines par les arbres.

RÉFÉRENCES BIBLIOGRAPHIQUES

- Ammer, S., Weber, K., Abs, C., Ammer, C. & Prietzel, J. (2006) Factors influencing the distribution and abundance of earthworm communities in pure and converted Scots pine stands. *Applied Soil Ecology*, **33**, 10-21.
- Auge, R. M. (2004) Arbuscular mycorrhizae and soil/plant water relations. *Canadian Journal of Soil Science*, **84**, 373-381.
- Aussenac, G. (2000) Interactions between forest stands and microclimate: Ecophysiological aspects and consequences for silviculture. *Annals of Forest Science*, **57**, 287-301.
- Ballantyne, M. & Pickering, C. M. (2015) Shrub facilitation is an important driver of alpine plant community diversity and functional composition. *Biodiversity and Conservation*, **24**, 1859-1875.
- Barnes, R. J., Dhanoa, M. S. & Lister, S. J. (1989) Standard Normal Variate Transformation and De-trending of Near-Infrared Diffuse Reflectance Spectra. *Applied Spectroscopy*, **43**, 772-777.
- Barnes, C. J. & Walker, G. R. (1989) The Distribution of Deuterium and O-18 during Unsteady Evaporation from a Dry Soil. *Journal of Hydrology*, **112**, 55-67.
- Barret, M., Briand, M., Bonneau, S., Preveaux, A., Valiere, S., Bouchez, O., Hunault, G., Simoneau, P. & Jacques, M. A. (2015) Emergence Shapes the Structure of the Seed Microbiota. *Applied and Environmental Microbiology*, **81**, 1257-1266.
- Bauhus, J., van Winden, A. P. & Nicotra, A. B. (2004) Aboveground interactions and productivity in mixed-species plantations of *Acacia mearnsii* and *Eucalyptus globulus*. *Canadian Journal of Forest Research*, **34**, 686-694.
- Benito Garzon, M., Sanchez de Dios, R. & Sainz Ollero, H. (2008) Effects of climate change on the distribution of Iberian tree species. *Applied Vegetation Science*, **11**, 169-178.
- Benomar, L., DesRochers, A. & Larocque, G. R. (2011) Changes in specific leaf area and photosynthetic nitrogen-use efficiency associated with physiological acclimation of two hybrid poplar clones to intraclonal competition. *Canadian Journal of Forest Research*, **41**, 1465-1476.
- Bertness, M. D. & Callaway, R. (1994) Positive Interactions in Communities. *Trends in Ecology & Evolution*, **9**, 191-193.
- Bertrand, F., Meyer, N., Beau-Faller, M., El Bayed, K., Namer, I.-J. & Maumy-Bertrand, M. (2013) Régression Bêta PLS. *Journal de la Société Française de Statistique*, **154**, 143-159.
- Bingham, I. J., Glass, A. D. M., Kronzucker, H. J., Robinson, D. & Scrimgeour, C. M. (2000) Isotope Techniques. *Root Methods A Handbook* (eds A. L. Smit, A. G. Bengough, C. Engels, M. Van Noordwijk, S. Pellerin & S. C. Van De Geijn), pp. 365-402. Springer, Heidelberg.
- Bingham, M. A. & Simard, S. W. (2011) Do mycorrhizal network benefits to survival and growth of interior Douglas-fir seedlings increase with soil moisture stress? *Ecology and Evolution*, **1**, 306-316.
- Binkley, D. (2003) Seven decades of stand development in mixed and pure stands of conifers and nitrogen-fixing red alder. *Canadian Journal of Forest Research*, **33**, 2274-2279.
- Bogeat-Triboulot, M. B., Brosche, M., Renaut, J., Jouve, L., Le Thiec, D., Fayyaz, P., Vinocur, B., Witters, E., Laukens, K., Teichmann, T., et al. (2007) Gradual soil water depletion results in reversible changes of gene expression, protein profiles, ecophysiology, and growth performance in *Populus euphratica*, a poplar growing in arid regions. *Plant Physiology*, **143**, 876-892.
- Bolte, A. & Villanueva, I. (2006) Interspecific competition impacts on the morphology and distribution of fine roots in European beech (*Fagus sylvatica* L.) and Norway spruce (*Picea abies* (L.) Karst.). *European Journal of Forest Research*, **125**, 15-26.
- Bolte, A., Kampf, F. & Hilbrig, L. (2013) Space sequestration below ground in old-growth spruce-beech forests - signs for facilitation? *Frontiers in Plant Science*, **4**.

- Bonal, D., Atger, C., Barigah, T. S., Ferhi, A., Guehl, J. M. & Ferry, B. (2000) Water acquisition patterns of two wet tropical canopy tree species of French Guiana as inferred from (H₂O)-O-18 extraction profiles. *Annals of Forest Science*, **57**, 717-724.
- Bottero, A., D'Amato, A. W., Palik, B. J., Bradford, J. B., Fraver, S., Battaglia, M. A. & Asherin, L. A. (2017) Density-dependent vulnerability of forest ecosystems to drought. *Journal of Applied Ecology*.
- Boyden, S., Binkley, D. & Senock, R. (2005) Competition and facilitation between Eucalyptus and nitrogen-fixing Falcataria in relation to soil fertility. *Ecology*, **86**, 992-1001.
- Brassard, B. W., Chen, H. Y. H. & Bergeron, Y. (2009) Influence of Environmental Variability on Root Dynamics in Northern Forests. *Critical Reviews in Plant Sciences*, **28**, 179-197.
- Brassard, B. W., Chen, H. Y. H., Cavard, X., Laganriere, J., Reich, P. B., Bergeron, Y., Pare, D. & Yuan, Z. Y. (2013) Tree species diversity increases fine root productivity through increased soil volume filling. *Journal of Ecology*, **101**, 210-219.
- Bravo-Oviedo, A., Pretzsch, H., Ammer, C., Andenmatten, E., Barbati, A., Barreiro, S., Brang, P., Bravo, F., Coll, L., Coronel, P., et al. (2014) European Mixed Forests: definition and research perspectives. *Forest Systems*, **23**, 518-533.
- Brechet, L., Ponton, S., Almeras, T., Bonal, D. & Epron, D. (2011) Does spatial distribution of tree size account for spatial variation in soil respiration in a tropical forest? *Plant and Soil*, **347**, 293-303.
- Brundrett, M. C. (2009) Mycorrhizal associations and other means of nutrition of vascular plants: understanding the global diversity of host plants by resolving conflicting information and developing reliable means of diagnosis. *Plant and Soil*, **320**, 37-77.
- Brunner, I., Herzog, C., Dawes, M. A., Arend, M. & Sperisen, C. (2015) How tree roots respond to drought. *Frontiers in Plant Science*, **6**.
- Caldwell, M. M. & Virginia, R. A. (1989) Root Systems. *Plant Physiological Ecology; Field Methods and Instrumentation* (eds R. W. Pearcy, J. R. Ehleringer, H. A. Mooney & P. W. Rundel), pp. 367-398. Chapman and Hall, London.
- Canadell, J., Jackson, R. B., Ehleringer, J. R., Mooney, H. A., Sala, O. E. & Schulze, E. D. (1996) Maximum rooting depth of vegetation types at the global scale. *Oecologia*, **108**, 583-595.
- Cardinale, B. J., Wright, J. P., Cadotte, M. W., Carroll, I. T., Hector, A., Srivastava, D. S., Loreau, M. & Weis, J. J. (2007) Impacts of plant diversity on biomass production increase through time because of species complementarity. *Proceedings of the National Academy of Sciences of the United States of America*, **104**, 18123-18128.
- Cardinale, B. J., Gross, K., Fritschie, K., Flombaum, P., Fox, J. W., Rixen, C., van Ruijven, J., Reich, P. B., Scherer-Lorenzen, M. & Wilsey, B. J. (2013) Biodiversity simultaneously enhances the production and stability of community biomass, but the effects are independent. *Ecology*, **94**, 1697-1707.
- Casper, B. B. & Jackson, R. B. (1997) Plant competition underground. *Annual Review of Ecology and Systematics*, **28**, 545-570.
- del Castillo, J., Comas, C., Voltas, J. & Ferrio, J. P. (2016) Dynamics of competition over water in a mixed oak-pine Mediterranean forest: Spatio-temporal and physiological components. *Forest Ecology and Management*, **382**, 214-224.
- Chapin, F. S., Bloom, A. J., Field, C. B. & Waring, R. H. (1987) Plant responses to multiple environmental factors. *Bioscience*, **37**, 49-57.
- Chauvat, M., Titsch, D., Zaytsev, A. S. & Wolters, V. (2011) Changes in soil faunal assemblages during conversion from pure to mixed forest stands. *Forest Ecology and Management*, **262**, 317-324.

- Chaves, M. M., Maroco, J. P. & Pereira, J. S. (2003) Understanding plant responses to drought - from genes to the whole plant. *Functional Plant Biology*, **30**, 239-264.
- Chen, W. L., Koide, R. T., Adams, T. S., DeForest, J. L., Cheng, L. & Eissenstat, D. M. (2016) Root morphology and mycorrhizal symbioses together shape nutrient foraging strategies of temperate trees. *Proceedings of the National Academy of Sciences of the United States of America*, **113**, 8741-8746.
- Cheng, L., Chen, W. L., Adams, T. S., Wei, X., Le, L., McCormack, M. L., DeForest, J. L., Koide, R. T. & Eissenstat, D. M. (2016) Mycorrhizal fungi and roots are complementary in foraging within nutrient patches. *Ecology*, **97**, 2815-2823.
- Ciais, P., Reichstein, M., Viovy, N., Granier, A., Ogee, J., Allard, V., Aubinet, M., Buchmann, N., Bernhofer, C., Carrara, A., et al. (2005) Europe-wide reduction in primary productivity caused by the heat and drought in 2003. *Nature*, **437**, 529-533.
- Coates, K. D., Lilles, E. B. & Astrup, R. (2013) Competitive interactions across a soil fertility gradient in a multispecies forest. *Journal of Ecology*, **101**, 806-818.
- Coince, A., Cordier, T., Lengelle, J., Defosse, E., Vacher, C., Robin, C., Buee, M. & Marcais, B. (2014) Leaf and Root-Associated Fungal Assemblages Do Not Follow Similar Elevational Diversity Patterns. *Plos One*, **9**.
- Collet, C., Ningre, F., Barbeito, I., Arnaud, A. & Piboule, A. (2014) Response of tree growth and species coexistence to density and species evenness in a young forest plantation with two competing species. *Annals of Botany*, **113**, 711-719.
- Condes, S. & del Rio, M. (2015) Climate modifies tree interactions in terms of basal area growth and mortality in monospecific and mixed *Fagus sylvatica* and *Pinus sylvestris* forests. *European Journal of Forest Research*, **134**, 1095-1108.
- Contreras, M. A., Affleck, D. & Chung, W. (2011) Evaluating tree competition indices as predictors of basal area increment in western Montana forests. *Forest Ecology and Management*, **262**, 1939-1949.
- Cougnon, M., Van Waes, C., Dardenne, P., Baert, J. & Reheul, D. (2014) Comparison of near infrared reflectance spectroscopy calibration strategies for the botanical composition of grass-clover mixtures. *Grass and Forage Science*, **69**, 167-175.
- Courty, P. E., Buee, M., Diedhiou, A. G., Frey-Klett, P., Le Tacon, F., Rineau, F., Turpault, M. P., Uroz, S. & Garbaye, J. (2010) The role of ectomycorrhizal communities in forest ecosystem processes: New perspectives and emerging concepts. *Soil Biology & Biochemistry*, **42**, 679-698.
- Cruiziat, P., Cochard, H. & Ameglio, T. (2002) Hydraulic architecture of trees: main concepts and results. *Annals of Forest Science*, **59**, 723-752.
- Czucz, B., Galhidy, L. & Matyas, C. (2011) Present and forecasted xeric climatic limits of beech and sessile oak distribution at low altitudes in Central Europe. *Annals of Forest Science*, **68**, 99-108.
- Davies, A. (2007) Back to basics: spectral pre-treatments-derivates. *Spectroscopy Europe*, **19**, 31-33.
- Davis, M. B. & Shaw, R. G. (2001) Range shifts and adaptive responses to Quaternary climate change. *Science*, **292**, 673-679.
- Dawson, T. E. (1993) Hydraulic Lift and Water-use by Plants - Implications for Water-balance, Performance and Plant-plant Interactions. *Oecologia*, **95**, 565-574.
- Dawson, T. E. & Ehleringer, J. R. (1993) Isotopic Enrichment of Water in the Woddy Tissues of Plants - Implications for Plant Water Source, Water-Uptake and others studies which use the stable isotopic Composition of Cellulose *Geochimica Et Cosmochimica Acta*, **57**, 3487-3492.

- Dawson, T. E., Mambelli, S., Plamboeck, A. H., Templer, P. H. & Tu, K. P. (2002) Stable isotopes in plant ecology. *Annual Review of Ecology and Systematics*, **33**, 507-559.
- Dickie, I. A. (2007) Host preference, niches and fungal diversity. *New Phytologist*, **174**, 230-233.
- Domisch, T., Finer, L., Dawud, S. M., Vesterdal, L. & Raulund-Rasmussen, K. (2015) Does species richness affect fine root biomass and production in young forest plantations? *Oecologia*, **177**, 581-594.
- Eissenstat, D. M., Kucharski, J. M., Zadworny, M., Adams, T. S. & Koide, R. T. (2015) Linking root traits to nutrient foraging in arbuscular mycorrhizal trees in a temperate forest. *New Phytologist*, **208**, 114-124.
- Erland, S. & Taylor, A. F. S. (2002) Diversity of Ecto-mycorrhizal Fungal Communities in Relation to the Abiotic Environment. *Mycorrhizal Ecology* (eds M. G. A. van der Heijden & I. Sanders), pp. 163-200. Springer-Verlag, Berlin.
- Falik, O., Reides, P., Gersani, M. & Novoplansky, A. (2003) Self/non-self discrimination in roots. *Journal of Ecology*, **91**, 525-531.
- Farquhar, G. D., Ehleringer, J. R. & Hubick, K. T. (1989) Carbon Isotope Discrimination and Photosynthesis. *Annual Review of Plant Physiology and Plant Molecular Biology*, **40**, 503-537.
- Felton, A., Lindbladh, M., Brunet, J. & Fritz, O. (2010) Replacing coniferous monocultures with mixed-species production stands: An assessment of the potential benefits for forest biodiversity in northern Europe. *Forest Ecology and Management*, **260**, 939-947.
- Ferrio, J. P., Voltas, J. & Araus, J. L. (2003) Use of Carbon Isotope Composition in Monitoring Environmental Changes. *Management of Environmental Quality: An International Journal*, **14**, 82-98.
- Finer, L., Helmisaari, H. S., Lohmus, K., Majdi, H., Brunner, I., Borja, I., Eldhuset, T., Godbold, D., Grebenc, T., Konopka, et al. (2007) Variation in fine root biomass of three European tree species: Beech (*Fagus sylvatica* L.), Norway spruce (*Picea abies* L. Karst.), and Scots pine (*Pinus sylvestris* L.). *Plant Biosystems*, **141**, 394-405.
- Finer, L., Ohashi, M., Noguchi, K. & Hirano, Y. (2011) Factors causing variation in fine root biomass in forest ecosystems. *Forest Ecology and Management*, **261**, 265-277.
- Foley, W. J., McIlwee, A., Lawler, I., Aragones, L., Woolnough, A. P. & Berding, N. (1998) Ecological applications of near infrared reflectance spectroscopy a tool for rapid, cost-effective prediction of the composition of plant and animal tissues and aspects of animal performance. *Oecologia*, **116**, 293-305.
- Forest Europe (2015) Report : State of Europe's Forests 2015.
- Forrester, D. I., Bauhus, H. & Cowie, A. L. (2005a) On the success and failure of mixed-species tree plantations: lessons learned from a model system of *Eucalyptus globulus* and *Acacia mearnsii*. *Forest Ecology and Management*, **209**, 147-155.
- Forrester, D. I., Bauhus, J. & Cowie, A. L. (2005b) Nutrient cycling in a mixed-species plantation of *Eucalyptus globulus* and *Acacia mearnsii*. *Canadian Journal of Forest Research*, **35**, 2942-2950.
- Forrester, D. I., Bauhus, J. & Cowie, A. L. (2006a) Carbon allocation in a mixed-species plantation of *Eucalyptus globulus* and *Acacia mearnsii*. *Forest Ecology and Management*, **233**, 275-284.
- Forrester, D. I., Bauhus, J., Cowie, A. L. & Vanclay, J. K. (2006b) Mixed-species plantations of *Eucalyptus* with nitrogen-fixing trees: A review. *Forest Ecology and Management*, **233**, 211-230.
- Forrester, D. I., Bauhus, J., Cowie, A. L., Mitchell, P. A. & Brockwell, J. (2007) Productivity of three young mixed-species plantations containing N₂-fixing *Acacia* and non-N₂-fixing *Eucalyptus* and *Pinus* trees in southeastern Australia. *Forest Science*, **53**, 426-434.

