



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 titre de
Docteur de l'Université de Lorraine,
en Biologie Végétale et Forestière
par **Cécilia GANA**

Croissance, production et acquisition de l'azote chez le peuplier et le robinier en
plantations à courte rotation monospécifiques et mélangées

Soutenue publiquement le 05 février 2016

Thèse dirigée par :

Daniel EPRON	Professeur à l'Université de Lorraine
Nicolas MARRON	Chargé de recherche à l'INRA, Nancy-Lorraine

Jury :

Philippe BINET	Maître de conférences à l'Université de Franche-Comté	Rapporteur
Reinhart CEULEMANS	Professeur à l'Université d'Anvers	Rapporteur
Jean-Paul LACLAU	Chercheur au Cirad, Montpellier	Rapporteur
Régis FICHOT	Maître de conférences à l'Université d'Orléans	Examineur
Yves JOLIVET	Professeur à l'Université de Lorraine	Examineur
Daniel EPRON	Professeur à l'Université de Lorraine	Examineur
Nicolas MARRON	Chargé de recherche à l'INRA, Nancy-Lorraine	Examineur



«Il peut être utile ou opportun de décrire la nature comme un diagramme de flux ou un animal comme une machine, une telle utilité ne doit pourtant pas être prise pour la confirmation que nos hypothèses réductrices reflètent toute la réalité du monde.»

David G. Haskell



Remerciements

Je tiens à adresser en premier lieu mes remerciements à mes encadrants Daniel Epron et Nicolas Marron pour la confiance qu'ils m'ont accordé pendant ces trois années. Chacun a été d'une aide précieuse et la complémentarité dans leurs remarques m'a permis de progresser dans ma tâche : Daniel par son efficacité à trouver des solutions à tout problème et Nicolas par sa rigueur et son obsession du détail (mais je n'irai pas jusqu'à dire par son côté psychorigide, comme il se définit lui-même). Merci à vous !

Merci également au technicien Erwin Dallé qui s'est beaucoup impliqué dans ce travail, dans la bonne humeur, et sans qui je n'aurais jamais pu obtenir toutes mes données. Un merci particulier à l'ingénieure Caroline Plain, alias la "mamaillou", qui m'a appris tous les tuyaux (désolée pour le jeu de mot) des mesures de respiration du sol, et ce même sous un ciel "clarteux".

Un grand merci à l'équipe Intens&fix Saint-Cyr et à tous ceux qui ont participé à la récolte d'échantillons sur le terrain et à leur traitement : Carole Antoine, Dorine Desalme, Dominique Gérant, Pascale Maillard, Pierrick Priault, Marie-Noëlle Vaultier. Sans oublier tous les stagiaires qui se sont succédés au cours de ces trois années : Jordan Bello, Modji Bob, Romain Daumur, Sabrina Debuy, Nicolas Dusart, Mahsa Farjad, Guillaume Foursov, Mohamed Hamdani, Maxence Martin, Janick Moukambo. Vous avez été très nombreux à vous impliquer dans ce travail, en particulier lors des campagnes d'abattage, bravant le froid, la pluie et la canicule, mais vous avez su garder le sourire (notamment autour des barbecues, bien mérités). Ce fût un plaisir de faire équipe avec vous.

Merci à tous les membres de l'unité EEF pour leur accueil et leur sympathie. Je garderai un très bon souvenir de ces trois années passées à l'INRA. Merci également à Damien Bonal, responsable de l'équipe Arbéco et voisin de bureau pour sa gentillesse et ses remarques pertinentes. Merci aux membres du plateau technique et notamment à : Jacqueline Marchand, pour son aide et sa sympathie, Claude Brechet et Christian Hossann pour leur rapidité et leur efficacité dans le traitement de nos nombreux échantillons.

Je remercie chaleureusement mes colocataires de bureau, en commençant par la plus ancienne : Charlotte Grossiord, toujours de bonne humeur, motivée et sérieuse. Les échanges que nous avons eus ont été très enrichissants et stimulants et je n'oublie pas non plus nos discussions très distrayantes mais beaucoup moins sérieuses pendant les repas. Merci à Laura Heid, qui a souvent été présente pour me remonter le moral grâce au pouvoir des chatons mignons (pour la personne dubitative qui lirait cette phrase, sachez que les chatons mignons c'est bon pour la concentration et c'est prouvé scientifiquement, cf. Hiroshi Nittono et al. 2012). Merci à Alexandre Fruleux pour son dynamisme, sa sympathie et ses interludes musicaux. Merci également à Mathilde Colombat, qui a occupé partiellement ce bureau mais qui a été à mes côtés pour me soutenir.

Enfin je tiens à remercier toute ma famille qui a toujours été présente pour me soutenir et me changer les idées. Un merci particulier à mon compagnon Mehdi pour sa patience (notamment lors de mes nombreuses excursions à Orléans), son soutien et sa bienveillance. J'ai su trouver auprès de vous (et autour de bons repas, cuisinés avec amour par ma maman) le réconfort et le courage nécessaire pour mener à bien cette thèse.

Table des matières

Table des matières	6
Introduction générale.....	9
1. Enjeux écologiques et économiques	10
2. Les taillis à courte rotation	11
3. Les espèces fixatrices d'azote au sein des plantations ligneuses.....	13
4. Les interactions au sein des plantations.....	15
4.1. Compétition	15
4.2. Réduction de compétition ou différenciation de niches.....	16
4.3. Facilitation	18
5. Impact des interactions à l'échelle de la plantation	19
5.1. Sur la croissance et la production de biomasse	19
5.2. Sur la fertilité et l'acquisition de l'azote	22
6. Objectifs de la thèse	23
Matériel et méthodes.....	27
1. Présentation du site	28
1.1. Situation.....	28
1.2. Climat	28
1.3. Sol et statut hydrique	28
2. Arrangement du dispositif.....	29
3. Matériel végétal.....	31
4. Suivi de croissance	32
5. Inventaire.....	32
6. Biomasse aérienne et racinaire	32
6.1. Abattages	32
6.2. Surfaces foliaires et LAI	33
6.3. Relations allométriques	34
7. Litières.....	34
7.1. Chutes de litières	34
7.2. Litières au sol	35
8. Allocation du carbone	35

8.1.	<i>Production primaire nette aérienne</i>	35
8.2.	<i>Flux de carbone vers le compartiment souterrain.....</i>	36
9.	<i>Absorption nette d'azote</i>	41
10.	<i>Analyses élémentaire et isotopique</i>	41
11.	<i>Fixation symbiotique de l'azote</i>	41
11.1.	<i>Abondance naturelle.....</i>	42
11.2.	<i>Dilution isotopique</i>	44
12.	<i>Transfert d'azote.....</i>	46
13.	<i>Interactions.....</i>	46
14.	<i>Analyses statistiques.....</i>	47
Partie 1 : Influence du mélange peuplier / robinier sur la croissance, la production de biomasse et l'allocation de carbone de chaque espèce		49
1.	<i>Introduction.....</i>	50
2.	<i>Résultats</i>	50
2.1.	<i>Pédoclimat.....</i>	50
2.2.	<i>Croissance.....</i>	53
2.3.	<i>Surfaces foliaires et LAI</i>	56
2.4.	<i>Biomasse aérienne, et production de biomasse aérienne ligneuse.....</i>	58
2.5.	<i>Biomasse racinaire.....</i>	60
2.6.	<i>Ratio entre la biomasse aérienne ligneuse et la biomasse racinaire</i>	60
2.7.	<i>Production primaire nette aérienne</i>	61
2.8.	<i>Flux de carbone vers le compartiment souterrain.....</i>	62
3.	<i>Discussion</i>	63
3.1.	<i>Influence des conditions pédoclimatiques sur la croissance et la productivité des deux espèces</i> 63	
3.2.	<i>Influence du mélange sur la croissance et la productivité des deux espèces</i>	66
3.3.	<i>Flux de carbone dans les monocultures de peuplier et robinier et dans le mélange</i>	69
4.	<i>Conclusion.....</i>	72
Partie 2 : Effets du mélange peuplier / robinier sur la nutrition azotée des deux espèces		73
1.	<i>Introduction.....</i>	74
2.	<i>Résultats</i>	74
2.1.	<i>Azote dans la biomasse sur pied.....</i>	74
2.2.	<i>Chutes de litières</i>	76
2.3.	<i>Absorption nette d'azote</i>	77

2.4.	<i>Fixation atmosphérique de l'azote</i>	78
2.5.	<i>Azote dans le sol</i>	81
2.6.	<i>Transferts d'azote de l'espèce fixatrice vers la non-fixatrice</i>	82
3.	<i>Discussion</i>	83
3.1.	<i>Evolution temporelle et effets du mélange sur Ndfa</i>	83
3.2.	<i>Les limites des deux méthodes (abondance naturelle et dilution isotopique) pour estimer Ndfa</i> 85	
3.3.	<i>Effet du mélange sur la nutrition azotée de chaque espèce</i>	87
4.	<i>Conclusion</i>	89
	Discussion générale.....	91
	Conclusion et perspectives.....	101
	Bibliographie.....	105
	Annexes	125

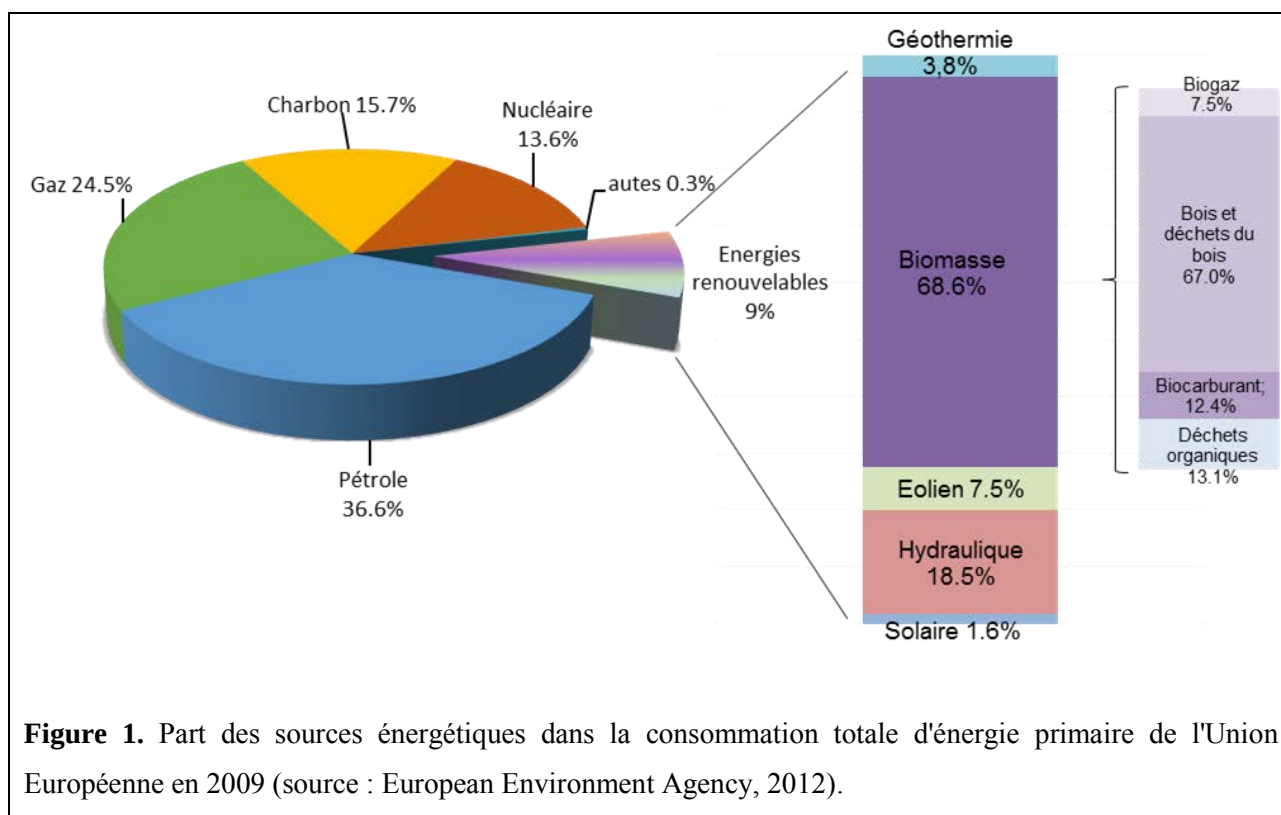
Introduction générale

1. Enjeux écologiques et économiques

La consommation de combustibles fossiles représente la majorité des émissions mondiales de gaz à effet de serre (GES) d'origine humaine, transformant le climat à un rythme jamais vu par le passé (5^{ème} rapport du GIEC). En 2012, les émissions mondiales de CO₂ dues à la combustion d'énergie fossile atteignent 31,7 Gt de CO₂. L'Union Européenne, dont les énergies fossiles représentent 74 % de son mix énergétique en 2012, est responsable de 11 % de ces émissions (Agence internationale de l'énergie, septembre 2014). Des alternatives aux combustibles fossiles doivent être trouvées afin de répondre à une demande de la population mondiale en constante expansion et qui devrait atteindre 9 milliards d'individus d'ici 2050. L'Union Européenne (UE), un des plus gros consommateurs d'énergie au monde, doit importer plus de la moitié de son énergie (données Eurostat sur l'année 2012). D'après le rapport sur la mise en œuvre de la stratégie européenne de sécurité 2008, cette part pourrait atteindre 75 % en 2030. Dans ce contexte, l'UE s'est fixé comme objectif pour 2020 d'atteindre 20 % de sa consommation d'énergie issue de l'énergie renouvelable (Council of the European Union, 8/9 March 2007, note 7224/1/07). En 2009, la part des énergies renouvelables dans la consommation d'énergie de l'UE représentait 9 % (Fig. 1). Cette part atteignait 15 % en 2013 (données Eurostat). Les formes principales d'énergies renouvelables sont l'énergie solaire, l'énergie éolienne, l'énergie biomasse, l'énergie géothermique et l'énergie hydraulique. Conformément aux recommandations du GIEC, la France s'est donné pour objectif de diviser par quatre ses émissions de GES d'ici 2050.