- Forrester, D. I., Theiveyanathan, S., Collopy, J. J. & Marcar, N. E. (2010) Enhanced water use efficiency in a mixed *Eucalyptus globulus* and *Acacia mearnsii* plantation. *Forest Ecology and Management*, **259**, 1761-1770.
- Forrester, D. I., Vanclay, J. K. & Forrester, R. I. (2011) The balance between facilitation and competition in mixtures of Eucalyptus and Acacia changes as stands develop. *Oecologia*, **166**, 265-272.
- Forrester, D. I., Kohnle, U., Albrecht, A. T. & Bauhus, J. (2013) Complementarity in mixed-species stands of *Abies alba* and *Picea abies* varies with climate, site quality and stand density. *Forest Ecology and Management*, **304**, 233-242.
- Forrester, D. I. (2014) The spatial and temporal dynamics of species interactions in mixed-species forests: From pattern to process. *Forest Ecology and Management*, **312**, 282-292.
- Forrester, D. I. & Albrecht, A. T. (2014) Light absorption and light-use efficiency in mixtures of *Abies alba* and *Picea abies* along a productivity gradient. *Forest Ecology and Management*, **328**, 94-102.
- Forrester, D. I., Bonal, D., Dawud, S., Gessler, A., Granier, A., Pollastrini, M. & Grossiord, C. (2016) Drought responses by individual tree species are not often correlated with tree species diversity in European forests. *Journal of Applied Ecology*, **53**, 1725-1734.
- Gale, M. R. & Grigal, D. F. (1987) Vertical Root Distributions of Northern Tree Species in Relation to Successional Status. *Canadian Journal of Forest Research*, **17**, 829-834.
- Gamfeldt, L., Snäll, T., Bagchi, R., Jonsson, M., Gustafsson, L., Kjellander, P., Ruiz-Jaen, M. C., Froberg, M., Stendahl, J., Philipson, et al. (2013) Higher levels of multiple ecosystem services are found in forests with more tree species. *Nature Communications*, **4**.
- Gazol, A. & Camarero, J. J. (2016) Functional diversity enhances silver fir growth resilience to an extreme drought. *Journal of Ecology*, **104**, 1063-1075.
- Gebauer, T., Horna, V. & Leuschner, C. (2012) Canopy transpiration of pure and mixed forest stands with variable abundance of European beech. *Journal of Hydrology*, **442**, 2-14.
- Goisser, M., Geppert, U., Rotzer, T., Paya, A., Huber, A., Kerner, R., Bauerle, T., Pretzsch, H., Pritsch, K., Haberle, et al. (2016) Does belowground interaction with *Fagus sylvatica* increase drought susceptibility of photosynthesis and stem growth in *Picea abies*? *Forest Ecology and Management*, **375**, 268-278.
- Goldberg, D. E. (1990) Components of resource competition in plant communities. *Perspectives on plant competition* (eds J. B. Grace & D. Tilman), pp. 27-49. Academic press, San Diego.
- Goransson, H., Wallander, H., Ingerslev, M. & Rosengren, U. (2006) Estimating the relative nutrient uptake from different soil depths in *Quercus robur*, *Fagus sylvatica* and *Picea abies*. *Plant and Soil*, **286**, 87-97.
- Goransson, H., Fransson, A. M. & Jonsson-Belyazid, U. (2007) Do oaks have different strategies for uptake of N, K and P depending on soil depth? *Plant and Soil*, **297**, 119-125.
- Gross, K., Cardinale, B. J., Fox, J. W., Gonzalez, A., Loreau, M., Polley, H. W., Reich, P. B. & van Ruijven, J. (2014) Species Richness and the Temporal Stability of Biomass Production: A New Analysis of Recent Biodiversity Experiments. *American Naturalist*, **183**, 1-12.
- Grossiord, C., Gessler, A., Granier, A., Berger, S., Bréchet, C., Hentschel, R., Hommel, R., Scherer-Lorenzen, M. & Bonal, D. (2014a) Impact of interspecific interactions on the soil water uptake depth in a young temperate mixed species plantation. *Journal of Hydrology*.
- Grossiord, C., Granier, A., Ratcliffe, S., Bouriaud, O., Bruelheide, H., Checko, E., Forrester, D. I., Dawud, S. M., Finer, L., Pollastrini, et al. (2014b) Tree diversity does not always improve resistance of

forest ecosystems to drought. *Proceedings of the National Academy of Sciences of the United States of America*, **111**, 14812-14815.

Grossiord, C., Sevanto, S., Dawson, T. E., Adams, H. D., Collins, A. D., Dickman, L. T., Newman, B. D., Stockton, E. A. & McDowell, N. G. (2017) Warming combined with more extreme precipitation regimes modifies the water sources used by trees. *New Phytologist*, **213**, 584-596.

Guyot, V., Castagneyrol, B., Vialatte, A., Deconchat, M. & Jactel, H. (2016) Tree diversity reduces pest damage in mature forests across Europe. *Biology Letters*, **12**.

He, Q., Bertness, M. D. & Altieri, A. H. (2013) Global shifts towards positive species interactions with increasing environmental stress. *Ecology Letters*, **16**, 695-706.

Hector, A., Hautier, Y., Saner, P., Wacker, L., Bagchi, R., Joshi, J., Scherer-Lorenzen, M., Spehn, E. M., Bazeley-White, E., Weilenmann, M., et al. (2010) General stabilizing effects of plant diversity on grassland productivity through population asynchrony and overyielding. *Ecology*, **91**, 2213-2220.

van Hees, A. F. M. (1997) Growth and morphology of pedunculate oak (*Quercus robur* L) and beech (*Fagus sylvatica* L) seedlings in relation to shading and drought. *Annales Des Sciences Forestieres*, **54**, 9-18.

van der Heijden, M. G. A., Klironomos, J. N., Ursic, M., Moutoglis, P., Streitwolf-Engel, R., Boller, T., Wiemken, A. & Sanders, I. R. (1998) Mycorrhizal fungal diversity determines plant biodiversity, ecosystem variability and productivity. *Nature*, **396**, 69-72.

van der Heijden, M. G. A. & Sanders, I. R. (2003) *Mycorrhizal Ecology*. Springer, Berlin.

Hein, S., Collet, C., Ammer, C., Le Goff, N., Skovsgaard, J. P. & Savill, P. (2009) A review of growth and stand dynamics of *Acer pseudoplatanus* L. in Europe: implications for silviculture. *Forestry*, **82**, 361-385.

Hemery, G. E. (2008) Forest management and silvicultural responses to projected climate change impacts on European broadleaved trees and forests. *International Forestry Review*, **10**, 591-607.

Hodge, A. (2017) Accessibility of Inorganic and Organic Nutrients for Mycorrhizas. *Mycorrhizal Mediation of Soil : Fertility, Structure and Carbon Storage* (eds N. C. Johnson, C. Gehring & J. Jansa), pp. 129-148. Elsevier, Paris.

Hoekstra, N. J., Finn, J. A., Hofer, D. & Lüscher, A. (2014) The effect of drought and interspecific interactions on depth of water uptake in deep- and shallow-rooting grassland species as determined by $\delta^{18}\text{O}$ natural abundance. *Biogeosciences*, **11**, 4493-4506.

Hooper, D. U., Chapin, F. S., Ewel, J. J., Hector, A., Inchausti, P., Lavorel, S., Lawton, J. H., Lodge, D. M., Loreau, M., Naeem, S., et al. (2005) Effects of biodiversity on ecosystem functioning: A consensus of current knowledge. *Ecological Monographs*, **75**, 3-35.

Hsiao, T. C. (1973) Plant Responses to Water Stress. *Annual Review of Plant Physiology and Plant Molecular Biology*, **24**, 519-570.

Huston, M. A. (1997) Hidden treatments in ecological experiments: Re-evaluating the ecosystem function of biodiversity. *Oecologia*, **110**, 449-460.

Hutchings, M. J. & John, E. A. (2003) Distribution of Roots in Soil, and Root Foraging Activity. *Root Ecology* (eds H. de Kroon & E. J. W. Visser), pp. 33-60. Springer, Heidelberg.

Inderjit & Weston, L. A. (2003) Root Exudates: an Overview. *Root Ecology* (eds H. de Kroon & E. J. W. Visser), pp. 235-256. Springer, Heidelberg.

IPCC (2013) *Climate Change 2013: The Physical Science Basis*. Cambridge, UK and New York, NY, USA.

Ishida, T. A., Nara, K. & Hogetsu, T. (2007) Host effects on ectomycorrhizal fungal communities: insight from eight host species in mixed conifer-broadleaf forests. *New Phytologist*, **174**, 430-440.

- Ives, A. R., Klug, J. L. & Gross, K. (2000) Stability and species richness in complex communities. *Ecology Letters*, **3**, 399-411.
- Jackson, P. C., Cavelier, J., Goldstein, G., Meinzer, F. C. & Holbrook, N. M. (1995) Partitioning of Water-Resources among Plants of a Lowland Tropical Forest. *Oecologia*, **101**, 197-203.
- Jacob, A. & Leuschner, C. (2015) Complementarity in the use of nitrogen forms in a temperate broad-leaved mixed forest. *Plant Ecology & Diversity*, **8**, 243-258.
- Jactel, H. & Brockerhoff, E. G. (2007) Tree diversity reduces herbivory by forest insects. *Ecology Letters*, **10**, 835-848.
- Jayne, B. & Quigley, M. (2014) Influence of arbuscular mycorrhiza on growth and reproductive response of plants under water deficit: a meta-analysis. *Mycorrhiza*, **24**, 109-119.
- Johnson, N. C., Gehring, C. A. & Jansa, J. (2017) *Mycorrhizal Mediation of Soil : Fertility, Structure and Carbon Storage*. Elsevier, Paris.
- Jose, S., Williams, R. & Zamora, D. (2006) Belowground ecological interactions in mixed-species forest plantations. *Forest Ecology and Management*, **233**, 231-239.
- Kellman, M. & Kading, M. (1992) Facilitation of Tree Seedling Establishment in a Sand Dune Succession. *Journal of Vegetation Science*, **3**, 679-688.
- Kelty, M. J. (1992) Comparative productivity of monocultures and mixed-species stands. *The Ecology and Silviculture of Mixed-Species Forest-s* (eds M. J. Kelty, B. C. Larson & C. D. Olivier), pp. 125-141. Kluwer Academic Publishers, Boston.
- Kelty, M. J. & Cameron, I. R. (1995) Plot designs for the analysis of species interactions in mixed stands. *Commonwealth Forestry Review*, **74**, 322-332.
- Kelty, M. J. (2006) The role of species mixtures in plantation forestry. *Forest Ecology and Management*, **233**, 195-204.
- Kernaghan, G., Widden, P., Bergeron, Y., Legare, S. & Pare, D. (2003) Biotic and abiotic factors affecting ectomycorrhizal diversity in boreal mixed-woods. *Oikos*, **102**, 497-504.
- Kiaer, L. P., Weisbach, A. N. & Weiner, J. (2013) Root and shoot competition: a meta-analysis. *Journal of Ecology*, **101**, 1298-1312.
- Klein, T., Siegwolf, R. T. W. & Korner, C. (2016) Belowground carbon trade among tall trees in a temperate forest. *Science*, **352**, 342-344.
- Knoke, T., Ammer, C., Stimm, B. & Mosandl, R. (2008) Admixing broadleaved to coniferous tree species: a review on yield, ecological stability and economics. *European Journal of Forest Research*, **127**, 89-101.
- Koeble, R. & Seufert, G. (2001) Novel Maps for Forest Tree Species in Europe. Proc. 8th Eur. Symp. on the physiochemical behavior of air pollutants: "a changing atmosphere". Torino, Italy.
- Koide, R. T. (2000) Functional complementarity in the arbuscular mycorrhizal symbiosis. *New Phytologist*, **147**, 233-235.
- de Kroon, H., Mommer, L. & Nishiwaki, A. (2003) Root Competition: Towards a mechanistic understanding. *Root Ecology* (eds H. De Kroon & E. J. W. Visser), pp. 215-234. Springer, Germany.
- Kulmatiski, A. & Beard, K. H. (2013) Root niche partitioning among grasses, saplings, and trees measured using a tracer technique. *Oecologia*, **171**, 25-37.
- Laclau, J. P., Nouvellon, Y., Reine, C., Goncalves, J. L. D., Krushe, A. V., Jourdan, C., le Maire, G. & Bouillet, J. P. (2013) Mixing Eucalyptus and Acacia trees leads to fine root over-yielding and vertical segregation between species. *Oecologia*, **172**, 903-913.

- Laliberté, E. (2017) Below-ground frontiers in trait-based plant ecology. *New Phytologist*, **213**, 1597-1603.
- Lang, C., Seven, J. & Polle, A. (2011) Host preferences and differential contributions of deciduous tree species shape mycorrhizal species richness in a mixed Central European forest. *Mycorrhiza*, **21**, 297-308.
- Larcher, W. (2003) *Plant Physiological Ecology*. Springer-Verlag, Heidelberg.
- Lebourgeois, F., Gomez, N., Pinto, P. & Merian, P. (2013) Mixed stands reduce *Abies alba* tree-ring sensitivity to summer drought in the Vosges mountains, western Europe. *Forest Ecology and Management*, **303**, 61-71.
- Lehto, T. & Zwiazek, J. J. (2011) Ectomycorrhizas and water relations of trees: a review. *Mycorrhiza*, **21**, 71-90.
- Lei, P. & Bauhus, J. (2010) Use of near-infrared reflectance spectroscopy to predict species composition in tree fine-root mixtures. *Plant and Soil*, **333**, 93-103.
- Li, L., Li, S. M., Sun, J. H., Zhou, L. L., Bao, X. G., Zhang, H. G. & Zhang, F. S. (2007) Diversity enhances agricultural productivity via rhizosphere phosphorus facilitation on phosphorus-deficient soils. *Proceedings of the National Academy of Sciences of the United States of America*, **104**, 11192-11196.
- Liang, J. J., Crowther, T. W., Picard, N., Wiser, S., Zhou, M., Alberti, G., Schulze, E. D., McGuire, A. D., Bozzato, F., Pretzsch, H., et al. (2016) Positive biodiversity-productivity relationship predominant in global forests. *Science*, **354**, 196-+.
- Loreau, M. & Hector, A. (2001) Partitioning selection and complementarity in biodiversity experiments. *Nature*, **412**, 72-76.
- Lu, H. C., Mohren, G. M. J., den Ouden, J., Goudiaby, V. & Sterck, F. J. (2016) Overyielding of temperate mixed forests occurs in evergreen-deciduous but not in deciduous-deciduous species mixtures over time in the Netherlands. *Forest Ecology and Management*, **376**, 321-332.
- Ludwig, F., Dawson, T. E., Prins, H. H. T., Berendse, F. & de Kroon, H. (2004) Below-ground competition between trees and grasses may overwhelm the facilitative effects of hydraulic lift. *Ecology Letters*, **7**, 623-631.
- Lunghini, D., Granito, V. M., Di Lonardo, D. P., Maggi, O. & Persiani, A. M. (2013) Fungal diversity of saprotrophic litter fungi in a Mediterranean maquis environment. *Mycologia*, **105**, 1499-1515.
- Ma, Z. L. & Chen, H. Y. H. (2016) Effects of species diversity on fine root productivity in diverse ecosystems: a global meta-analysis. *Global Ecology and Biogeography*, **25**, 1387-1396.
- Maestre, F. T. & Cortina, J. (2004) Do positive interactions increase with abiotic stress? - A test from a semi-arid steppe. *Proceedings of the Royal Society B-Biological Sciences*, **271**, S331-S333.
- Maestre, F. T., Valladares, F. & Reynolds, J. F. (2005) Is the change of plant-plant interactions with abiotic stress predictable? A meta-analysis of field results in arid environments. *Journal of Ecology*, **93**, 748-757.
- McCormack, M. L., Dickie, I. A., Eissenstat, D. M., Fahey, T. J., Fernandez, C. W., Guo, D. L., Helmisaari, H. S., Hobbie, E. A., Iversen, C. M., Jackson, R. B., et al. (2015) Redefining fine roots improves understanding of below-ground contributions to terrestrial biosphere processes. *New Phytologist*, **207**, 505-518.
- Meier, I. C. & Leuschner, C. (2010) Variation of soil and biomass carbon pools in beech forests across a precipitation gradient. *Global Change Biology*, **16**, 1035-1045.