L'utilisation de la biomasse végétale est une alternative écologiquement et économiquement satisfaisante comme combustible de substitution aux énergies fossiles (Hall, 1997; Karp and Shield, 2008; Petersen, 2007; Rockwood et al., 2004). Les plantations pérennes semblent être une option plus durable contrairement aux plantations annuelles destinées à la production de biomasse énergie avec un rendement énergétique net supérieur et de plus faibles émissions de GES (Boehmel et al., 2008; Börjesson and Tufvesson, 2011). Par ailleurs, le choix de la filière bois énergie semble être plus judicieux que celui de la production de biomasse à partir d'herbacées car elle nécessite moins d'intrants, produit une biomasse de meilleure qualité avec des taux de cendres et de résidus après combustion moins importants (Lewandowski et al., 2000; Tao et al., 2012). Les forêts plantées contribuent de plus en plus à l'approvisionnement mondial en bois ce qui permet de réduire les pressions sur les forêts primaires et autres forêts naturellement régénérées (FAO 2010). En 2000, les plantations ne représentaient que 5 % de la surface forestière mondiale mais produisaient 35 %

des besoins mondiaux en bois ; ce taux devrait atteindre 44 % en 2020 (FAO, 2001). En Europe, les plantations représentent 9 % de la surface forestière totale (SoEF, 2011). Le bois contribue pour 46% de la consommation totale d'énergies renouvelables de l'UE (Fig. 1). Une partie est importée sous forme de granulés à partir du Canada, des États Unis et de la Russie et les projections montrent un accroissement de ces importations dans le futur (Biot et al., 2015). La demande en bois énergie augmente mais ne pourra pas être entièrement satisfaite par la mobilisation des ressources forestières traditionnelles disponibles. L'intensification de la production de bois passe donc à la fois par une extension des surfaces plantées et par l'adoption de pratiques sylvicoles permettant d'assurer le maintien à long terme de la fertilité des sols à moindre coût. La Commission Européenne a d'ailleurs développé une stratégie pour la forêt qui a fait l'objet d'une révision majeure en 2013. Cette stratégie vise à garantir leur gestion durable et la compétitivité du secteur face au changement climatique et à la demande en bois énergie.



2. Les taillis à courte rotation

La production de biomasse ligneuse peut-être assurée par l'intermédiaire de plantations en taillis à rotations très courtes ou courtes, respectivement les TTCR et TCR. Le temps de rotation est

compris entre 2 et 4 ans pour les TTCR et entre 7 et 10 ans pour les TCR. Ces plantations denses (1000 à 2000 tiges ha⁻¹ pour les TCR et 7000 à 15 000 tiges ha⁻¹ pour les TTCR) sont composées d'espèces à croissance très rapide comme le peuplier, le saule, l'eucalyptus ou le robinier (Bastien et al., 2011; Dillen et al., 2007; Geyer, 2006; Laureysens et al., 2003). Les TCR semblent être un moyen efficace de phytoremédiation (l'utilisation des plantes pour nettoyer l'environnement, décontaminer les sols et l'eau), limitent l'érosion des sols, séquestrent le CO₂ atmosphérique et permettent en même temps la production de biomasse pour l'énergie, le bois de construction, etc. (Arevalo et al., 2011; Baral and Guha, 2004; Grünewald et al., 2007; Rockwood et al., 2004). Cependant, le manque d'information concernant la conduite de ces plantations de façon à optimiser la production de biomasse, le maintien de la fertilité à long terme ou encore leur compétitivité économique, constitue un obstacle majeur à leur développement (Alker et al., 2005; Bastien et al., 2011; Hansen, 1991; Marron, 2011). Ces plantations sont souvent établies sur des sites pauvres en nutriments, les terres plus riches étant réservées en priorité à l'agriculture à fins alimentaires (Christersson and Verma, 2006). Dans les écosystèmes forestiers tempérés gérés traditionnellement, les dépôts atmosphériques compensent l'immobilisation dans le bois et permettent souvent un bilan entrée-sortie positif en fin de rotation (Kimmins, 1974). Au contraire pour les TCR, l'exportation fréquente de bois hors de la plantation et l'utilisation d'espèces à croissance rapide, très gourmandes en nutriments et notamment en azote, comme le peuplier, peut entraîner un appauvrissement du milieu et un déclin rapide de la productivité (Berthelot et al., 2000). Des TCR de peupliers âgés de 4 à 8 ans peuvent immobiliser plus de 200 kg ha⁻¹ d'azote au niveau des parties aériennes (Berthelot et al., 2000; Heilman and Stettler, 1986). Dans les plantations d'eucalyptus au Congo, le bilan entrée-sortie d'azote est fortement déficitaire après exploitation (-94 kg ha⁻¹ pour une rotation de sept ans) du fait d'une immobilisation importante dans le bois (Laclau et al., 2005). Or, l'azote est souvent le principal élément limitant la croissance des individus (Heilman and Norby, 1998). Le recyclage des nutriments via le retour au sol des litières et le turnover racinaire n'est pas suffisant pour pallier au besoin en nutriments de la plantation ; de ce fait, beaucoup de cultures nécessitent l'ajout de fertilisants pour maintenir une productivité élevée (Ceulemans and Deraedt, 1999; Ericsson, 1994; Tuskan, 1998). Différents moyens pour fertiliser ou maintenir la fertilité des plantations peuvent-être utilisés : le maintien d'une fraction importante des résidus d'exploitation de la rotation précédente (Mendham et al., 2003; Laclau et al., 2010), l'épandage d'engrais minéraux ou organiques, d'eaux usées, de boues de station d'épuration ou via l'introduction d'espèces fixatrices d'azote (Heilman and Norby, 1998).

Néanmoins, tous ne sont pas écologiquement et économiquement durables. Une mauvaise gestion de la quantité d'eaux usées ou de boues de station d'épuration épandues sur une plantation peut entraîner une pollution des eaux souterraines ou des cours d'eau environnants (Moffat et al., 2001; Marron, 2015). Les engrais organiques issus des élevages peuvent contenir des résidus d'antibiotiques pouvant migrer dans l'environnement et causer des dommages environnementaux, entraînant des risques écologiques et pour la santé humaine (Bound and Voulvoulis, 2004; Knapp et al., 2010). Les processus de fabrication des engrais minéraux, consistant à transformer l'azote atmosphérique (N_2) en ammoniacque via le procédé d'Haber Bosch sont très coûteux en énergie et leur utilisation augmente fortement les coûts de production de biomasse au sein d'une plantation. Avant l'arrivée des fertilisants azotés minéraux, les espèces fixatrices d'azotes étaient très largement utilisées en agriculture, cultivées en alternance avec des espèces non fixatrices (Smil, 2004). Leur utilisation au sein d'une plantation permet de maintenir une productivité élevée sans ajout de fertilisants (DeBell et al., 1989).

3. Les espèces fixatrices d'azote au sein des plantations ligneuses

La majorité des plantations dans le monde sont des monocultures et seules quelques genres sont le plus couramment utilisés : *Eucalyptus*, *Pinus* et *Tectona* (FAO, 2001). En France, près de la moitié de la forêt est constitué de peuplements monospécifiques (où une essence représente plus des trois-quarts du couvert des arbres). Les peuplements à deux essences représentent un tiers des peuplements, tandis que ceux à plus de deux essences en représentent 14 % (IGN, 2012). En plantations, les mélanges d'espèces ont pour intérêt de reproduire des structures existantes dans les écosystèmes naturels, rendant ainsi les individus plus résistants aux maladies ou aux contraintes environnementales, par exemple en raison d'une répartition des risques entre chaque espèce, d'une moindre accessibilité de la plante hôte pour les nuisibles ou par renforcement du contrôle biologique par les ennemis naturels (Paquette and Messier, 2010; Jactel et al., 2008; Colin et al., 2008). De plus, des études ont mis en évidence un lien entre productivité et diversité dans différents écosystèmes forestiers, situés en milieu boréal, tropical et tempéré (Kelty, 2006; Forrester and Pretzsch, 2015; Paquette and Messier, 2011). A l'inverse, les monocultures peuvent engendrer un épuisement des sols (en raison d'une exploitation des ressources similaire entre tous les individus du peuplement), une perte de biodiversité et sont généralement plus vulnérables aux maladies et attaques de parasites que les peuplements mélangés (FAO, 1995). Il est donc nécessaire de poursuivre les recherches sur le fonctionnement et les interactions entre espèces dans les

plantations mélangées afin de favoriser leur développement. Il faut notamment réaliser des études sur le long terme et sur des dispositifs à grande échelle et déterminer quels sont les mélanges les plus performants (Paquette and Messier, 2010). Parmi les études comparant les plantations mélangées et les monocultures, on retrouve souvent les mélanges entre espèces fixatrice et non fixatrice d'azote (Forrester et al., 2005; Richards et al., 2010; Binkley, 1992; DeBell et al., 1989; Kunert and Cárdenas, 2015).

La plupart des végétaux assimilent principalement l'azote du sol sous forme de nitrates ou d'ammonium. Cependant, certaines plantes peuvent assimiler également l'azote atmosphérique grâce à une association symbiotique avec des bactéries du sol qui fixent cet azote. Ces bactéries appartenant à l'ordre des rhizobiales (chez les plantes du genre *Fabaceae* ou légumineuses) ou au genre *Frankia* (associées aux plantes actinorhiziennes). Cette symbiose s'effectue au niveau racinaire ; les bactéries se situent dans des structures appelées nodosités ou nodules. Ces bactéries sont capables de fixer l'azote atmosphérique. Un échange s'effectue alors entre les espèces : la plante fournit des composés carbonés aux bactéries qui délivrent de l'azote à la plante. Ainsi, la nutrition azotée des légumineuses et plantes actinorhiziennes dépend de l'azote du sol mais également de l'azote atmosphérique. Le robinier fait partie des légumineuses et peut s'associer à diverses espèces de bactéries du genre *Rhizobium*, *Mesorhizobium* ou *Bradyrhizobium* (Ulrich and Zaspel, 2000; McCray Batzli et al., 1992).

Les espèces fixatrices d'azote peuvent être introduites dans les plantations ligneuses comme végétation de sous étage (avec des espèces comme le trèfle, Arevalo et al., 2005 ; ou les genêts, Watt et al., 2003) ou comme arbres (avec des espèces comme l'acacia, Forrester et al., 2004; Khanna, 1997a ; l'aulne, Bohanek and Groninger, 2005; Côté and Camire, 1984 ; ou le robinier, Groninger et al., 1997). Des travaux scientifiques datant du début du XX^e siècle mentionnent déjà les bénéfices d'une espèce fixatrice d'azote ligneuse (le robinier) sur la teneur en azote du sol et la croissance de différentes espèces d'arbres (catalpa, frêne, tulipier et chêne) dans des plantations (Chapman, 1935). L'intégration d'espèces d'arbres fixateurs d'azote atmosphérique en mélange avec les espèces à croissance rapide est déjà utilisé dans de nombreuses régions du monde, en particulier avec le mélange eucalyptus / acacia, notamment en Asie (Khanna, 1997b), en Amérique du Sud (Brésil, Laclau et al., 2008), en Afrique (Congo, Epron et al., 2013) ou en Océanie (Australie, Forrester et al., 2004). Cependant, en Europe ce type de mélange reste très peu répandu. Le mélange d'espèces telles que le peuplier et le robinier, mieux adaptées au milieu tempéré, est

très peu étudié et pourrait se montrer plus productif que les monocultures de chacune des deux espèces (Rédei et al., 2006). Ces deux espèces sont très couramment plantées en mélange dans la région centrale de la Hongrie entre le Danube et la rivière Tisza (Rédei et al., 2006) et dans le nord de la Chine (Zhai et al., 2006). Par ailleurs, le succès des mélanges entre espèce fixatrice et non fixatrice d'azote au sein des plantations ligneuses va dépendre du type d'interaction entre les deux espèces et des conditions pédoclimatiques qui peuvent varier temporellement et spatialement (Forrester, 2014).

4. Les interactions au sein des plantations

Les mécanismes d'interactions entre espèces sont beaucoup étudiés mais sont très complexes et encore mal compris. L'étude de ces interactions en plantation mixte, avec uniquement deux espèces permet d'établir des schémas simplifiés afin de mieux appréhender les relations qui existent dans des communautés plus complexes (Kelty and Cameron, 1995).

Les différents types d'interactions pouvant exister au sein de plantations ligneuses d'espèces en mélange sont la compétition, la différenciation de niche (ou diminution de compétition) et la facilitation (Boyden et al., 2005 ; Forrester et al., 2006b ; Kelty and Cameron, 1995).

4.1. Compétition

La compétition apparaît quand des individus d'un milieu donné concourent pour une même ressource limitée. Cette interaction mène à la réduction de la survie, de la croissance et/ou de la reproduction des individus concernés. La compétition peut être intra- ou interspécifique. Cette compétition entraîne des modifications morphologiques et/ou physiologiques chez les espèces (mécanismes d'acclimatation). Une espèce peut avoir un avantage compétitif sur une autre en (i) acquérant une plus grande proportion de la ressource limitante, (ii) utilisant plus efficacement l'eau et/ou les nutriments pour la production de la biomasse et/ou (iii) allouant les assimilats de façon à maximiser la survie et la croissance (Nambiar and Sands, 1993).

La compétition pour la lumière peut entraîner des modifications au niveau foliaire : les espèces peuvent présenter des surfaces foliaires plus importantes et une efficacité d'utilisation de l'azote pour la photosynthèse plus élevée (en raison d'une augmentation du partitionnement de l'azote dans le feuillage, Benomar et al., 2011). Au niveau souterrain, les réponses d'une plante à la compétition pour les ressources sont semblables à celles leur permettant de s'ajuster à un manque d'eau ou

d'éléments nutritifs disponibles dans le sol (Nambiar and Sands, 1993). Les individus peuvent par exemple, en réponse à une compétition au niveau souterrain, augmenter leur longueur ou leur surface spécifique racinaire, ce qui leur permet d'améliorer la captation des ressources (Bolte and Villanueva, 2006).