- Meinen, C., Hertel, D. & Leuschner, C. (2009a) Biomass and morphology of fine roots in temperate broad-leaved forests differing in tree species diversity: is there evidence of below-ground overyielding? *Oecologia*, **161**, 99-111.
- Meinen, C., Leuschner, C., Ryan, N. T. & Hertel, D. (2009b) No evidence of spatial root system segregation and elevated fine root biomass in multi-species temperate broad-leaved forests. *Trees-Structure and Function*, **23**, 941-950.
- Meissner, M., Kohler, M., Schwendenmann, L. & Holscher, D. (2012) Partitioning of soil water among canopy trees during a soil desiccation period in a temperate mixed forest. *Biogeosciences*, **9**, 3465-3474.
- Merlin, M., Perot, T., Perret, S., Korboulewsky, N. & Vallet, P. (2015) Effects of stand composition and tree size on resistance and resilience to drought in sessile oak and Scots pine. *Forest Ecology and Management*, **339**, 22-33.
- Moelder, I. & Leuschner, C. (2014) European beech grows better and is less drought sensitive in mixed than in pure stands: tree neighbourhood effects on radial increment. *Trees-Structure and Function*, **28**, 777-792.
- Mohan, J. E., Cowden, C. C., Baas, P., Dawadi, A., Frankson, P. T., Helmick, K., Hughes, E., Khan, S., Lang, A., Machmuller, M., Taylor, M. & Witt, C. A. (2014) Mycorrhizal fungi mediation of terrestrial ecosystem responses to global change: mini-review. *Fungal Ecology*, **10**, 3-19.
- Morin, X., Fahse, L., Scherer-Lorenzen, M. & Bugmann, H. (2011) Tree species richness promotes productivity in temperate forests through strong complementarity between species. *Ecology Letters*, **14**, 1211-1219.
- Morin, X., Fahse, L., de Mazancourt, C., Scherer-Lorenzen, M. & Bugmann, H. (2014) Temporal stability in forest productivity increases with tree diversity due to asynchrony in species dynamics. *Ecology Letters*, **17**, 1526-1535.
- Morneau, F., Duprez, C. & Hervé, J.-C. (2008) Les forêts mélangées en France métropolitaine. Caractérisation à partir des résultats de l'inventaire forestier national. *La Revue Forestière Française*, **60**, 107-120.
- Nguyen, H., Herbohn, J., Firn, J. & Lamb, D. (2012) Biodiversity-productivity relationships in small-scale mixed-species plantations using native species in Leyte province, Philippines. *Forest Ecology and Management*, **274**, 81-90.
- Nguyen, N. H., Williams, L. J., Vincent, J. B., Stefanski, A., Cavender-Bares, J., Messier, C., Paquette, A., Gravel, D., Reich, P. B. & Kennedy, P. C. (2016) Ectomycorrhizal fungal diversity and saprotrophic fungal diversity are linked to different tree community attributes in a field-based tree experiment. *Molecular Ecology*, **25**, 4032-4046.
- Orth, R., Zscheischler, J. & Seneviratne, S. I. (2016) Record dry summer in 2015 challenges precipitation projections in Central Europe. *Scientific Reports*, **6**.
- Ostonen, I., Puttsepp, U., Biel, C., Alberton, O., Bakker, M. R., Lohmus, K., Majdi, H., Metcalfe, D., Olsthoorn, A. F. M., Pronk, A., Vanguelova, E., Weih, M. & Brunner, I. (2007) Specific root length as an indicator of environmental change. *Plant Biosystems*, **141**, 426-442.
- Packham, J. R., Thomas, P. A., Atkinson, M. D. & Degen, T. (2012) Biological Flora of the British Isles: *Fagus sylvatica*. *Journal of Ecology*, **100**, 1557-1608.
- Paquette, A. & Messier, C. (2011) The effect of biodiversity on tree productivity: from temperate to boreal forests. *Global Ecology and Biogeography*, **20**, 170-180.
- Passioura, J. B. (1996) Drought and drought tolerance. *Plant Growth Regulation*, **20**, 79-83.

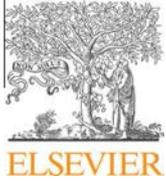
- Pedro, M. S., Rammer, W. & Seidl, R. (2015) Tree species diversity mitigates disturbance impacts on the forest carbon cycle. *Oecologia*, **177**, 619-630.
- van de Peer, T., Verheyen, K., Baeten, L., Ponette, Q. & Muys, B. (2016) Biodiversity as insurance for sapling survival in experimental tree plantations. *Journal of Applied Ecology*, **53**, 1777-1786.
- Penuelas, J. & Boada, M. (2003) A global change-induced biome shift in the Montseny mountains (NE Spain). *Global Change Biology*, **9**, 131-140.
- Perez-Harguindeguy, N., Diaz, S., Garnier, E., Lavorel, S., Poorter, H., Jaureguiberry, P., Bret-Harte, M. S., Cornwell, W. K., Craine, J. M., Gurrich, D. E., et al. (2013) New handbook for standardised measurement of plant functional traits worldwide. *Australian Journal of Botany*, **61**, 167-234.
- Pickles, B. J. & Simard, S. W. (2017) Chapter 18 - Mycorrhizal Networks and Forest Resilience to Drought. *Mycorrhizal Mediation of Soil* pp. 319-339. Elsevier.
- Piovesan, G., Biondi, F., Di Filippo, A., Alessandrini, A. & Maugeri, M. (2008) Drought-driven growth reduction in old beech (*Fagus sylvatica* L.) forests of the central Apennines, Italy. *Global Change Biology*, **14**, 1265-1281.
- van der Plas, F., Manning, P., Soliveres, S., Allan, E., Scherer-Lorenzen, M., Verheyen, K., Wirth, C., Zavala, M. A., Ampoorter, E., Baeten, L., et al. (2016) Biotic homogenization can decrease landscape-scale forest multifunctionality. *Proceedings of the National Academy of Sciences of the United States of America*, **113**, 3557-3562.
- Potter, K. M. & Woodall, C. W. (2014) Does biodiversity make a difference? Relationships between species richness, evolutionary diversity, and aboveground live tree biomass across US forests. *Forest Ecology and Management*, **321**, 117-129.
- Pretzsch, H. & Schütze, G. (2009) Transgressive overyielding in mixed compared with pure stands of Norway spruce and European beech in Central Europe: evidence on stand level and explanation on individual tree level. *European Journal of Forest Research*, **128**, 183-204.
- Pretzsch, H., Block, J., Dieler, J., Dong, P. H., Kohnle, U., Nagel, J., Spellmann, H. & Zingg, A. (2010) Comparison between the productivity of pure and mixed stands of Norway spruce and European beech along an ecological gradient. *Annals of Forest Science*, **67**.
- Pretzsch, H., Bielak, K., Block, J., Bruchwald, A., Dieler, J., Ehrhart, H. P., Kohnle, U., Nagel, J., Spellmann, H., Zasada, M. & Zingg, A. (2013a) Productivity of mixed versus pure stands of oak (*Quercus petraea* (Matt.) Liebl. and *Quercus robur* L.) and European beech (*Fagus sylvatica* L.) along an ecological gradient. *European Journal of Forest Research*, **132**, 263-280.
- Pretzsch, H., Schütze, G. & Uhl, E. (2013b) Resistance of European tree species to drought stress in mixed versus pure forests: evidence of stress release by inter-specific facilitation. *Plant Biology*, **15**, 483-495.
- Pretzsch, H., Rotzer, T., Matyssek, R., Grams, T. E. E., Haberle, K. H., Pritsch, K., Kerner, R. & Munch, J. C. (2014) Mixed Norway spruce (*Picea abies* L. Karst) and European beech (*Fagus sylvatica* L.) stands under drought: from reaction pattern to mechanism. *Trees-Structure and Function*, **28**, 1305-1321.
- Pretzsch, H., del Rio, M., Ammer, C., Avdagic, A., Barbeito, I., Bielak, K., Brazaitis, G., Coll, L., Dirnberger, G., Drossler, et al. (2015) Growth and yield of mixed versus pure stands of Scots pine (*Pinus sylvestris* L.) and European beech (*Fagus sylvatica* L.) analysed along a productivity gradient through Europe. *European Journal of Forest Research*, **134**, 927-947.
- Prévosto, B. (2005) Les indices de compétition en foresterie : exemples d'utilisation, intérêts et limites. *La Revue Forestière Française*, **57**, 413-430.

- Prieto, I., Roldan, A., Huygens, D., Alguacil, M. D., Navarro-Cano, J. A. & Querejeta, J. I. (2016) Species-specific roles of ectomycorrhizal fungi in facilitating interplant transfer of hydraulically redistributed water between *Pinus halepensis* saplings and seedlings. *Plant and Soil*, **406**, 15-27.
- Priyadarshini, K. V. R., Prins, H. H. T., de Bie, S., Heitkonig, I. M. A., Woodborne, S., Gort, G., Kirkman, K., Ludwig, F., Dawson, T. E. & de Kroon, H. (2016) Seasonality of hydraulic redistribution by trees to grasses and changes in their water-source use that change tree-grass interactions. *Ecohydrology*, **9**, 218-228.
- Proceedings, E. F. I. (2000) Spruce monocultures in Central Europe-problems and prospects. (eds E. Klimo, H. H. & J. Kulhavy), pp. 228 pp. European Forest Institute.
- R Development Core Team, 2016. R: A Language and Environment for Statistical Computing. R Foundation for Statistical Computing, Vienna, Austria
- Rajaniemi, T. K. (2003) Evidence for size asymmetry of belowground competition. *Basic and Applied Ecology*, **4**, 239-247.
- Reich, P. B., Tjoelker, M. G., Walters, M. B., Vanderklein, D. W. & Bushena, C. (1998) Close association of RGR, leaf and root morphology, seed mass and shade tolerance in seedlings of nine boreal tree species grown in high and low light. *Functional Ecology*, **12**, 327-338.
- Rewald, B. & Leuschner, C. (2009a) Belowground competition in a broad-leaved temperate mixed forest: pattern analysis and experiments in a four-species stand. *European Journal of Forest Research*, **128**, 387-398.
- Rewald, B. & Leuschner, C. (2009b) Does root competition asymmetry increase with water availability? *Plant Ecology & Diversity*, **2**, 255-264.
- Rewald, B., Meinen, C., Trockenbrodt, M., Ephrath, J. E. & Rachmilevitch, S. (2012) Root taxa identification in plant mixtures - current techniques and future challenges. *Plant and Soil*, **359**, 165-182.
- Rewald, B. & Meinen, C. (2013) Plant roots and spectroscopic methods - analyzing species, biomass, and vitality. *Frontiers in Plant Science*, **4**.
- Richards, A. E., Forrester, D. I., Bauhus, J. & Scherer-Lorenzen, M. (2010) The influence of mixed tree plantations on the nutrition of individual species: a review. *Tree Physiology*, **30**, 1192-1208.
- del Rio, M. & Sterba, H. (2009) Comparing volume growth in pure and mixed stands of *Pinus sylvestris* and *Quercus pyrenaica*. *Annals of Forest Science*, **66**.
- del Rio, M., Schutze, G. & Pretzsch, H. (2014) Temporal variation of competition and facilitation in mixed species forests in Central Europe. *Plant Biology*, **16**, 166-176.
- Roger, J.-M. & Ecartot, M. (2016a) Grain 5 : Prétraitements 1. *CheMOOCs*.
- Roger, J.-M. & Ecartot, M. (2016b) Grain 10 : Prétraitements 2. *CheMOOCs*.
- Romero-Saltos, H., Sternberg, L., Moreira, M. Z. & Nepstad, D. C. (2005) Rainfall exclusion in an eastern amazonian forest alters soil water movement and depth of water uptake. *American Journal of Botany*, **92**, 443-455.
- Roumet, C., Picon-Cochard, C., Dawson, L. A., Joffre, R., Mayes, R., Blanchard, A. & Brewer, M. J. (2006) Quantifying species composition in root mixtures using two methods: near-infrared reflectance spectroscopy and plant wax markers. *New Phytologist*, **170**, 631-638.
- Sapijanskas, J., Paquette, A., Potvin, C., Kunert, N. & Loreau, M. (2014) Tropical tree diversity enhances light capture through crown plasticity and spatial and temporal niche differences. *Ecology*, **95**, 2479-2492.

- Savitsky, A. & Golay, M. (1964) Smoothing and differentiation of data by simplified least square procedures. *Analytical Chemistry*, **36**, 1627-1639.
- Schall, P., Loedige, C., Beck, M. & Ammer, C. (2012) Biomass allocation to roots and shoots is more sensitive to shade and drought in European beech than in Norway spruce seedlings. *Forest Ecology and Management*, **266**, 246-253.
- Schelhaas, M. J., Nabuurs, G. J. & Schuck, A. (2003) Natural disturbances in the European forests in the 19th and 20th centuries. *Global Change Biology*, **9**, 1620-1633.
- Schenk, H. J. & Jackson, R. B. (2002) The global biogeography of roots. *Ecological Monographs*, **72**, 311-328.
- Schenk, H. J. (2006) Root competition: beyond resource depletion. *Journal of Ecology*, **94**, 725-739.
- Scherer-Lorenzen, M. (2014) The functional role of biodiversity in the context of climate change. *Forests and Global Change* (eds D. A. Coomes, D. F. R. P. Burslem & W. D. Simonson), pp. 195-237. Cambridge University Press, New York.
- Schmid, I. (2002) The influence of soil type and interspecific competition on the fine root system of Norway spruce and European beech. *Basic and Applied Ecology*, **3**, 339-346.
- Schmid, I. & Kazda, M. (2002) Root distribution of Norway spruce in monospecific and mixed stands on different soils. *Forest Ecology and Management*, **159**, 37-47.
- Schwendenmann, L., Pendall, E., Sanchez-Bragado, R., Kunert, N. & Holscher, D. (2015) Tree water uptake in a tropical plantation varying in tree diversity: interspecific differences, seasonal shifts and complementarity. *Ecohydrology*, **8**, 1-12.
- Seidl, R., Schelhaas, M. J. & Lexer, M. J. (2011) Unraveling the drivers of intensifying forest disturbance regimes in Europe. *Global Change Biology*, **17**, 2842-2852.
- Setiawan, N. N., Vanhellefont, M., Baeten, L., Van de Peer, T., Ampoorter, E., Ponette, Q. & Verheyen, K. (2017) Local neighbourhood effects on sapling growth in a young experimental forest. *Forest Ecology and Management*, **384**, 424-443.
- Sharp, R. E. & Davies, W. J. (1985) Root-growth and water-uptake by maize plants in drying soil. *Journal of Experimental Botany*, **36**, 1441-1456.
- Slazak, A., Freese, D., Matos, E. D. & Huttli, R. F. (2010) Soil organic phosphorus fraction in pine-oak forest stands in Northeastern Germany. *Geoderma*, **158**, 156-162.
- Sohn, J. A., Saha, S. & Bauhus, J. (2016) Potential of forest thinning to mitigate drought stress: A meta-analysis. *Forest Ecology and Management*, **380**, 261-273.
- Sperry, J.S., Hacke, U.G., Oren, R. & Comstock, J.P. (2002) Water deficits and hydraulic limits to leaf water supply. *Plant Cell and Environment*, **25**, 251-263.
- Spiecker, H. (2003) Silvicultural management in maintaining biodiversity and resistance of forests in Europe-temperate zone. *Journal of Environmental Management*, **67**, 55-65.
- Stahl, C., Herault, B., Rossi, V., Burban, B., Brechet, C. & Bonal, D. (2013) Depth of soil water uptake by tropical rainforest trees during dry periods: does tree dimension matter? *Oecologia*, **173**, 1191-1201.
- Steudel, B., Hector, A., Friedl, T., Loeferke, C., Lorenz, M., Wesche, M. & Kessler, M. (2012) Biodiversity effects on ecosystem functioning change along environmental stress gradients. *Ecology Letters*, **15**, 1397-1405.
- Takahashi, K. & Kamitani, T. (2004) Effect of dispersal capacity on forest plant migration at a landscape scale. *Journal of Ecology*, **92**, 778-785.