Certaines études ont montré qu'il pouvait exister au sein d'un mélange d'espèce fixatrice / non fixatrice d'azote une compétition menant à une baisse de croissance ou un taux de mortalité plus important que dans les monocultures pour l'une des deux espèces (Binkley, 1992; Moukoudi et al., 2012; Nouvellon et al., 2012). L'hypothèse du gradient de stress prédit que les interactions biotiques basculent du négatif au positif lorsque la disponibilité des ressources abiotiques diminue et que l'environnement devient plus contraignant (Bertness and Callaway, 1994). Ainsi, la compétition au sein d'un mélange diminue et peut faire place à des interactions positives (complémentarité) lorsque les ressources (eau et nutriments) deviennent limitées (Callaway and Walker, 1997 ; Pretzsch, 2013). Sur les sites fertiles, où l'azote n'est pas la principale ressource limitante, les monocultures de l'espèce non fixatrice sont donc plus productives (production primaire nette aérienne et accumulation de biomasse supérieure) que le mélange (Binkley, 1983). Cette compétition peut mener à la suppression de l'espèce fixatrice dans le mélange (par exemple avec le mélange eucalyptus / acacia poussant sur un substrat enrichi en N, Forrester et al., 2005). Cependant, même sur les sites pauvres en azote, la compétition peut-être plus importante que les mécanismes de facilitation ou de différenciation de niches. Une compétition entre l'espèce fixatrice et non fixatrice s'observe couramment dans les jeunes plantations car les processus d'enrichissement du sol en azote peuvent parfois être longs. Les monocultures de l'espèce fixatrice sont alors plus productives, comme par exemple dans le mélange aulne / douglas (Binkley, 1992) ou eucalyptus / albizia (DeBell et al., 1989).

4.2. Réduction de compétition ou différenciation de niches

Au sein du mélange, les individus de chaque espèce peuvent présenter des niches écologiques séparées (stratégies d'exploration et/ou besoins en ressources différents). Cela mène à une diminution de la compétition (la compétition intra-spécifique étant plus intense que la compétition interspécifique) et à une plus grande quantité de ressources utilisées. Les espèces sont ainsi plus efficaces pour utiliser les ressources (Kelty and Cameron, 1995). Le mélange présente alors une productivité plus importante que les monocultures.

Au niveau aérien, une stratification de la canopée peut augmenter la productivité du mélange si l'espèce la moins tolérante à l'ombrage se retrouve au-dessus de l'espèce la plus tolérante à l'ombrage. A l'inverse, si la moins tolérante à l'ombrage se retrouve dans les strates inférieures alors le mélange sera moins productif que les monocultures. Les mélanges épicéa et hêtre ou chêne et hêtre présentent ainsi une productivité plus élevée que celle des monocultures si le hêtre occupe les strates inférieures de la canopée ; mais lorsque l'épicéa ou le chêne sont élagués pour permettre au hêtre de se développer d'avantage au niveau aérien, alors le mélange devient moins productif (Kelty, 1992). Une stratification des parties aériennes peut également exister au sein d'un mélange entre espèce fixatrice et non fixatrice d'azote et permettre d'augmenter l'interception de la lumière et donc l'assimilation du carbone et augmenter la productivité du mélange en comparaison avec les monocultures. Par exemple, dans le mélange eucalyptus / acacia, l'acacia semble être plus tolérant à l'ombrage que l'eucalyptus et peut se retrouver dans les strates inférieures sans que cela perturbe son fonctionnement (Bauhus et al., 2004). Cette stratification de la canopée diminue la compétition interspécifique pour les deux espèces en comparaison à la compétition intra-spécifique. Néanmoins, la stratification verticale de la canopée d'un peuplement mélangé, même lorsqu'elle conduit à une augmentation de l'absorption du rayonnement par l'ensemble de la canopée, ne s'accompagne pas toujours d'une plus forte production si l'efficacité d'utilisation de la lumière décroît, comme cela a pu être mis en évidence dans une plantation mixte d'acacia et d'eucalyptus au Brésil (Le Maire et al., 2013).

Une stratification des systèmes racinaires peut aussi exister et conduire à une augmentation de la productivité dans le mélange. L'espèce avec les racines ancrées plus profondément va pouvoir capter les nutriments lessivés et l'eau qui n'auront pas été prélevés par l'espèce dont les racines se sont développées en surface, ce qui augmente alors l'efficacité d'utilisation des ressources du système (Jose et al., 2006). Il a en effet été montré dans le mélange eucalyptus / acacia (Forrester et al., 2010), ainsi que dans différents mélanges de deux ou trois espèces tropicales (Kunert et al., 2012), qu'une différence dans la profondeur d'extraction de l'eau entre les différentes espèces conduit à une amélioration de l'efficacité d'utilisation de l'eau dans le mélange et entraîne alors une augmentation de la productivité. Par ailleurs, et en accord avec l'hypothèse du gradient de stress, si l'eau n'est pas la principale ressource limitante dans le système, le mélange peut se montrer moins efficace pour utiliser l'eau et moins productif que les monocultures (Grossiord et al., 2013). Néanmoins, cette stratification verticale des systèmes racinaires dans un peuplement mélangé ne

reflète pas toujours la complémentarité des deux espèces dans l'acquisition des ressources édaphiques. Elle peut en effet être la traduction d'une exclusion des horizons où la ressource limitante est la plus abondante par compétition du système racinaire d'une espèce en présence d'une autre espèce. Une telle situation d'exclusion a pu être caractérisée dans la plantation mixte d'acacia et d'eucalyptus au Brésil mentionnée plus haut (Laclau et al., 2013).

Les espèces en mélange peuvent prélever une même ressource mais sous une forme différente ce qui entraîne donc une plus grande utilisation de cette ressource et une diminution de compétition dans le mélange. Seul l'azote minéral du sol, constitué des nitrates (NO_3^-) et de l'ammonium (NH_4^+), peut être prélevé par les plantes. La plupart des essences forestières utilisent généralement l'ammonium comme source d'azote (Haynes and Goh, 1978; Oaks, 1992). Dans un mélange eucalyptus / acacia, il a été montré que l'eucalyptus prélevait préférentiellement le NO_3^- (la forme d'azote préférentiellement utilisée par les arbres), alors que l'acacia prélevait préférentiellement NH_4^+ (Pfautsch et al., 2009b). Cette stratification chimique pour une ressource peut se mettre en place quand les espèces dans le mélange sont associées à des mycorhizes différentes (Schulze et al., 1994). En plus de ces deux sources d'azote dans le sol, les espèces fixatrices ont aussi accès au N_2 atmosphérique. Une diminution de la compétition dans les mélanges d'espèces fixatrices et non fixatrices d'azote peut avoir lieu car leur acquisition de l'azote se fait par deux sources différentes, sol et atmosphère (Jose et al., 2006).

4.3. Facilitation

La facilitation désigne le cas où la présence d'une des deux espèces dans le mélange bénéficie au maintien, à la croissance ou à la survie de l'autre espèce. La différenciation de niche et la facilitation sont souvent regroupées sous le terme de complémentarité car ces deux mécanismes sont difficiles à séparer (Loreau and Hector, 2001). Dans les plantations mixtes d'espèces fixatrice / non fixatrice d'azote, l'effet de facilitation peut se faire par l'amélioration du statut azoté du sol (dans le mélange eucalyptus / falcata, Boyden et al., 2005 ; ou dans le mélange eucalyptus / acacia, Khanna, 1997a) ou via l'augmentation du recyclage des nutriments en mélange en comparaison avec les monocultures de l'espèce non fixatrice (dans le mélange eucalyptus / albizia, Binkley, 1992 ; ou dans les mélanges eucalyptus / casuarina et eucalyptus / leucaena, Parrotta, 1999). Des échanges d'azote peuvent également se produire entre des espèces partageant un réseau mycorhizien commun (He et al., 2005). Les mélanges entre espèces fixatrices et non fixatrices d'azote peuvent également

améliorer la quantité de phosphore dans le sol dont pourra bénéficier l'espèce non fixatrice. Ce phénomène a été montré dans le mélange eucalyptus / acacia (Forrester et al., 2006b). L'augmentation en phosphore est probablement due à un prélèvement plus en profondeur du phosphore par l'espèce fixatrice et à ses capacités à utiliser le phosphore de façon plus efficiente que l'espèce non fixatrice (Sitters et al., 2013). Cependant, une augmentation de la teneur en phosphore disponible dans le sol n'est pas toujours observée. L'inverse peut également se produire, dû à un prélèvement important du phosphore par l'espèce non fixatrice (dans le mélange eucalyptus / acacia, Koutika et al., 2014).

5. Impact des interactions à l'échelle de la plantation

Les résultats des interactions entre espèces au sein d'un mélange sont souvent décrits en termes d'*overyielding* et *underyielding* (Pretzsch, 2013), que l'on pourrait traduire en français par *production supérieure* et *production inférieure* et correspondant à un effet positif du mélange dans le premier cas et un effet négatif du mélange dans le second cas. Ces concepts permettent d'évaluer les performances du mélange (en termes de croissance, productivité ou toute autre fonction ou service de l'écosystème) en comparaison à ce qu'on observe en monoculture. Lorsque les interactions positives (diminution de compétition et/ou facilitation) prédominent au sein du mélange, un effet positif du mélange est observé : le mélange d'espèces est plus productif que ce à quoi on pouvait s'attendre à obtenir d'après les observations des monocultures de chacune des espèces (Hector, 2006; Toïgo et al., 2015). A l'inverse, si la compétition interspécifique prédomine, un effet négatif du mélange est observé : le mélange est moins productif que ce à quoi on pouvait s'attendre à obtenir d'après les observations des monocultures de chacune des espèces (Forrester and Pretzsch, 2015; Forrester et al., 2004). Dans le cas où le mélange est plus performant que chacune des monocultures, on parle alors de *transgressive overyielding* (Forrester, 2014).

5.1. Sur la croissance et la production de biomasse

De nombreuses études ont évalué les effets du mélange avec une espèce ligneuse fixatrice d'azote sur la productivité d'une plantation (Tab. I). Le genre *Eucalyptus* est le plus souvent étudié. Peu d'études montrent des effets positifs du mélange sur la productivité pour des espèces adaptées au climat tempéré (dans un mélange aulne / douglas, Binkley, 1983 ; dans un mélange aulne / peuplier, DeBell and Radwan, 1979). Les effets de mélange entre espèce fixatrice et non fixatrice d'azote peuvent être positifs ou négatifs et ce pour un même couple d'espèces en fonction de l'âge, des

conditions pédoclimatiques ou de la proportion de chaque espèce dans le mélange (Tab. I). Il a été montré que les effets positifs du mélange sont plus marqués sur les sites où la productivité est plus faible, en accord avec l'hypothèse du gradient de stress (Toïgo et al., 2015).

La production de biomasse d'une plantation est déterminée par la croissance des individus et dépend : de la disponibilité et l'acquisition des ressources, de l'efficacité d'utilisation des ressources et de l'allocation des photosynthétats aux différents tissus comme les racines ou la tige (Binkley and Giardina, 1997). Ces paramètres peuvent être modifiés dans le mélange du fait de la présence d'interactions positives ou négatives entre les deux espèces.

Les capacités photosynthétiques d'une plante sont liées à la disponibilité des ressources : eau, lumière et nutriments (Percy et al., 1987; Pereira et al., 1992), et en particulier à la concentration en azote dans les feuilles (Evans, 1989; Field and Mooney, 1986). Pour la plupart des plantes, une augmentation de la disponibilité en azote se traduit par une augmentation de leur concentration en azote foliaire (Marks and Clarke, 1995; Zatylny and St-Pierre, 2006). Ainsi, il a été montré que des eucalyptus présentaient des concentrations foliaires en azote et en RuBisCo supérieures en présence d'acacias (Küppers, 1996). Des études ont également montré que la surface foliaire pouvait être augmentée dans les plantations mélangées, entraînant ainsi une assimilation plus importante de carbone, constituant principal de la biomasse, et donc une plus forte production (Moore et al., 2011; Forrester et al., 2012). Ceci est dû à une disponibilité en azote plus grande pour les arbres. En effet, la surface foliaire est généralement corrélée à la quantité d'azote disponible pour la plante : si la quantité de carbone assimilée par la plante est plus limitante que la quantité d'azote pour la croissance, la plante favorisera la production de feuilles (Körner, 2013). Dans un mélange eucalyptus / acacia, la quantité d'azote dans les feuilles, la surface foliaire, la quantité de lumière absorbée et l'efficacité d'utilisation de la lumière étaient supérieures aux monocultures en raison d'une augmentation de la disponibilité en azote et d'une stratification de la canopée (Forrester et al., 2012). Par ailleurs, la conductance stomatique et l'assimilation maximale de l'eucalyptus étaient plus élevées qu'en monoculture. Cependant, ces différences étaient attribuées à une disponibilité en eau supérieure pour l'eucalyptus et non à l'augmentation de la concentration en azote dans les feuilles (Forrester et al., 2010).

Tableau I. Effet du mélange observé dans différentes plantations d'espèces fixatrices et non fixatrices d'azote sur la production de biomasse ligneuse, la production primaire nette (PPN), la biomasse totale et le volume de bois. Ces effets sont exprimés en comparant les résultats obtenus dans le mélange avec ceux de la monoculture la plus performante, qui apparaît en gras dans la colonne "Espèces" (mélange / **monoculture** - 1). Les différences significatives entre le mélange et la monoculture la plus productive sont indiquées lorsqu'elles étaient disponibles : (*) pour $P < .05$ et (ns) pour non significatif.

Espèces, (proportion)	Age, localisation	Variable	Effet du mélange	Référence
<i>Acacia mangium</i> / <i>Eucalyptus urophylla</i> × <i>E. grandis</i> , (50:50)	7 ans, Congo	PPN	+9% (ns)	(Epron et al., 2013)
		Biomasse ligneuse	+37% (*)	
<i>A. mangium</i> / <i>E. grandis</i> , (50:50)	6 ans, Brésil	PPN	-15% (ns)	
		Biomasse ligneuse	-28% (*)	
<i>A. mearnsii</i> / <i>E. globulus</i> , (50:50)	Australie, 3 ans	Biomasse aérienne	-8%	(Forrester et al., 2004)
	4 ans		-2%	
	5 ans		+0%	
	6 ans		+9%	
	9 ans		+17%	
	11 ans		+30% (*)	
(25:75)			+13% (ns)	
(75:25)			+25% (ns)	
<i>A. mearnsii</i> / <i>E. globulus</i> , (50:50)	9.5 ans, Australie	Biomasse aérienne	+19%	(Bauhus et al., 2004)
<i>Casuarina equisetifolia</i> / <i>E. × robusta</i> , (50:50)	4 ans, Puerto Rico	Biomasse aérienne	-8% (ns)	(Parrotta, 1999)
<i>Leucaena leucocephala</i> / <i>E. × robusta</i> , (50:50)		Biomasse aérienne	+40% (ns)	
<i>Albizia falcataria</i> / <i>E. saligna</i> , (66:34)	6 ans, Etats-Unis	Biomasse ligneuse	+17%	(Binkley et al., 1992)
(50:50)			+9%	
(34:66)			+0%	
(25:75)			-13%	
(11:89)			-19%	
<i>Caragana arborescens</i> / <i>Salix miyabeana</i> ,	4 ans, Canada (Harris)	Biomasse aérienne	-30% (*)	(Moukoumi et al., 2012)
<i>C. arborescens</i> / <i>S. miyabeana</i> ,	(Saskatoon 1)		-17% (ns)	
<i>C. arborescens</i> / <i>S. miyabeana</i> ,	(Saskatoon 2)		-27% (ns)	