- Tarroux, E. & DesRochers, A. (2011) Effect of Natural Root Grafting on Growth Response of Jack Pine (*Pinus banksiana*; *Pinaceae*). *American Journal of Botany*, **98**, 967-974.
- Tarroux, E., DesRochers, A. & Tremblay, F. (2014) Molecular analysis of natural root grafting in jack pine (*Pinus banksiana*) trees: how does genetic proximity influence anastomosis occurrence? *Tree Genetics & Genomes*, **10**, 667-677.
- Thomas, P. A. & Packham, J. R. (2007) *Ecology of woodlands and forests - description, dynamics and diversity*. Cambridge University Press, Cambridge.
- Tilman, D. (1996) Biodiversity: Population versus ecosystem stability. *Ecology*, **77**, 350-363.
- Tilman, D. & Downing, J. A. (1994) Biodiversity and stability in grasslands. *Nature*, **367**, 363-365.
- Tilman, D., Lehman, C. L. & Thomson, K. T. (1997) Plant diversity and ecosystem productivity: Theoretical considerations. *Proceedings of the National Academy of Sciences of the United States of America*, **94**, 1857-1861.
- Tong, J., Xiang, W., Lei, P., Liu, J., Tian, D., Deng, X., Fang, X. & Peng, C. (2016) Prediction of tree species composition in fine root mixed samples using near-infrared reflectance spectroscopy. *Plant Biosystems*, **150**, 412-419.
- Trenbath, B. R. (1974) Biomass Productivity of Mixtures. *Advances in Agronomy* (ed N. C. Brady), pp. 177-210. Academic Press.
- Turner, N.C. (2017) Turgor maintenance by osmotic adjustment, an adaptive mechanism for coping with plant water deficits. *Plant Cell and Environment*, **40**, 1-3.
- Vanclay, J. K. (2006) Experiment designs to evaluate inter- and intra-specific interactions in mixed plantings of forest trees. *Forest Ecology and Management*, **233**, 366-374.
- Vila, M., Vayreda, J., Gracia, C. & Ibanez, J. J. (2003) Does tree diversity increase wood production in pine forests? *Oecologia*, **135**, 299-303.
- Wagg, C., Jansa, J., Schmid, B. & van der Heijden, M. G. A. (2011a) Belowground biodiversity effects of plant symbionts support aboveground productivity. *Ecology Letters*, **14**, 1001-1009.
- Wagg, C., Jansa, J., Stadler, M., Schmid, B. & van der Heijden, M. G. A. (2011b) Mycorrhizal fungal identity and diversity relaxes plant-plant competition. *Ecology*, **92**, 1303-1313.
- Wagg, C., Bender, S. F., Widmer, F. & van der Heijden, M. G. A. (2014) Soil biodiversity and soil community composition determine ecosystem multifunctionality. *Proceedings of the National Academy of Sciences of the United States of America*, **111**, 5266-5270.
- Wang, J., Zhang, C. B., Chen, T. & Li, W. H. (2013) From selection to complementarity: the shift along the abiotic stress gradient in a controlled biodiversity experiment. *Oecologia*, **171**, 227-235.
- Ward, D., Wiegand, K. & Getzin, S. (2013) Walter's two-layer hypothesis revisited: back to the roots! *Oecologia*, **172**, 617-630.
- Waring, R. H. & Schlesinger, W. H. (1985) *Forests ecosystems: concepts and managements*. Academic press, New York.
- Warren, J. M., Brooks, J. R., Meinzer, F. C. & Eberhart, J. L. (2008) Hydraulic redistribution of water from *Pinus ponderosa* trees to seedlings: evidence for an ectomycorrhizal pathway. *New Phytologist*, **178**, 382-394.
- Weemstra, M., Mommer, L., Visser, E. J. W., van Ruijven, J., Kuyper, T. W., Mohren, G. M. J. & Sterck, F. J. (2016) Towards a multidimensional root trait framework: a tree root review. *New Phytologist*, **211**, 1159-1169.

- West, A. G., Patrickson, S. J. & Ehleringer, J. R. (2006) Water extraction times for plant and soil materials used in stable isotope analysis. *Rapid Communications in Mass Spectrometry*, **20**, 1317-1321.
- Wilson, J. B. (1988) Shoot Competition and Root Competition. *Journal of Applied Ecology*, **25**, 279-296.
- Wu, Q. S., Srivastava, A. K. & Zou, Y. N. (2013) AMF-induced tolerance to drought stress in citrus: A review. *Scientia Horticulturae*, **164**, 77-87.
- Yachi, S. & Loreau, M. (1999) Biodiversity and ecosystem productivity in a fluctuating environment: The insurance hypothesis. *Proceedings of the National Academy of Sciences of the United States of America*, **96**, 1463-1468.
- Yang, B., Wen, X. F. & Sun, X. M. (2015) Seasonal variations in depth of water uptake for a subtropical coniferous plantation subjected to drought in an East Asian monsoon region. *Agricultural and Forest Meteorology*, **201**, 218-228.
- Yang, H. S., Zhang, Q., Koide, R. T., Hoeksema, J. D., Tang, J. J., Bian, X. M., Hu, S. J. & Chen, X. (2017) Taxonomic resolution is a determinant of biodiversity effects in arbuscular mycorrhizal fungal communities. *Journal of Ecology*, **105**, 219-228.
- Zang, U., Goisser, M., Haeberle, K.-H., Matyssek, R., Matzner, E. & Borken, W. (2014) Effects of drought stress on photosynthesis, rhizosphere respiration, and fine-root characteristics of beech saplings: A rhizotron field study. *Journal of Plant Nutrition and Soil Science*, **177**, 168-177.
- Zapater, M., Breda, N., Bonal, D., Pardonnet, S. & Granier, A. (2013) Differential response to soil drought among co-occurring broad-leaved tree species growing in a 15-to 25-year-old mixed stand. *Annals of Forest Science*, **70**, 31-39.
- Zhang, Y., Chen, H. Y. H. & Reich, P. B. (2012) Forest productivity increases with evenness, species richness and trait variation: a global meta-analysis. *Journal of Ecology*, **100**, 742-749.
- Zhu, J.K. (2002) Salt and drought stress signal transduction in plants. *Annual Review of Plant Biology*, **53**, 247-273.



Interactive effects of competition and water availability on above- and below-ground growth and functional traits of European beech at juvenile level



Alexandre Fruleux, Damien Bonal^{*}, Marie-Béatrice Bogeat-Triboulot

INRA, Université de Lorraine, UMR EEF, 54280 Champenoux, France

ARTICLE INFO

Article history:

Received 18 July 2016

Received in revised form 21 September 2016

Accepted 22 September 2016

Keywords:

Mixed forest

Fagus sylvatica

Drought

Plant-plant interactions

Root development

ABSTRACT

European beech (*Fagus sylvatica*) is one of the most important commercial tree species in Europe. This species is known to suffer from strong intraspecific competition for above- and below-ground resources and recent studies suggest that mixing beech with other species enhances its growth. European Beech is also known to be very sensitive to drought and natural regeneration of this species is therefore threatened under expected climate change scenarios. Whether beech regeneration under future climate conditions could be favoured in mixed forests is still unknown. In the present study, we analysed how species interactions affect the response of beech seedlings to drought. We tested the followings hypotheses: (i) competitor presence and identity impact seedling performance, and (ii) water availability influences the strength and nature of the interactions. In a greenhouse pot experiment, beech seedlings were grown either alone or in the presence of one competitor seedling (beech, sessile oak, Scots pine). A drought treatment was applied to half of the pots and the other half was well-watered. After one growing season, the seedlings were harvested and above- and below-ground growth and functional traits were measured. Under well-watered conditions, functional traits and growth allocation favouring roots indicate that competition occurred mainly for soil resources. Specific fine root length as clearly altered by the presence of pine only, probably through allelopathy or soil acidification. Drought, however, had a strong impact on beech seedling performance whatever the treatment. Drought decreased the importance of negative interactions between seedlings and a positive interaction even occurred between beech and oak. Our results suggest that under the drier climatic conditions expected in the future, naturally regenerating European beech in mixtures with oak may be advantageous for beech seedling survival and growth. In contrast, favouring regeneration or developing plantations which include beech and pine seems less advantageous.

© 2016 Elsevier B.V. All rights reserved.

1. Introduction

The relationship between species diversity and plant community functions has been a hot topic in ecology for decades (Tilman et al., 2001; Hooper et al., 2005). Favouring highly diverse ecosystems has been deemed an interesting management strategy which could help to maintain high levels of ecosystem services in the context of climate change (Balvanera et al., 2006; Hector and Bagchi, 2007). However, existing studies on the relationships between species diversity and forest ecosystem functions have provided contrasting results. While some mixed forests were found to be more productive than monospecific ones (Zhang et al., 2012;

Brassard et al., 2013), other studies found no, or even negative effects of species diversity (Chen and Klinka, 2003; Vila et al., 2003; Meinen et al., 2009). Similarly, the influence of species diversity on forest ecosystem resistance to drought was found to be positive (Pretzsch et al., 2013; Grossiord et al., 2014b; Gazol and Camarero, 2016), neutral (Grossiord et al., 2014b; Merlin et al., 2015) or negative (Grossiord et al., 2014a; Jucker et al., 2014). These discrepancies indicate that various parameters (e.g. species characteristics, local habitat) influence biodiversity/forest-ecosystem-function relationships: further research is therefore needed to disentangle these influences and to better understand the above- and below-ground processes leading to observed effects.

Plants are competing for space and resources such as light, nutrients and water. Competition between conspecific individuals or individuals from functionally redundant species is assumed to

^{*} Corresponding author.

E-mail addresses: alexandre.fruleux@inra.fr (A. Fruleux), damiem.bonal@inra.fr (D. Bonal), marie-beatrice.bogeat@inra.fr (M.-B. Bogeat-Triboulot).

be strong because of ecological niche overlap (Diaz and Cabido, 2001; Hooper et al., 2005). Such competition generally has a negative impact on plant performance, inducing lower growth and/or higher mortality in plant communities. In species-diverse communities, where individuals are interacting mainly with functionally non-redundant neighbours, competition is thought to be weaker than in pure or functionally redundant communities (Loreau and Hector, 2001). Niche differentiation among species and the emergence of facilitative processes (usually grouped together under the term “complementarity effect”) should indeed positively impact community performance.

The role of environmental conditions in the relationship between species interactions and ecosystem functioning is still unclear and this hinders our ability to simulate the response of these ecosystems to environmental change. Drought episodes, whose frequency and severity are predicted to increase in the future in temperate areas (IPCC, 2013), severely affect plant survival and growth. How soil moisture impacts interactions among tree species is a crucial issue in mixed forests.

European beech (*Fagus sylvatica* L.) is the main broadleaved tree species in European forests; it is considered as a keystone species as it plays an important commercial and ecological role (Packham et al., 2012). In pure stands European beech is known to suffer from strong intraspecific competition and to be sensitive to pest and climate change hazards (Packham et al., 2012; Bosela et al., 2015). This species is very sensitive to drought and water limitation was proved to constrain its recruitment (Kunstler et al., 2007; Silva et al., 2012), thus being the most important limiting factor determining its geographical range (Packham et al., 2012). As higher growth rate and greater drought resistance of adult beech trees were found in mixtures (Condés and del Río, 2015; Pretzsch et al., 2013), it has been suggested that a strategy to promote beech regeneration in European forests could be to favour tree species diversity in order to alleviate intraspecific competition intensity. However we currently lack information about the combined effects of competition and water availability on beech performances at the juvenile stage.

In this study, we analysed how species interactions affect the response of beech juveniles to drought. Beech seedlings were grown in a semi-controlled experiment and submitted to competition from different neighbouring species under two differing soil water regimes. The competitor were either a conspecific, a sessile oak, or a scots pine as these three species present contrasting growth dynamics and functional characteristics. They are the most abundant species in European temperate forests and they can be found growing together in mixtures (Koeble and Seufert, 2001; Morneau et al., 2008). We characterized not only growth and leaf traits, but below-ground traits as well since root competition for resources has been found to be stronger than shoot competition (Wilson, 1988; Kiaer et al., 2013). We tested the following hypotheses: (1) both competitor presence and identity impact growth and functional traits of beech seedlings, and (2) the water regime alters the nature and the strength of the interactions between the competitors.

2. Materials and methods

2.1. Growth conditions

The experiment was established in mid-April 2015 in a greenhouse at INRA-Nancy (Champenois, France; 48°45'10.40"N, 6°20'24.67"E) and ended mid-September of the same year. The average length of daylight during the experiment was 14.3 ± 1.1 h. The fraction of light intercepted by the greenhouse structure was 40%. Maximum daily photosynthetic active radiation

varied between 400 and 950 $\mu\text{mol m}^{-2} \text{s}^{-1}$ (cloudy versus sunny days). Temperature was maintained in the range of 19–26 °C thanks to air conditioning. Air humidity varied between 55 and 85% (day/night) and was not controlled.

Planting pots were grey PVC cylinders of 0.02 m³ volume (height 80 cm, diameter 16 cm). They were covered with insulating reflective foil to prevent the soil from over-heating. The bottoms of the pots were pierced with several holes and contained 3 cm of gravel to prevent waterlogging. Pots were filled with a special substrate (70% fine sand, 30% flax compost mixed with 40 kg per m⁻³ of clay, Terreau Flore Bleue, France). A preliminary experiment showed that this substrate provides optimum conditions for root growth and permits easy cleaning and minimized root loss at harvest. The substrate surface was covered with a thin layer of white gravel to limit evaporation and soil heating. The pots were fertilized in May and July (100 ml of TOP-Fert 2, NPK: 10/10/10 + minerals and trace elements, Plantin, France). Pests were prevented by biological control (*Hypoaspis*, *Swirskii*, *Chrysopa*, *Californicus* and *Kraussei* systems; Biobest, Belgium).

2.2. Experimental design

We analysed the effect of four different competition treatments in interaction with two water regimes on target beech seedlings. The beech seedlings were grown either alone (no competition, “B”, 16 replicates), with one conspecific competitor (intraspecific competition, “BB”, 30 replicates) or with one allospecific competitor (interspecific competition): either sessile oak (*Quercus Petraea* (Matt.) Liebl, “BO”, 30 replicates) or Scots pine (*Pinus sylvestris* L., “BP”, 30 replicates) (Fig. A.1). Beech and oak are both broadleaf deciduous species with a heart-like root system though beech is a late-successional and oak a mid-successional species. Scots pine is a pioneer evergreen conifer with a plate-like root system (Köstler et al., 1968; Bugmann, 1996; Curt and Prevosto, 2003). Mature trees of these three species have different rooting depths in natural conditions (Zapater et al., 2013; Merlin et al., 2015). Ecologically, beech is shade tolerant and drought sensitive while sessile oak and Scots pine are light demanding and drought resistant (Bugmann, 1996; Packham et al., 2012; Merlin et al., 2015). Potential shading from neighbours on the target beech seedlings was avoided by appropriate pot spacing and orientation.

Water treatments were applied five weeks after plantlets/acorns had been planted, once the seedlings were well-installed. Half of the pots in each of the four competition treatments were kept well-watered while the other half was subjected to drought. Soil water content was gravimetrically controlled and maintained within the range of 17–25% (corresponding to 55–80% of relative extractable water, REW) in the well-watered treatment, and within the range of 6–8% (corresponding to 20–25% REW) in the drought treatment (Fig. 1). Vertical profiles of soil water content were determined at harvest with a time-domain reflectometer (Pico 32, Trime, UK). In the well-watered pots, REW was around 70% from the top to –50 cm and up to 100% at the bottom of the pots. In droughted pots, REW was below 24% over the whole depth, with a minimum of 10% at 40–50 cm.

2.3. Plant material

One-year-old beech seedlings (28–45 cm in height) and two-year-old Scots pine seedlings (24–41 cm in height) in root-plug format were purchased from a commercial nursery (Robin Pépinières, Saint-Laurent-du-Cros, France). For sessile oak, acorns with a North-Eastern provenance (National Forests Office, Sècherie de la Joux, France) were germinated in pots in early April, since we expected oak to grow faster in greenhouse conditions.

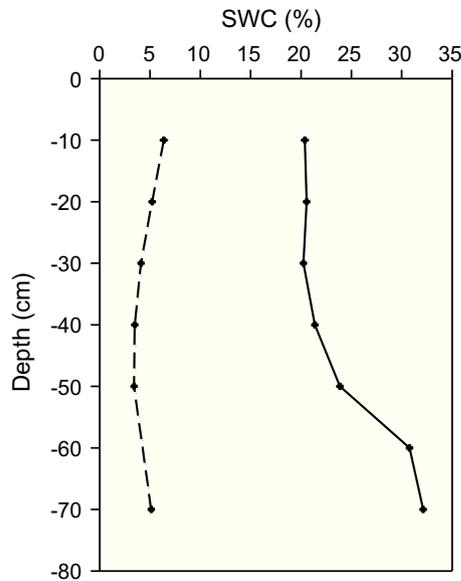


Fig. 1. Vertical profile of soil water content (SWC, %) at harvest in the well-watered (plain) and drought (dashed) treatments ($n = 53$ for each water treatment, mean \pm SE). The horizontal bars representing SE are not visible on the graph because the variability among pots was very small.

2.4. Foliar traits

Stomatal conductance for water vapour (G_s , $\text{mmol m}^{-2} \text{s}^{-1}$) was measured with a leaf porometer (SC-1 Decagon Devices, WA, USA) on the abaxial face of fully expanded leaves of target beech seedlings. Measurements were taken under stable, low vapour pressure deficit conditions (<2.0 kPa) between 9 h and 11 h (UTC, i.e. when the whole greenhouse was in sunlight and before the depression of G_s in response to vapour pressure deficit) (Lendzion and Leuschner 2008). At final harvest, leaf mass to area ratio (LMA, g m^{-2}) and leaf dry matter content (LDMC, g g^{-1}) on a sample of ten mature leaves were determined following Pérez-Harguindeguy et al.'s (2013) recommendations. Leaf carbon isotope composition ($\delta^{13}\text{C}$, ‰) and leaf nitrogen content (%) were measured on the same leaves. Analyses were performed at the INRA Nancy Technical Facility of Functional Ecology (OC 081) with an isotope ratio mass spectrophotometer (Delta S, Finnigan MAT, Bremen, Germany; standard error of $\delta^{13}\text{C}$ for repeated measurements of standards ± 0.2 ‰). Isotopic measurements are reported in the delta notation relative to the Vienna Pee Dee Belemnite standard. $\delta^{13}\text{C}$ was used as an estimate of intrinsic water-use efficiency (Perez-Harguindeguy et al., 2013). Finally, all remaining leaves and stems were harvested for biomass measurement.

2.5. Roots traits

At harvest, the whole soil column of each pot was carefully extracted and the substrate was blown away from the roots with pressurized air. The root system of individuals sharing the same pot was carefully untangled. Maximum root length (MRL, cm) was recorded before dividing each root system into six sections: from the collar to 20 cm deep (corresponding to root plug height), 20–30 cm, 30–40 cm, 40–50 cm, 50–60 cm, 60–70 cm. The roots were then gently washed in a sieve with tap water to remove any remaining substrate and were separated into two diameter classes, fine roots (≤ 2 mm) and coarse roots (> 2 mm). A one cm-long fragment of a fine, lignified root was collected from the 20–30 cm section and fixed for histological analysis. Representative root samples were collected from each target beech seedling

in the 20–30 cm and 40–50 cm sections and stored in tap water at 4 °C until they were scanned (Epson perfection v700; resolution 300 dpi). Their length was determined with the WinRHIZO software (v. Pro 2009c, Regent Instrumentals, Québec, Canada). The samples were then oven-dried at 40 °C for at least 72 h and weighed, and specific root length (SRL, m g^{-1}) was calculated as the ratio between length and dry mass. Root mass density (RMD, g dm^{-3} of soil) was determined for each section based on total root biomass. Gale and Grigal's (1987) widely used model was not suitable to describe the vertical distribution of the fine root density due to the small depth of the pots so a quadratic equation was derived from their concept, with a cumulative root fraction fixed at 0 at the soil surface and 1 at the bottom of the pots, as follows:

$$Y = \beta * d + \left(\frac{1-70 * \beta}{4900} \right) * d, \quad (1)$$

where Y is the cumulative root fraction from the surface to soil depth d (cm) and β the estimated parameter. β (no unit) was the single parameter in the model and was used as a descriptive variable of the vertical fine root distribution. β values ranged from 0 to 0.04, high values indicating a larger proportion of roots near the surface.

Near-Infrared spectroscopy (NIRS) was used to characterize the biochemical composition of the roots. Fine root samples from the 20–30 cm section were finely ground, placed in a ring cup containing approximately 1.0 g of powder, and analysed with a Vertex 70 spectrophotometer (Bruker Optics, Germany). The reflectance of the samples was measured in the infrared region at 2 cm^{-1} intervals between 9996 and 549 cm^{-1} (which corresponds to between 1000 and 18,215 nm). Data were transformed into their first derivative spectra in combination with a standard normal variate transformation (Davies, 2007). Only the most informative region of the spectra, i.e. between 5300 and 4500 cm^{-1} , was analysed.

Xylem anatomy was determined in the lignified fine roots ($0.8 < \text{diameter} < 1.4$ mm). The root segments were fixed in a phosphate-buffered saline solution containing 3.5% paraformaldehyde and 0.5% glutaraldehyde, and stored at 4 °C. The fixed samples were then rinsed with distilled water and dehydrated in a series of ethanol baths (25% and 50% for 2 h each; 70%, 95%, and 100% for 20 min each). The root segments were then embedded in paraffin. Cross sections of $5 \mu\text{m}$ were cut with a rotary microtome (Microm HM355S, Thermo Scientific) equipped with an N35 Feather blade (VWR). Sections were coloured with a mixture of alcian blue 8 GX 0.5% and safranin 1.0% and mounted with histolaque. Pictures of the cross-sections were taken with a digital camera (Sony XCD-U100CR) mounted on a light microscope (Zeiss AxiolmagerM2) and analysed with ImageJ (<http://rsb.info.nih.gov/ij/>) to determine anatomical features. After delimitation of the stele area, the vessels were semi-automatically identified and their mean diameter recorded. Theoretical vessel hydraulic conductance (K_h , $\text{m}^3 \text{s}^{-1} \text{MPa}^{-1}$) was estimated according to the Hagen-Poiseuille law (Tyree and Ewers 1991; Scholz et al. 2013):

$$K_h = \frac{\pi * Dv^4}{128 * \eta}, \quad (2)$$

where Dv is the vessel diameter and η is the viscosity index of water ($1.002 \times 10^{-9} \text{ MPa}$ at 20 °C). Vessel density was calculated as the ratio between the vessel number and the stele cross section area. Specific root hydraulic conductivity (K_s , $\text{m s}^{-1} \text{MPa}^{-1}$) was calculated as the ratio between the sum of the hydraulic conductance of all vessels and the stele cross section area.

2.6. Growth

Height (H, cm) and diameter at collar (D, mm) were measured at two dates (the start of the water treatment - May 27th, subscript ₁; the day just before the final harvest - September 10th, subscript ₂) and used to calculate height or diameter relative growth rate (RGR_H and RGR_D, mm m⁻¹ d⁻¹) over the period of treatment, as follows:

$$RGR = \frac{(\ln X_2 - \ln X_1)}{(t_2 - t_1)}, \quad (3)$$

where t is time and X is height or diameter.

The leaf, stem, coarse-root and fine-root biomass were determined for each seedling (targets and competitors) after oven-drying the material at 60 °C for 48 h. Root-to-shoot biomass ratio (R/S) and fine root-to-leaf biomass ratio (FR/L) of target seedlings were calculated based on biomass data.

2.7. Statistical analyses

All statistical analyses were performed with the R software (R Development Core Team 2015). β was determined by the 'nls' function and analysed as a quantitative variable. Competition effect was tested with a linear model ('lm' procedure) combined with a one-way ANOVA. Tukey contrasts ('glht' procedure, 'multcomp' package) were used for multiple comparisons among competition treatments. To disentangle the effects of species identity from those of competitor size, ANCOVA analyses were conducted with the competition treatment as the predictor variable and total dry biomass of the competitor as a co-variable. Depending on the data structure, pairwise comparisons between the well-watered and drought treatments were performed with Student's *t*-Test, Welch's *t*-Test or the Mann-Whitney test. To test homoscedasticity, Bartlett ('bartlett.test') or Levene tests ('leveneTest', 'car' package) were used depending on the structure of the data; to test for normality Shapiro-Wilk ('shapiro.test') tests were applied. The influence of water and competition treatments on infrared spectra was analysed through PERMANOVA analysis ('adonis', 'vegan' package). Principal Components Analysis (PCA) was also performed to derive explanatory variables ('ade4' package). In all the analyses, a block effect was included but was never significant. Significance level is $p < 0.05$ unless specified otherwise.

3. Results

3.1. Seedling performance before applying water treatments

Before the start of the water treatment, height, diameter and leaf mass-to-area ratio (LMA) of beech seedlings were similar among competition treatments (data not shown). Competition had however a significant effect on stomatal conductance (Gs): beech seedlings competing with a pine (BP) had significantly lower Gs (218 ± 21 mmol m⁻² s⁻¹) than beech seedlings competing with an oak (BO, 303 ± 13 mmol m⁻² s⁻¹) or with another beech (BB, 283 ± 23 mmol m⁻² s⁻¹). Beech seedlings growing alone had an intermediate Gs value (B, 263 ± 26 mmol m⁻² s⁻¹).

3.2. Effect of competition with a conspecific in well-watered conditions

The relative growth rates in height and diameter (RGR_H and RGR_D) of beech seedlings were significantly lower in BB (beech competing with another beech) than in B (beech growing alone) ($p < 0.01$, Table 1). Lower above-ground growth of beech was consistent with lower total, leaf and stem biomass, even though the difference was significant only for leaf biomass (Fig. 2, Table 1).

Fine root biomass and coarse root biomass were not significantly affected by the presence of a conspecific (Table 1). The root-to-shoot biomass ratio of beech seedlings in BB tended to be higher than in B and the fine root-to-leaf biomass ratio (FR/L) was significantly higher ($p < 0.01$, Fig. 2). Regarding foliar traits, Gs and leaf nitrogen content tended to be lower in BB for target beech seedlings (Fig. 3). Also in BB, LMA was significantly lower and leaf dry matter content higher ($p < 0.01$, Fig. 3). Leaf carbon isotope composition ($\delta^{13}\text{C}$) was not affected by the presence of a conspecific (Fig. 3), indicating similar intrinsic water use efficiency. Fine root distribution and specific root length (SRL) were also similar in the B and BB competition treatments (Figs. 4 and 5). The NIRS spectra showed no difference between the two treatments, indicating similar root biochemical composition (Fig. B.1). Meanwhile, maximum root length was shorter for beech seedlings growing alone ($p < 0.01$, Fig. 2) and root anatomy showed significant differences: roots of beech seedlings in BB had a lower vessel density but a higher mean vessel hydraulic conductance (Kh), the combination leading to higher (though not significantly) specific root hydraulic conductivity (Ks, Fig. 4).

3.3. Effect of competition with an allopecific in well-watered conditions

The growth and thus the size of competitors significantly differed among species (Fig. C.1). The total dry biomass of competing oak seedlings (18.8 ± 2.1 g) was more than twice as low as that of competing pine or beech seedlings (53.6 ± 3.0 g and 52.8 ± 3.9 g, respectively). Furthermore, the lack of difference in growth and functional traits between beech seedlings growing alone and beech seedlings growing with an oak suggests a low impact of competing oak on beech (Figs. 2–4, Table 1). Despite a large and common range in the total biomass of beech and pine competitors, size had no effect on the total dry biomass of the target beech seedlings (data not shown).

We also tested the effect of competitor identity on beech seedling traits in BB and BP. RGR_H, RGR_D, total biomass, biomass of the different compartments, SRL in the 40–50 cm deep section, and the foliar functional traits of target beech seedlings were not significantly different in BB and BP (Figs. 2–4, Table 1). In contrast, target beech SRL in the 20–30 cm deep section was significantly lower in BP than in BB (Fig. 4). The vertical distribution of fine roots was similar whatever the competitor identity (Fig. 5). Nevertheless, the maximum root length of beech seedlings tended to be longer in BB than in BP (92 ± 2 cm and 86 ± 2 cm, respectively, $p = 0.08$). Root anatomy showed a significantly higher Kh for beech seedlings in BB and their Ks was also higher, though the difference was not significant (Fig. 4). No significant difference in NIRS spectra was found (Fig. B.1), suggesting no differences in root biochemical composition.

3.4. Effect of drought on competition interactions

Drought induced significantly lower RGR_H, RGR_D, total biomass and compartment biomass for target beech seedlings (Fig. 2, Table 1). Root-to-shoot biomass ratio, however, was not significantly impacted by drought (Fig. 2). There was a trend toward higher FR/L in the drought than in the well-watered treatments, but it was significant only in B. Higher FR/L values were related to much lower leaf biomass (Table 1). Compared to the well-watered treatment, beech seedlings in the drought treatment had significantly higher $\delta^{13}\text{C}$ and, except for leaf nitrogen content, globally lower values for all the other foliar traits, even though values were not always significant for all the competition treatments (Fig. 2). SRL in the 20–30 cm deep section was not affected by drought in any competition treatment. However, SRL in the

Table 1

Coarse-root, fine-root, stem and leaf biomass, relative growth rate in height (RGR_H) and diameter (RGR_D) of target beech seedlings either grown alone (B), with another beech (BB), a pine (BP) or an oak (BO) in the well-watered and drought treatments (mean \pm SE). Different letters indicate significant differences between competition treatments within the well-watered and the drought treatments ($p < 0.05$). Asterisks indicate significant differences between the well-watered and the drought treatments within a competition treatment.