Tableau I. (suite)

Espèces	Age, localisation	Variable	Effet du mélange	Référence
<i>Alnus rubra</i> / <i>Pseudotsuga menziesii</i> , <i>A. rubra</i> / <i>P. menziesii</i> ,	23 ans, Etats-Unis (Mt. Benson) (Skykomish)	Biomasse aérienne	+97% (*) -15% (ns)	(Binkley, 1983)
<i>A. rubra</i> / <i>Populus trichocarpa</i> ,	2 ans, Etats-Unis	Biomasse ligneuse	+55%	(DeBell and Radwan, 1979)
<i>Alnus</i> sp. / <i>P. trichocarpa</i> × <i>deltoides</i> ,	3 ans, France	Volume de bois	-25%	(Teissier du Cros et al., 1984)
<i>A. glutinosa</i> / <i>P. deltoides</i> ,	13 ans, Iran	Volume de bois	-2% (ns)	(Koupar et al., 2011)

Une modification dans l'allocation du carbone peut également conduire à une augmentation de la production de biomasse aérienne dans le mélange. Le carbone est préférentiellement alloué vers les parties aériennes au détriment des parties racinaires (Forrester et al., 2006a; Epron et al., 2013). Ceci est dû à une augmentation de la disponibilité des ressources (l'azote, dans le cas de ces deux études) au niveau souterrain (Litton et al., 2007). L'apport de fertilisants peut d'ailleurs conduire à des effets similaires (par exemple dans des plantations d'eucalyptus, Giardina et al., 2003).

5.2. Sur la fertilité et l'acquisition de l'azote

L'azote minéral du sol provient de la décomposition de la matière organique du sol, des débris végétaux et animaux ou des amendements organiques (fumier, compost, litière, etc.) ajoutés au sol. La nutrition azotée des espèces fixatrices dépend non seulement de cet azote présent dans le sol mais également de l'azote atmosphérique. La fixation symbiotique de l'azote peut représenter entre 1 et 200 kg N ha⁻¹ an⁻¹ représentant 10 à 100% de l'azote total utilisé par la plante hôte (Binkley and Giardina, 1997; Khanna, 1997b; Binkley, 1992). La détermination de la quantité d'azote dérivé de la fixation de l'azote atmosphérique est décrite dans la partie 11. du Matériel et Méthodes.

La quantité d'azote dans le sol des plantations mélangées entre espèces fixatrices et non fixatrices d'azote peut être supérieure à celle des monocultures de l'espèce non fixatrice (DeBell et al., 1989; Binkley et al., 1992; Khanna, 1997b). Une augmentation de la disponibilité des nutriments dans les plantations mélangées d'espèce fixatrice et non fixatrice d'azote nécessite : (i) la fixation du N₂ via la bactérie en association avec l'espèce fixatrice, (ii) une accumulation de l'azote dans les tissus de

l'espèce fixatrice, (iii) le retour au sol de la matière organique riche en azote provenant de l'espèce fixatrice, et (iv) la minéralisation de cette matière organique (Bouillet et al., 2008). Par ailleurs, dans les plantations mélangées entre espèce fixatrice et non fixatrice d'azote, la disponibilité des nutriments et notamment de l'azote peut augmenter en comparaison avec les monocultures en raison : (i) d'une augmentation de la minéralisation (Voigtlaender et al., 2011), (ii) d'une accélération du recyclage des nutriments due à une production et décomposition plus importante de litière, (iii) d'une stratification des systèmes racinaires entre les deux espèces (Richards et al., 2010).

La minéralisation de l'azote organique du sol dépend de la qualité de la matière organique (ratio C:N, contenu en lignine et composés phénoliques, etc.), des conditions environnementales, du pH, de la texture, du contenu en minéraux ou encore de la microfaune du sol (Mafongoya et al., 1997). Dans les mélanges d'espèces, la qualité de la matière organique peut être modifiée en comparaison avec les monocultures, de même que la communauté microbienne de la rhizosphère et la stabilisation de la matière organique (Richards et al., 2010; Gartner and Cardon, 2004), notamment dans les mélanges entre espèce fixatrice et non fixatrice d'azote (Bini et al., 2013). Les litières des espèces fixatrices d'azote se décomposent rapidement en raison de leur concentration élevée en nutriments et de leur faible teneur en composés carbonés résistants (Binkley and Giardina, 1997). Ainsi, des études ont mis en évidence une accélération du recyclage des nutriments dans des mélanges entre espèce fixatrice et non fixatrice d'azote (Binkley, 1992 ; Parrotta, 1999). L'espèce non fixatrice d'azote peut donc bénéficier de cet azote par transfert indirect, via la minéralisation de l'azote organique provenant des litières, des racines ou des exsudats racinaires de l'espèce fixatrice, mais aussi dans certains cas par un transfert direct de l'azote via les mycorhizes (He et al., 2005).

6. Objectifs de la thèse

Cette thèse a été réalisée dans le cadre du projet Intens&fix (Annexe 1). L'objectif de cette étude était d'évaluer l'impact du mélange peuplier / robinier sur la croissance, la production de biomasse et l'acquisition de l'azote et du carbone dans la plantation. Ces paramètres sont susceptibles d'être modifiés dans le mélange en comparaison avec les monocultures du fait de l'apport d'azote provenant des litières de robinier. Ces travaux nous ont permis d'apporter des éléments de réponse

concernant les interactions présentes au sein du mélange d'espèces peuplier / robinier et leur impact sur la productivité et le maintien de la fertilité.

Les hypothèses que nous avons testés sont au nombre de trois (Fig. 2) :

- 1) A l'échelle des individus, la présence du robinier améliore la croissance et la production de biomasse des peupliers, ainsi que leur surface foliaire. A l'échelle de la parcelle, l'indice de surface foliaire (Leaf Area Index, LAI) est donc plus élevé ce qui permet une assimilation plus importante du carbone et donc une augmentation de la production primaire nette aérienne (Aboveground Net Primary Production, ANPP) et de la production de biomasse ligneuse. Au contraire, le flux de carbone vers le compartiment souterrain (Total Belowground Carbon Flux, TBCF) diminue ou reste inchangé du fait de l'amélioration de la fertilité.
- 2) L'amélioration de la production est due à une augmentation du stock d'azote (N) dans le milieu résultant de la fixation d'azote par rhizobium associé au robinier et au retour au sol des litières de robinier riches en azote, dont le peuplier bénéficie par transfert indirect.
- 3) La compétition interspécifique est moins intense pour le peuplier que la compétition intraspécifique car il bénéficie de la facilitation par le robinier, mais elle augmente pour le robinier pour l'acquisition de l'azote du sol, ce qui conduit à une augmentation de la fixation d'azote atmosphérique.