	Coarse root (g)	Fine root (g)	Stem (g)	Leaf (g)	RGR _H (mm m ⁻¹ d ⁻¹)	RGR _D (mm m ⁻¹ d ⁻¹)
<i>Well-watered</i>						
B	14.8 \pm 2.1 a	14.0 \pm 1.6 a	23.9 \pm 4.1 a	8.1 \pm 1.3 a	5.62 \pm 0.78 a	5.45 \pm 0.26 a
BB	13.2 \pm 1.4 a	13.3 \pm 1.1 a	15.2 \pm 1.3 a	4.4 \pm 0.5 b	1.40 \pm 0.54 c	4.18 \pm 0.20 bc
BP	14.1 \pm 1.2 a	12.0 \pm 0.9 a	16.1 \pm 2.8 a	4.4 \pm 0.6 b	2.60 \pm 0.82 bc	3.80 \pm 0.29 c
BO	16.1 \pm 1.5 a	16.0 \pm 1.3 a	21.3 \pm 2.0 a	7.1 \pm 0.7 a	4.14 \pm 0.67 ab	5.00 \pm 0.29 ab
<i>Drought</i>						
B	9.6 \pm 0.7 a*	8.7 \pm 0.8 a**	12.8 \pm 0.7 a**	2.7 \pm 0.3 a***	0.47 \pm 0.15 a***	2.76 \pm 0.21 ab***
BB	8.5 \pm 0.7 a*	8.3 \pm 0.9 a**	9.3 \pm 0.5 b***	2.8 \pm 0.3 a*	0.75 \pm 0.17 ab	2.40 \pm 0.14 b***
BP	8.3 \pm 0.8 a***	9.1 \pm 0.9 a*	9.3 \pm 0.6 b**	2.7 \pm 0.3 a ^o	0.59 \pm 0.14 a*	2.60 \pm 0.26 ab***
BO	10.0 \pm 0.6 a**	9.0 \pm 0.7 a***	11.3 \pm 0.7 ab***	3.4 \pm 0.3 a***	1.44 \pm 0.26 b**	3.05 \pm 0.26 a***

^o $p < 0.10$.
* $p < 0.05$.
** $p < 0.01$.
*** $p < 0.001$.

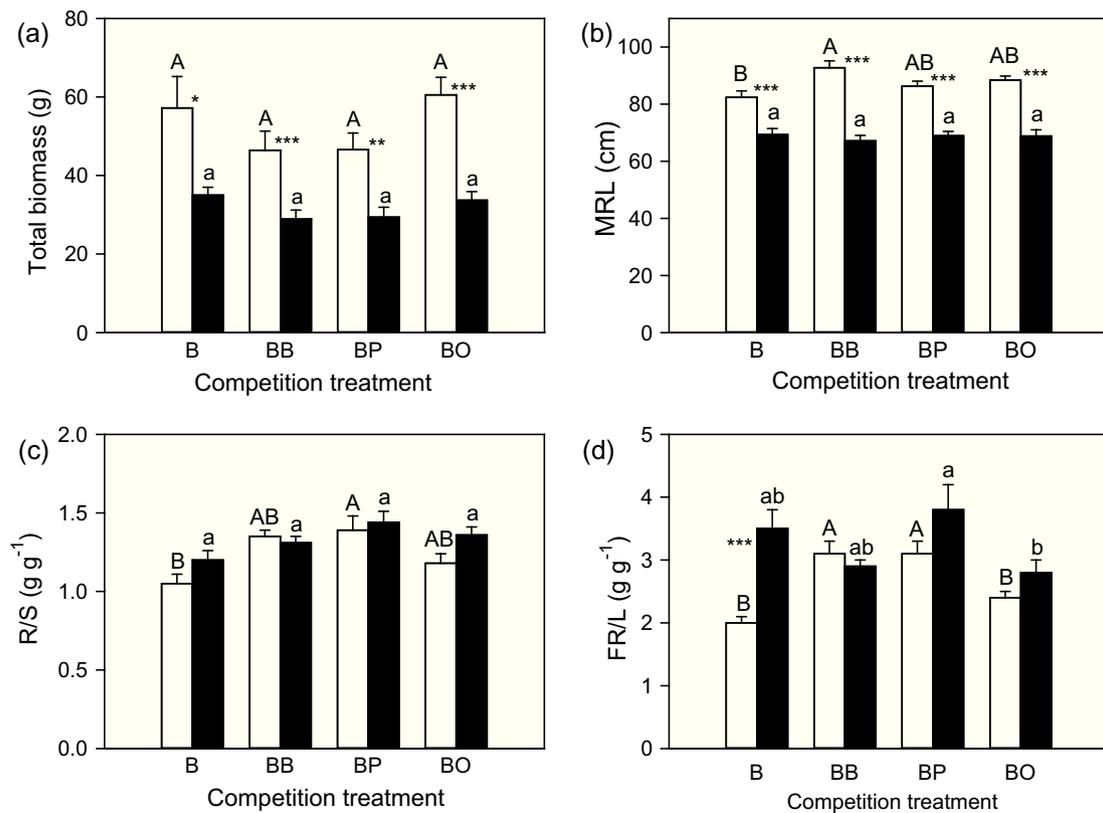


Fig. 2. Total biomass (a), maximum root length (MRL) (b), root-to-shoot ratio (R/S) (c), and fine root-to-leaf ratio (FR/L) (d) of target beech seedlings either grown alone (B), with another beech (BB), a pine (BP) or an oak (BO) in the well-watered (white) and drought (black) treatment (mean \pm SE). Different letters indicate significant differences among competition treatments within a water treatment (upper case: well-watered; lower case: drought, $p < 0.05$). Asterisks indicate significant differences between water treatments within a competition treatment (* $p < 0.05$; ** $p < 0.01$, *** $p < 0.001$).

40–50 cm deep section was significantly reduced by drought (Fig. 4). In the drought treatment, the fine root distribution of beech seedlings was significantly shallower (Fig. 5) and maximum root length was shorter (Fig. 2). Drought significantly increased vessel density but reduced vessel diameter, and thus Kh and Ks (Fig. 4). Drought conditions had a clear effect on NIRS spectra ($p < 0.001$) indicating a change in root biochemical composition (Fig. B.1).

Under drought, differences in growth and functional traits among competition treatments were relatively few. RGR_H was significantly higher for beech seedlings in BO than in B or BP. RGR_D was higher in BO than in BB (Table 1). Stem biomass was signifi-

cantly higher for beech seedlings in B than in BB and BP (Table 1). FR/L of beech seedlings was higher in BP and B than in BB and BO, but differences were significant only between BP and BO (Fig. 2). The LMA of beech seedlings in BP was significantly lower than in BB and BO (Fig. 3). The LDMC of beech seedlings in BO was significantly lower than in B (Fig. 3). Concerning root traits, only SRL in the 20–30 cm deep section showed significant differences among competition treatments. As in the well-watered treatment, beech seedlings in BP had significantly lower SRL than in the other competition treatments.

The impact of drought on growth and functional traits was related to trait values under well-watered conditions (Figs. 2–4

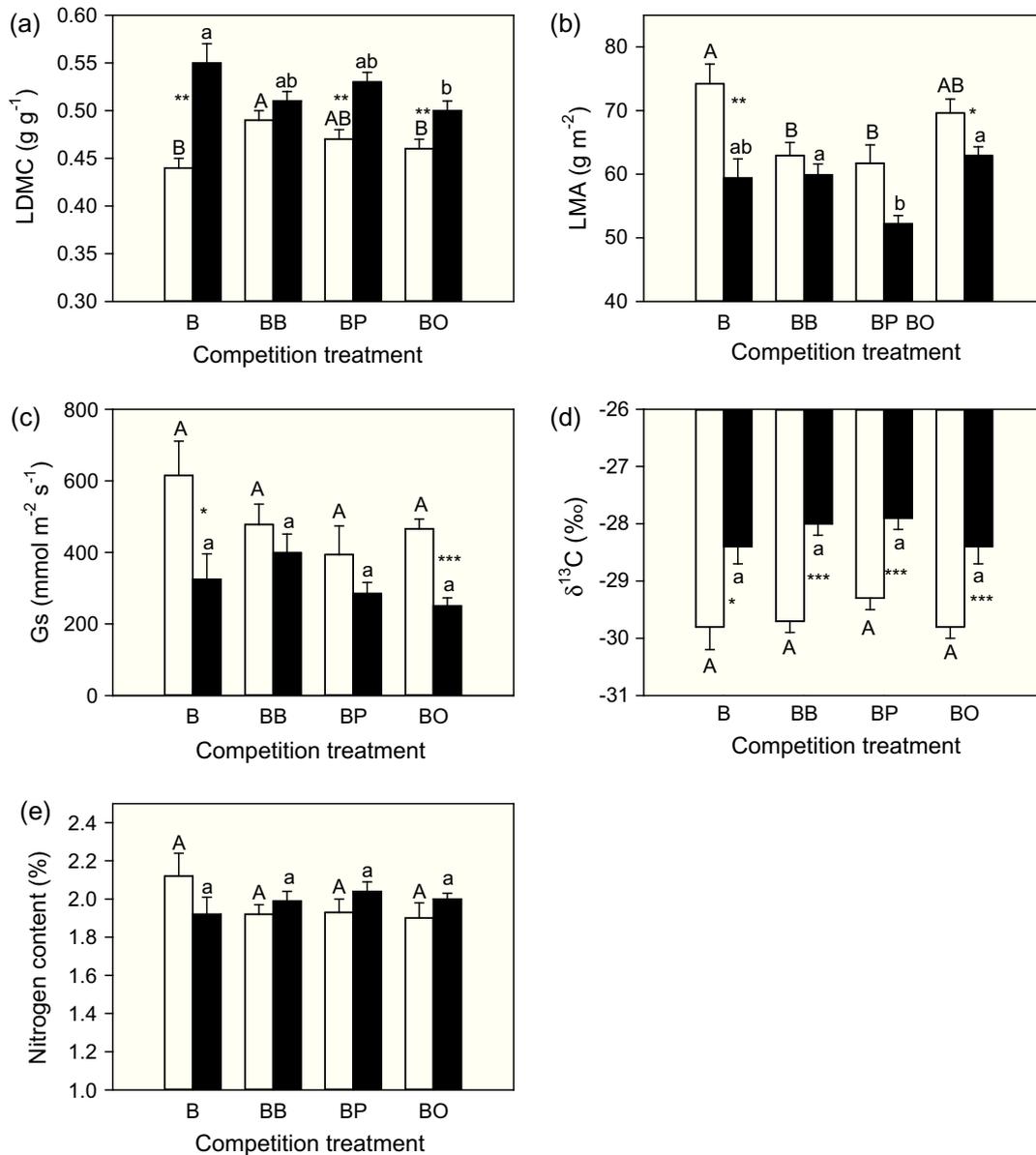


Fig. 3. Leaf dry matter content (LDMC) (a), leaf mass-to-area ratio (LMA) (b), stomatal conductance for water vapour (Gs) (c), leaf carbon isotope composition ($\delta^{13}\text{C}$) (d) and leaf nitrogen content (e) of target beech seedlings either grown alone (B), with another beech (BB), a pine (BP) or an oak (BO) in the well-watered (white) and drought (black) treatment (mean \pm SE). Different letters indicate significant differences among competition treatments within a water treatment (upper case: well-watered; lower case: drought, $p < 0.05$). Asterisks indicate significant differences between water treatments within a competition treatment (* $p < 0.05$; ** $p < 0.01$, *** $p < 0.001$).

and D.1). The negative impact of drought on RGR_H , RGR_D , leaf biomass, maximum root length, SRL in the 40–50 cm deep section, Ks and Kh was greater in the competition treatments with the highest values of these parameters under well-watered conditions. Conversely, the positive impact of drought on FR/L, LDMC and vessel density was greater in the competition treatments with the lowest values of these parameters under well-watered conditions. Drought conditions therefore reduced the range of trait values observed among competition treatments in the well-watered treatment.

4. Discussion

4.1. The presence of a competitor affects beech performance in well-watered conditions

Above-ground growth of beech seedlings was lower in the presence of a conspecific competitor, demonstrating a clear negative

impact of overly dense planting on performance (Table 1). This pattern could be the consequence of competition for both above- and below-ground resources. At aboveground level, beech seedlings competing with a conspecific (BB) and beech seedlings grown alone (B) had similar leaf $\delta^{13}\text{C}$ values (Fig. 3). As leaf $\delta^{13}\text{C}$ is a time-integrated parameter influenced by numerous environmental factors such as light, soil water, air humidity and soil nutrient content (Fotelli et al., 2003), these similar values in B and BB indicate that conditions were similar throughout the experiment in these two treatments. However, lower leaf mass per unit area and the tendency toward lower leaf nitrogen content in BB compared to B suggest that competition for nitrogen may have occurred despite fertilization (Fig. 3) (Perez-Harguindeguy et al., 2013). At below-ground level, the morphology, distribution and biochemical composition of fine roots were not affected by the presence of the conspecific (Figs. 4 and 5). Yet, it has been suggested that changes in physiological properties of fine roots - rather than in morphology

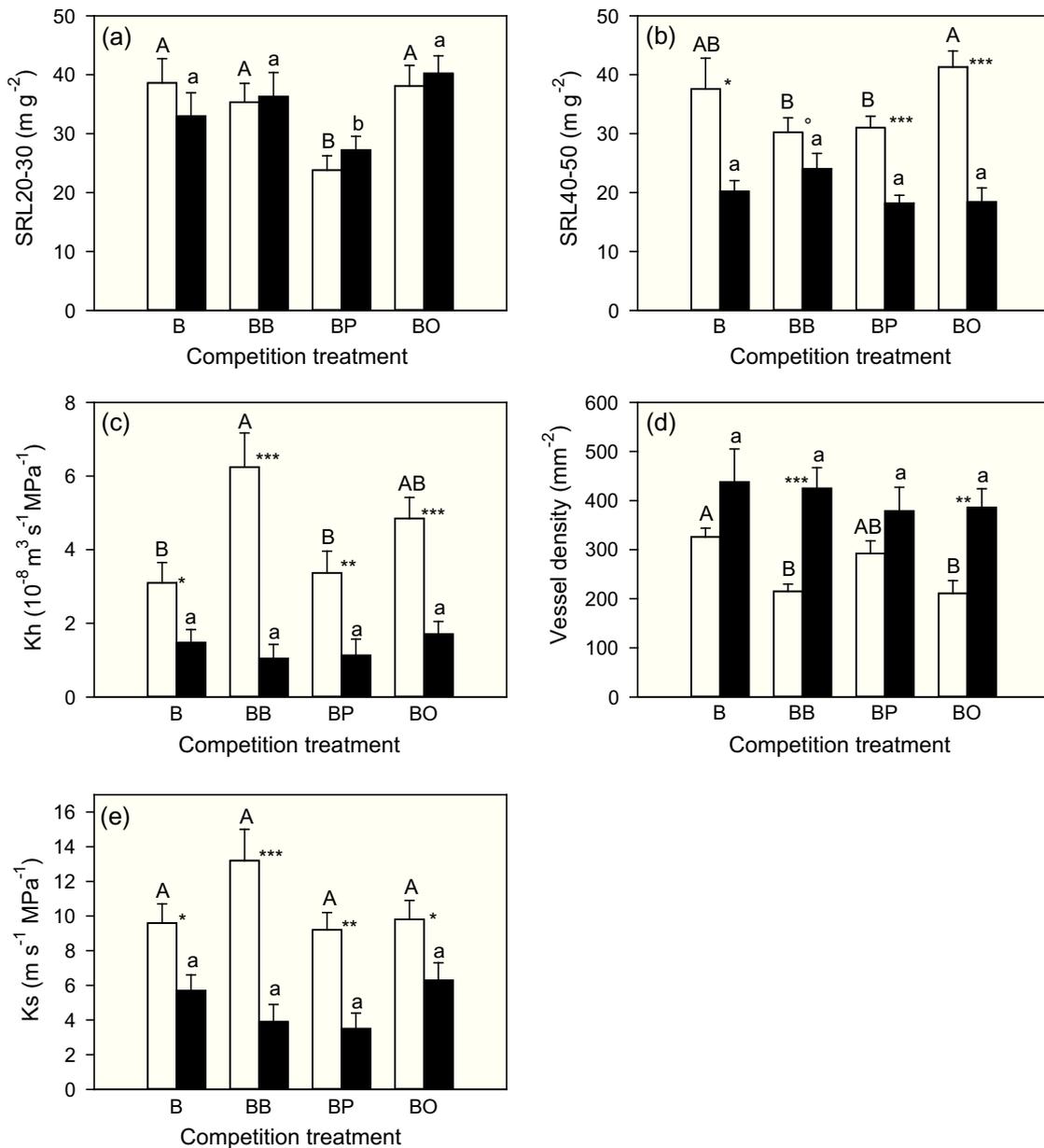


Fig. 4. Specific root length in the 20–30 cm deep section (SRL20-30) (a), specific root length in the 40–50 cm deep section (SRL40-50) (b), vessel hydraulic conductance (Kh) (c), vessel density (d) and specific root hydraulic conductivity (Ks) (e) of target beech seedlings either grown alone (B), with another beech (BB), a pine (BP) or an oak (BO) in the well-watered (white) and drought (black) treatments (mean \pm SE). Different letters indicate significant differences among competition treatments within a water treatment (upper case: well-watered; lower case: drought, $p < 0.05$). Asterisks indicate significant differences between water treatments within a competition treatment ($^{\circ}p < 0.10$; $^{\ast}p < 0.05$; $^{\ast\ast}p < 0.01$, $^{\ast\ast\ast}p < 0.001$).

or in distribution - are a more efficient adaptive strategy to improve soil resource uptake when conditions become limiting (Richards et al., 2010). The presence of a conspecific led to fewer but larger vessels, inducing a slightly higher specific root hydraulic conductivity in BB than in B (Fig. 4), making a higher water transport capacity likely. Furthermore, beech seedlings in BB showed higher root-to-shoot and fine root-to-leaf ratios. European beech has been found to show high allocational plasticity in response to limited resource (van Hees, 1997; Schall et al., 2012; Hertel et al., 2013). Here, the biomass allocation in favour of roots confirms that conspecific competition was greater for soil resources than it was for light. This is also supported by the higher maximum root length of beech seedlings grown with a conspecific, pointing to deeper root prospection for these plants (Fig. 2). In such a pot experiment, even though soil water content was maintained high,

low soil hydraulic conductivity may have induced local, punctual micro-competition for water for beech seedlings in BB with localised water depletion around the absorbing roots (Davies and Bacon, 2003). To summarize, consistent with previous findings by Beyer et al. (2013), beech performance was altered by the presence of a conspecific competitor even under well-watered and well-fertilized conditions. This effect appeared to be due more to below-ground interactions (competition for soil resources) than to above-ground ones (shade effect).

In light of the high sensitivity of European beech to plant competition, we tested beech sensitivity to allospecific competition with sessile oak and Scots pine by comparing BP or BO with BB. Oak had no effect on above- and below-ground growth or functional traits of the beech seedlings and the presence of pine only induced lower specific root length, the other measured traits not

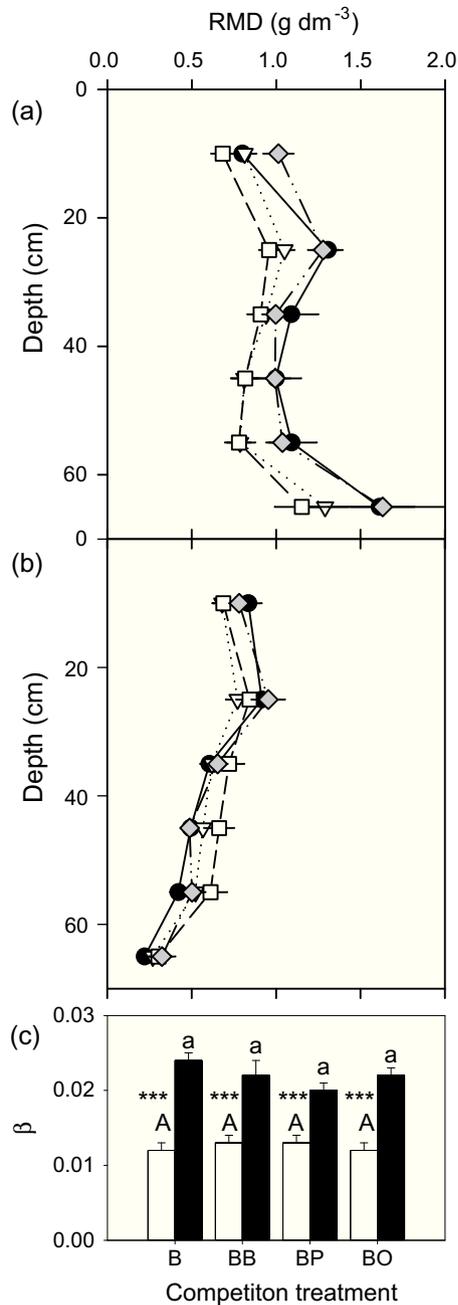


Fig. 5. Vertical distribution of fine roots of target beech seedlings expressed as root mass density (RMD) under well-watered (a) and drought (b) treatments (mean \pm SE) for each competition treatment. Beech seedlings were grown either alone (B, black circle), with another beech (BB, open triangle), a pine (BP, open square) or an oak (BO, grey diamond). Values of β , the estimated parameter of Eq. (1), characterize the vertical distribution of fine roots (high values indicating a larger proportion of roots near the surface) in the well-watered (white) and drought (black) treatments (mean \pm SE) (c). Different letters indicate significant differences among competition treatments within a water treatment (upper case: well-watered; lower case: drought, $p < 0.05$). Asterisks indicate significant differences between water treatments within a competition treatment ($^{***} p < 0.001$).

being different between BB and BP (Fig. 4). Under well-watered conditions, despite strong belowground interactions created by narrow pots, beech response to allospecific competition was thus very weak. The lack of effect of oak was surprising as previous results showed interactions between these two species (Pretzsch et al., 2013; Del Rio et al., 2014). This could be explained by the size of the oak competitors which were too small to actively compete

with beech or by the different functional characteristics of two species. Furthermore, oak and beech seedlings may occupy slightly different belowground niches, even in a pot experiment. For pine, the lower SRL in BP compared to BB was not expected as previous experiments have reported an increase in SRL when beech is in mixtures with conifers (Hendriks and Bianchi, 1995; Bolte and Villanueva, 2006; Bolte et al., 2013). SRL is related to soil exploitation strategies: a higher value means a higher length for a given biomass and thus higher foraging capacity. In our experiment, the lower SRL of beech seedlings in BP suggests less foraging capacities but this cannot be explained by a release from competition intensity. Yet, drought is also known to decrease SRL (Ostonen et al., 2007), but soil moisture was kept high in our well-watered treatment. Allelopathy or soil acidification by pine (Fernandez et al., 2006; Kato-Noguchi et al., 2012) might have caused the death of thinner roots or decreased root growth, leading to lower SRL. In any case, an impact by pine on the root morphology of beech seedlings could lead to a lower foraging capacity that could in turn reduce growth in the long run (Curt et al., 2005). Another important feature that drives competition relationship is root segregation. Based on what has often been observed for beech in situ (Buttner and Leuschner, 1994; Hendriks and Bianchi, 1995; Bolte and Villanueva, 2006; Bolte et al., 2013), we expected a vertical stratification of fine roots. Instead, fine root distribution was similar whatever the competition treatment and no clear shift in soil exploitation was found among treatments. In conclusion, even though there is strong functional divergence between pine and beech, interspecific competition was just as strong as intraspecific competition at the seedling stage under non-limiting resources.

4.2. Effects of drought and impact on interactions

Compared to the well-watered treatment, beech seedlings in the drought treatment had lower growth and their leaf traits showed classical responses to drought: higher $\delta^{13}\text{C}$ and leaf dry matter content, and lower leaf mass to area ratio and stomatal conductance (Figs. 2 and 3 and Table 1). Root biomass was lower and fine root distribution was shallower; the roots were then mainly concentrated in the top of the pot, where water was regularly added. The SRL of the deep and drier section was lower relative to the well-watered treatment (Fig. 4), as previously observed by van Hees (1997). Fine roots also tended to have smaller but more numerous vessels (Fig. 4), a response considered to limit vulnerability to embolism under drought (Brunner et al., 2015). The change in the biochemical composition of beech roots (Fig. B.1) suggests suberisation or osmoregulation in response to drought (Brunner et al., 2015). Growth performance and functional traits were affected by the drought treatment at both above- and below-ground levels, confirming the drought sensitivity of European beech (Packham et al., 2012).

The main objective of this experiment was to assess whether drought alters the nature and strength of the interactions between the competitors. We expected a positive effect of interspecific competition. This hypothesis was verified for beech seedlings grown with oak. Indeed, under drought, their relative growth rate was higher than in the other two competition treatments, and also higher than when the beech seedlings were grown alone. Furthermore, the leaf dry matter content of the beech seedlings grown with oak was lower than in the other treatments, indicating higher leaf water content (Table 1, Fig. 2). This pattern could be explained by a facilitation for water acquisition when these two species are mixed, as previously found in mature forest stands (Pretzsch et al., 2013). Zapater et al. (2011) and Pretzsch et al. (2013) suggested that oak may facilitate beech growth in mature stands thanks to its ability for hydraulic lift of soil water. This is unlikely to have happened in our experiment, however, as the pots were

watered from the top. Instead, the facilitation between these two species may have been related to a better use of the available water, for instance involving differences in the timing of water uptake and storage by the roots. Other mechanisms, such as a change in soil microbiota leading to improved nutrient use efficiency cannot be excluded and require further experiments (Montesinos-Navarro et al., 2012).

The presence of a pine competitor did not benefit the beech seedlings under drought conditions: their relative growth rate was similar to when they were grown alone or in the presence of a conspecific (Table 1). Pine had no major effect on beech seedlings under well-watered conditions, nor under severe drought. This is surprising as Scots pine and European beech have strong functional and ecological divergences that were found to lead to overyielding in mixed mature forests (Condés and del Río, 2015; Pretzsch et al., 2015). Particularly, the species have different water management strategies, beech being anisohydric while pine is isohydric. This could favour beech growth under moderate drought conditions (Pretzsch et al., 2013; Pretzsch et al., 2015). Nevertheless, the lack of any interaction effects between the two species under severe drought is in accordance with other results found on mature trees. Competition had a slight effect on the relative growth rate of Douglas fir during dry years but had no effect under extreme drought (Carnwath and Nelson, 2016). Similarly, Kunstler et al. (2011) concluded that the importance of competition on mature tree growth declines with increasing abiotic stress.

In our study, oak facilitated beech performance under drought conditions whereas pine did not. But the presence of pine was not more detrimental to beech seedlings than when growing with conspecifics. Thus, under the current climate change scenarios, mixing these two species does not seem inappropriate in naturally regenerated systems.

5. Conclusions

Under well-watered conditions, below-ground competition occurred between European beech seedlings and conspecifics or Scots pine. Yet, the developmental, morphological and anatomical root traits that we measured showed weak responses to competition and no clear shift in soil exploitation. This suggests that further experiments on species interaction should investigate the impact of competition on root functional traits, such as hydraulics or nutrient uptake. Drought decreased the importance of negative interactions between seedlings and a positive interaction even occurred between beech and oak, such positive effect not being found with pine. Our results suggest that under the drier climatic conditions expected in the future, naturally regenerating European beech in mixtures with oak may be advantageous for beech seedling survival and growth. In contrast, favouring regeneration or developing plantations which include beech and pine may be less advantageous.

Acknowledgements

This study was funded by the French National Research Agency (ANR) as part of the “Investissements d’Avenir” program (ANR-11-LABX-0002-01, Laboratory of Excellence ARBRE). We are grateful to Sandrine Breteau-Amores, Cyril Buré, David Cohen, Mathilde Colombat, Bruno Garnier and Irène Hummel for their help with greenhouse work and plant harvesting. We also thank Christine Gehin for performing the infrared spectroscopy analysis, Christian Hossann for performing the isotope analysis, Pierre Montpied for his help with statistical analyses, Nathalie Aubry and Maryline Harroué for the histological preparation, and Julien Ruelle for his help with anatomical analyses. The authors would like to thank

the certified facility in Functional Ecology (PTEF OC 081) from UMR 1137 EEF and UR 1138 BEF at the INRA Nancy-Lorraine research centre for the isotope analyses.

Appendix A. Supplementary material

Supplementary data associated with this article can be found, in the online version, at <http://dx.doi.org/10.1016/j.foreco.2016.09.038>.

References

- Balvanera, P., Pfisterer, A.B., Buchmann, N., He, J.-S., Nakashizuka, T., Raffaelli, D., Schmid, B., 2006. Quantifying the evidence for biodiversity effects on ecosystem functioning and services. *Ecol. Lett.* 9, 1146–1156.
- Beyer, F., Hertel, D., Leuschner, C., 2013. Fine root morphological and functional traits in *Fagus sylvatica* and *Fraxinus excelsior* saplings as dependent on species, root order and competition. *Plant Soil* 373, 143–156.
- Bolte, A., Villanueva, I., 2006. Interspecific competition impacts on the morphology and distribution of fine roots in European beech (*Fagus sylvatica* L.) and Norway spruce (*Picea abies* (L.) Karst.). *Eur. J. Forest Res.* 125, 15–26.
- Bolte, A., Kampf, F., Hilbrig, L., 2013. Space sequestration below ground in old-growth spruce-beech forests – signs for facilitation? *Front. Plant Sci.* 4, 1–11.
- Bosela, M., Tobin, B., Seben, V., Petras, R., Larocque, G.R., 2015. Different mixtures of Norway spruce, silver fir, and European beech modify competitive interactions in central European mature mixed forests. *Can. J. For. Res.* 45, 1577–1586.
- Brassard, B.W., Chen, H.Y.H., Cavard, X., Laganier, J., Reich, P.B., Bergeron, Y., Pare, D., Yuan, Z.Y., 2013. Tree species diversity increases fine root productivity through increased soil volume filling. *J. Ecol.* 101, 210–219.
- Brunner, I., Herzog, C., Dawes, M.A., Arend, M., Sperisen, C., 2015. How tree roots respond to drought. *Front. Plant Sci.* 6, 1–16.
- Bugmann, H., 1996. Functional types of trees in temperate and boreal forests: classification and testing. *J. Veg. Sci.* 7, 359–370.
- Buttner, V., Leuschner, C., 1994. Spatial and temporal patterns of fine-root abundance in a mixed oak beech forest. *For. Ecol. Manage.* 70, 11–21.
- Carnwath, G.C., Nelson, C.R., 2016. The effect of competition on responses to drought and inter-annual climate variability of a dominant conifer tree of western North America. *J. Ecol.* 104, 1421–1431.
- Chen, H.Y.H., Klinka, K., 2003. Aboveground productivity of western hemlock and western redcedar mixed-species stands in southern coastal British Columbia. *For. Ecol. Manage.* 184, 55–64.
- Condés, S., del Río, M., 2015. Climate modifies tree interactions in terms of basal area growth and mortality in monospecific and mixed *Fagus sylvatica* and *Pinus sylvestris* forests. *Eur. J. Forest Res.* 134 (6), 1095–1108.
- Curt, T., Prevosto, B., 2003. Rooting strategy of naturally regenerated beech in Silver birch and Scots pine woodlands. *Plant Soil* 255, 265–279.
- Curt, T., Coll, L., Prevosto, B., Balandier, P., Kunstler, G., 2005. Plasticity in growth, biomass allocation and root morphology in beech seedlings as induced by irradiance and herbaceous competition. *Ann. For. Sci.* 62, 51–60.
- Davies, A., 2007. Back to basics: spectral pre-treatments-derivates. *Spectrosc. Eur.* 19, 31–33.
- Davies, W.J., Bacon, M.A., 2003. Adaption of roots to drought. In: de Kroon, H., Visser, E.J.W. (Eds.), *Root Ecology, Ecological Studies*. Springer Verlag, pp. 173–192. N°168.
- Del Río, M., Condés, S., Pretzsch, H., 2014. Analyzing size-symmetric vs. size-asymmetric and intra- vs. inter-specific competition in beech (*Fagus sylvatica* L.) mixed stands. *For. Ecol. Manage.* 325, 90–98.
- Diaz, S., Cabido, M., 2001. Vive la difference: plant functional diversity matters to ecosystem processes. *Trends Ecol. Evol.* 16, 646–655.
- Fernandez, C., Lelong, B., Vila, B., Mevy, J.P., Robles, C., Greff, S., Dupouyet, S., Bousquet-Melou, A., 2006. Potential allelopathic effect of *Pinus halepensis* in the secondary succession: an experimental approach. *Chemoecology* 16, 97–105.
- Fotelli, M.N., Rennenberg, H., Holst, T., Mayer, H., Gessler, A., 2003. Carbon isotope composition of various tissues of beech (*Fagus sylvatica*) regeneration is indicative of recent environmental conditions within the forest understorey. *New Phytol.* 159, 229–244.
- Gale, M.R., Grigal, D.F., 1987. Vertical root distributions of northern tree species in relation to successional status. *Can. J. For. Res.* 17, 829–834.
- Gazol, A., Camarero, J.J., 2016. Functional diversity enhances silver fir growth resilience to an extreme drought. *J. Ecol.* 104, 1063–1075.
- Grossiord, C., Granier, A., Gessler, A., Jucker, T., Bonal, D., 2014a. Does drought influence the relationship between biodiversity and ecosystem functioning in boreal forests? *Ecosystems* 17, 394–404.
- Grossiord, C., Granier, A., Ratcliffe, S., Bouriaud, O., Bruehlheide, H., Checko, E., Forrester, D.I., Dawud, S.M., Finer, L., Pollastrini, M., Scherer-Lorenzen, M., Valladares, F., Bonal, D., Gessler, A., 2014b. Tree diversity does not always improve resistance of forest ecosystems to drought. *Proc. Natl. Acad. Sci. USA* 111, 14812–14815.
- Hector, A., Bagchi, R., 2007. Biodiversity and ecosystem multifunctionality. *Nature* 448, 188–U6.
- Hendriks, C.M.A., Bianchi, F., 1995. Root density and root biomass in pure and mixed forest stands of Douglas-fir and Beech. *Neth. J. Agric. Sci.* 43, 321–331.

- Hertel, D., Strecker, T., Mueller-Haubold, H., Leuschner, C., 2013. Fine root biomass and dynamics in beech forests across a precipitation gradient - is optimal resource partitioning theory applicable to water-limited mature trees? *J. Ecol.* 101, 1183–1200.
- Hooper, D.U., Chapin, F.S., Ewel, J.J., Hector, A., Inchausti, P., Lavorel, S., Lawton, J.H., Lodge, D.M., Loreau, M., Naehm, S., Schmid, B., Setälä, H., Symstad, A.J., Vandermeer, J., Wardle, D.A., 2005. Effects of biodiversity on ecosystem functioning: a consensus of current knowledge. *Ecol. Monogr.* 75, 3–35.
- IPCC, 2013. Summary for policymakers. In: Stocker, T.F., Qin, D., Plattner, G.-K., Tignor, M., Allen, S.K., Boschung, J., Nauels, A., Xia, Y., Bex, V., Midgley, P.M. (Eds.), *Climate Change 2013: The Physical Science Basis. Contribution of Working Group I to the Fifth Assessment Report of the Intergovernmental Panel on Climate Change*. Cambridge University Press, Cambridge, United Kingdom and New York, NY, USA.
- Jucker, T., Bouriaud, O., Avacaritei, D., Danila, I., Duduman, G., Valladares, F., Coomes, D.A., 2014. Competition for light and water play contrasting roles in driving diversity-productivity relationships in Iberian forests. *J. Ecol.* 102, 1202–1213.
- Kato-Noguchi, H., Fushimi, Y., Kimura, F., Morita, M., Suenaga, K., 2012. Organ-specific-active allelopathic substance in red pine needles. *Plant Growth Regul.* 68, 171–175.
- Kiaer, L.P., Weisbach, A.N., Weiner, J., 2013. Root and shoot competition: a meta-analysis. *J. Ecol.* 101, 1298–1312.
- Koebler, R., Seufert, G., 2001. Novel maps for forest tree species in Europe. In: *Proc. 8th Eur. Symp. on the physicochemical behavior of air pollutants: "a changing atmosphere"*, Torino, Italy.
- Köstler, J.N., Brueckner, E., Bibelriether, H., 1968. *Die Wurzeln der Waldbäume*. Paul Parey, Hamburg, Germany.
- Kunstler, G., Thuiller, W., Curt, T., Bouchaud, M., Jouvie, R., Deruelle, F., Lepart, J., 2007. *Fagus sylvatica* L. recruitment across a fragmented Mediterranean landscape, importance of long distance effective dispersal, abiotic conditions and biotic interactions. *Divers. Distrib.* 13, 799–807.
- Kunstler, G., Albert, C.H., Courbaud, B., Lavergne, S., Thuiller, W., Vieilledent, G., Zimmermann, N.E., Coomes, D.A., 2011. Effects of competition on tree radial-growth vary in importance but not in intensity along climatic gradients. *J. Ecol.* 99, 300–312.
- Lendzion, J., Leuschner, C., 2008. Growth of European beech (*Fagus sylvatica* L.) saplings is limited by elevated atmospheric vapour pressure deficits. *For. Ecol. Manage.* 256, 648–655.
- Loreau, M., Hector, A., 2001. Partitioning selection and complementarity in biodiversity experiments. *Nature* 412, 72–76.
- Meinen, C., Leuschner, C., Ryan, N.T., Hertel, D., 2009. No evidence of spatial root system segregation and elevated fine root biomass in multi-species temperate broad-leaved forests. *Trees-Struct. Funct.* 23, 941–950.
- Merlin, M., Perot, T., Perret, S., Korboulewsky, N., Vallet, P., 2015. Effects of stand composition and tree size on resistance and resilience to drought in sessile oak and Scots pine. *For. Ecol. Manage.* 339, 22–33.
- Montesinos-Navarro, A., Segarra-Moragues, J.G., Valiente-Banuet, A., Verdú, M., 2012. Plant facilitation occurs between species differing in their associated arbuscular mycorrhizal fungi. *New Phytol.* 15, 1406–1414.
- Morneau, F., Duprez, C., Hervé, J.C., 2008. Les forêts mélangées en France métropolitaine. Caractérisation à partir des résultats de l'Inventaire Forestier National. *Revue Forestière Française* 60, 107–120.
- Ostonen, I., Puttsepp, U., Biel, C., Alberton, O., Bakker, M.R., Lohmus, K., Majdi, H., Metcalfe, D., Olsthoorn, A.F.M., Pronk, A., Vanguelova, E., Weih, M., Brunner, I., 2007. Specific root length as an indicator of environmental change. *Plant Biosyst.* 141, 426–442.
- Packham, J.R., Thomas, P.A., Atkinson, M.D., Degen, T., 2012. Biological flora of the British Isles: *Fagus sylvatica*. *J. Ecol.* 100, 1557–1608.
- Perez-Harguindeguy, N., Diaz, S., Garnier, E., Lavorel, S., Poorter, H., Jaureguiberry, P., Bret-Harte, M.S., Cornwell, W.K., Craine, J.M., Gurvich, D.E., Urcelay, C., Veneklaas, E.J., Reich, P.B., Poorter, L., Wright, I.J., Ray, P., Enrico, L., Pausas, J. G., de Vos, A.C., Buchmann, N., Funes, G., Quétier, F., Hodgson, J.G., Thompson, K., Morgan, H.D., ter Steege, H., van der Heijden, M.G.A., Sack, L., Blonder, B., Poschlod, P., Vaieretti, M.V., Conti, G., Staver, A.C., Aquino, S., Cornelissen, J.H.C., 2013. New handbook for standardised measurement of plant functional traits worldwide. *Aust. J. Bot.* 61, 167–234.
- Pretzsch, H., Schuetze, G., Uhl, E., 2013. Resistance of European tree species to drought stress in mixed versus pure forests: evidence of stress release by inter-specific facilitation. *Plant Biol.* 15, 483–495.
- Pretzsch, H., Del Rio, M., Ammer, C., Avdagic, A., Barbeito, I., Bielak, K., Brazaitis, G., Coll, L., Dirnberger, G., Drossler, L., Fabrika, M., Forrester, D.I., Godvod, K., Heym, M., Hurt, V., Kurylyak, V., Lof, M., Lombardi, F., Matovic, B., Mohren, F., Motta, B., den Ouden, J., Pach, M., Ponette, Q., Schuetze, G., Schweig, J., Skrzyszewski, J., Sramek, V., Sterba, H., Stojanovic, D., Svoboda, M., Vanhellemont, M., Verheyen, K., Wellhausen, K., Zlatanov, T., Bravo-Oviedo, A., 2015. Growth and yield of mixed versus pure stands of Scots pine (*Pinus sylvestris* L.) and European beech (*Fagus sylvatica* L.) analysed along a productivity gradient through Europe. *Eur. J. Forest Res.* 134, 927–947.
- R Development Core Team, 2015. *R: A Language and Environment for Statistical Computing*. R Foundation for Statistical Computing, Vienna, Austria.
- Richards, A.E., Forrester, D.I., Bauhus, J., Scherer-Lorenzen, M., 2010. The influence of mixed tree plantations on the nutrition of individual species: a review. *Tree Physiol.* 30, 1192–1208.
- Schall, P., Loedige, C., Beck, M., Ammer, C., 2012. Biomass allocation to roots and shoots is more sensitive to shade and drought in European beech than in Norway spruce seedlings. *For. Ecol. Manage.* 266, 246–253.
- Scholz, A., Klepsch, M., Karimi, Z., Jansen, S., 2013. How to quantify conduits in wood? *Front. Plant Sci.* 4.
- Silva, D.E., Rezende Mazzella, P., Legay, M., Corcket, E., Dupouey, J.L., 2012. Does natural regeneration determine the limit of European beech distribution under climatic stress? *For. Ecol. Manage.* 266, 263–272.
- Tilman, D., Reich, P.B., Knops, J., Wedin, D., Mielke, T., Lehman, C., 2001. Diversity and productivity in a long-term grassland experiment. *Science* 294, 843–845.
- Tyree, M.T., Ewers, F.W., 1991. The hydraulic architecture of trees and other woody-plants. *New Phytol.* 119, 345–360.
- van Hees, A.F.M., 1997. Growth and morphology of pedunculate oak (*Quercus robur* L.) and beech (*Fagus sylvatica* L.) seedlings in relation to shading and drought. *Annales Des Sciences Forestières* 54, 9–18.
- Vila, M., Vayreda, J., Gracia, C., Ibanez, J.J., 2003. Does tree diversity increase wood production in pine forests? *Oecologia* 135, 299–303.
- Wilson, J.B., 1988. Shoot competition and root competition. *J. Appl. Ecol.* 25, 279–296.
- Zapater, M., Hossann, C., Breda, N., Brechet, C., Bonal, D., Granier, A., 2011. Evidence of hydraulic lift in a young beech and oak mixed forest using O-18 soil water labelling. *Trees-Struct. Funct.* 25, 885–894.
- Zapater, M., Breda, N., Bonal, D., Pardonnet, S., Granier, A., 2013. Differential response to soil drought among co-occurring broad-leaved tree species growing in a 15- to 25-year-old mixed stand. *Ann. For. Sci.* 70, 31–39.
- Zhang, Y., Chen, H.Y.H., Reich, P.B., 2012. Forest productivity increases with evenness, species richness and trait variation: a global meta-analysis. *J. Ecol.* 100, 742–749.

Développement racinaire du hêtre (*Fagus sylvatica*) en interaction avec d'autres espèces forestières et en fonction de la disponibilité en eau. Conséquences sur la croissance et le fonctionnement hydrique et carboné.

Résumé: Le lien qui existe entre la diversité et la productivité des écosystèmes constitue un sujet central en écologie. De nombreuses études ont montré une relation positive entre la diversité et la productivité des forêts, ainsi que leur résistance à différents stress comme à la sécheresse. En revanche, peu de travaux ont permis de comprendre les mécanismes à l'origine des avantages observés dans les forêts à plusieurs espèces comparés aux forêts monospécifiques. En particulier, en raison de la difficulté d'accès aux racines, le rôle du compartiment souterrain dans les interactions entre espèces est particulièrement méconnu. L'objectif de ma thèse a été d'étudier l'influence des interactions entre espèces d'arbres sur le système racinaire du hêtre (*Fagus sylvatica*) sous différents niveaux de contrainte hydrique. Ces travaux ont montré que, au stade jeune plant, la compétition souterraine entre hêtre, chêne et pin était forte et que mélanger les espèces à ce stade pouvait influencer la croissance du hêtre. La disponibilité en eau a un fort impact sur la croissance des plantules de hêtre mais la présence d'autres espèces à proximité des jeunes plants de hêtre n'a pas amélioré leur réponse à la sécheresse. Au stade adulte, dans une plantation forestière, nous avons montré que la présence de l'érable n'influçait que légèrement la profondeur d'extraction de l'eau du hêtre ou la distribution verticale de ses racines. Nous concluons (i) à une absence de séparation des niches souterraines entre ces deux espèces, tant au niveau spatial que fonctionnel (vis à vis de l'acquisition de l'eau), et (ii) que les mécanismes d'interaction souterraine ne semblent pas expliquer l'origine de la productivité plus forte dans la zone de mélange que dans les zones de monocultures. Enfin, j'ai montré que les peuplements mélangés hébergent une communauté fongique plus riche par rapport aux peuplements purs. Cette plus forte richesse de la communauté fongique dans le mélange pourrait contribuer à une meilleure acquisition des ressources hydriques et minérales dans le mélange. Mon travail suggère que les interactions souterraines entre le hêtre et d'autres espèces forestières ne sont probablement pas le mécanisme principal expliquant les effets positifs des mélanges sur la productivité.

Mots-clés: Forêt mélangée, compétition, NIRS, sécheresse, mycorhize, développement racinaire, *Acer pseudoplatanus*, *Pinus sylvestris*, *Quercus petraea*, *Fagus sylvatica*, SRL.

Root development of European beech (*Fagus sylvatica*) when competing with other tree species and under various water availability levels. Consequences on growth and water and carbon functioning.

Abstract: The link between species diversity and ecosystem productivity is a central issue in ecology. Numerous studies have shown a positive relationship between forest diversity and productivity, as well as a greater resistance to various stresses such as droughts. On the other hand, few studies demonstrated the mechanisms behind the benefits observed in multi-species forests compared to monospecific ones. In particular, the role of belowground interactions among species in explaining the origin of positive effects of species diversity on ecosystem functioning is unknown. The aim of my PhD work was to study the influence of tree species interactions on the root development of beech (*Fagus sylvatica*) under different levels of water conditions. We showed that at the seedling stage, underground competition between beech, oak and pine was strong and that mixing these species could influence the growth of the beech. Water availability had a strong impact on the growth of beech seedlings, but the presence of seedlings of other species competing with beech did not particularly improve its response to drought. At the adult stage, in a forest plantation, we showed that maple trees competing with beech did not strongly modify the mean depth of soil water extraction of beech trees or the vertical distribution of beech roots. We conclude that (i) there was no separation of the underground ecological niches of these two species, both spatially and functionally (with respect to water acquisition), and (ii) that the mechanisms of belowground interaction between these two species do not seem to explain the origin of the higher productivity in the mixture than in the monoculture zone. Finally, the richest fungal communities were found in the mixed species zone: we hypothesize that greater fungal community richness in the mixture may improve water and nutrient acquisition and then contribute to higher productivity in the mixed species zone. My work suggests that underground interactions between beech and other forest species are probably not the main mechanism explaining beneficial effects of mixtures on productivity.

Key words: Mixed forest, competition, NIRS, drought, mycorrhizae, root development, *Acer pseudoplatanus*, *Pinus sylvestris*, *Quercus petraea*, *Fagus sylvatica*, Beech, SRL.