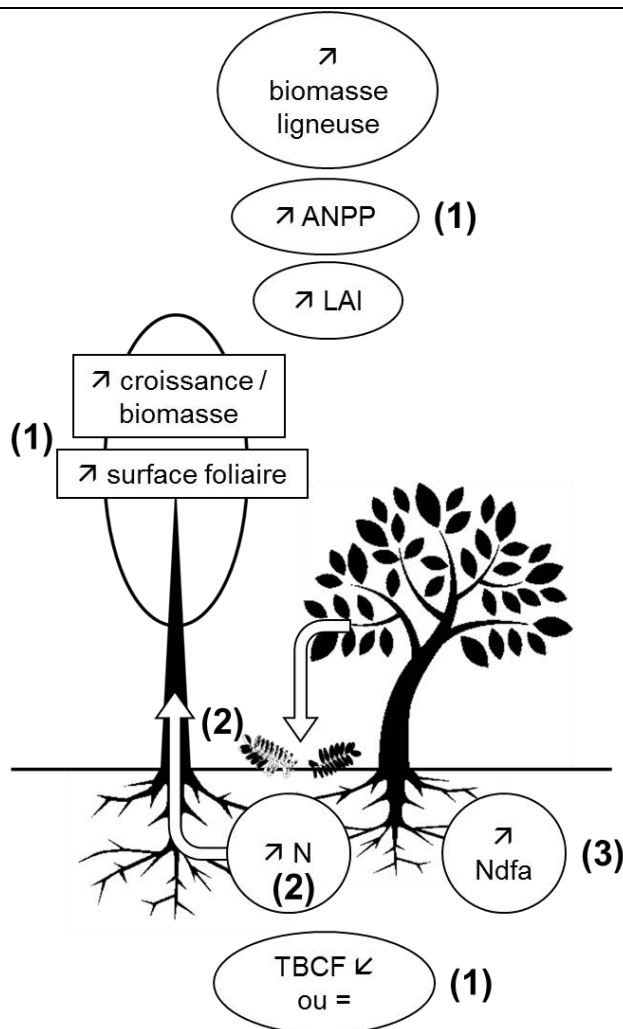


Figure 2. Schéma illustrant les modifications (de croissance, production, acquisition du carbone et de l'azote) pouvant exister au sein du mélange peuplier / robinier à l'échelle des individus (rectangles) ou de la parcelle (cercles et ovales). Le signe "=" n'indique pas de différence, "↑" indique une augmentation et "≤" indique une diminution dans le mélange par rapport à la monoculture. Les numéros entre parenthèses renvoient aux différentes hypothèses : (1) la croissance et la surface foliaire du peuplier sont plus élevées dans le mélange, tout comme LAI (indice de surface foliaire) et ANPP (production primaire nette aérienne), alors que TBCF (flux de carbone vers le compartiment souterrain) est plus faible ou identique ; (2) ceci est dû à une augmentation du stock d'azote (N) dans le sol due à la fixation du N atmosphérique par le robinier et au retour au sol de ses litières riches en N ; le peuplier bénéficie de ce N par transfert indirect ; (3) le peuplier bénéficie d'un effet de facilitation par le robinier, mais la compétition interspécifique augmente pour le robinier pour l'acquisition du N du sol, ce qui conduit à une augmentation de Ndfa (N dérivé de la fixation du N₂).

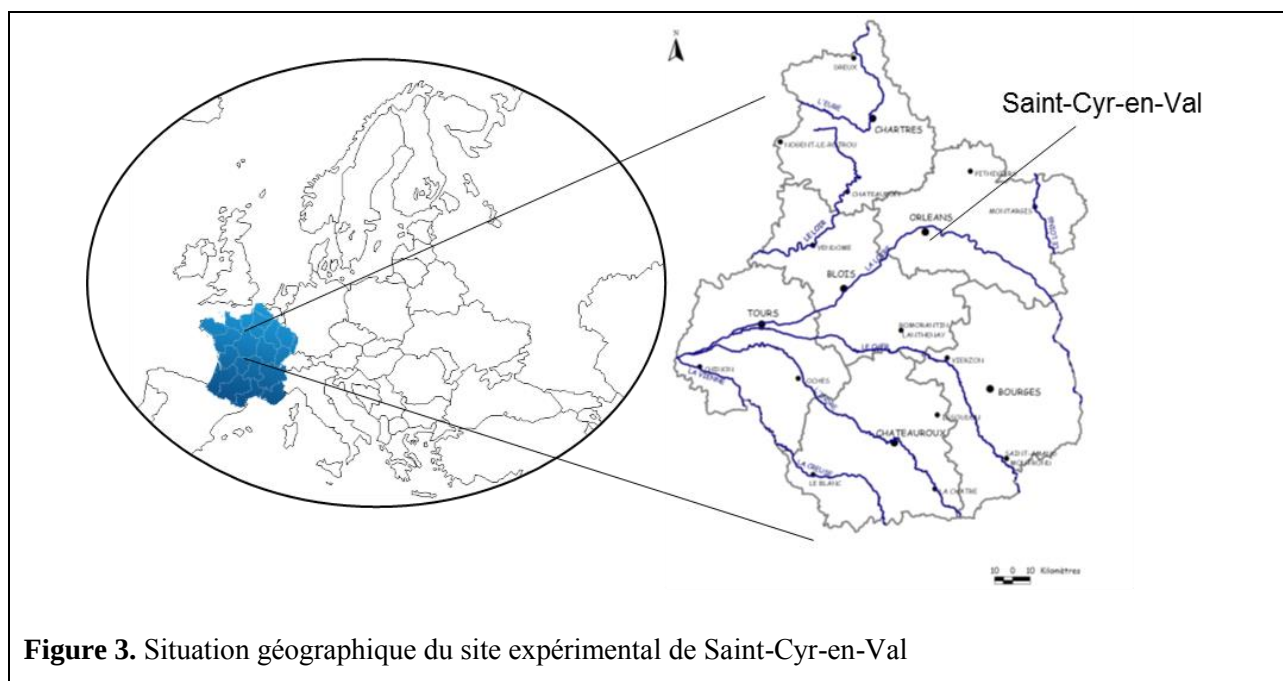
Après avoir présenté le site expérimental, les différentes mesures qui ont été réalisées au cours de cette thèse et la manière dont les résultats ont été analysés seront décrits dans le chapitre « Matériels et Méthodes ». La détermination du flux de CO₂ du sol, une des composantes importantes de TBCF, a fait l'objet d'un article en cours de révision pour la revue "Agricultural and Forest Meteorology" (Annexe 3). Les principaux résultats de cet article, concernant le site de Saint-Cyr-en-Val, sont également présentés dans cette section. Les résultats seront présentés sous forme de deux chapitres. Dans une première partie, nous présenterons l'influence du mélange peuplier / robinier sur la croissance, la production de biomasse et l'allocation de carbone de chaque espèce afin de tester la première hypothèse. Dans une seconde partie, nous étudierons les effets du mélange peuplier / robinier sur la nutrition azotée des deux espèces afin de vérifier la validité des deux autres hypothèses. En outre, deux méthodes permettant de déterminer la fixation et le transfert d'azote entre espèces ont été comparées : la dilution isotopique et l'abondance naturelle. Nous discuterons ensuite des effets du mélange observés sur la plantation de Saint-Cyr-en-Val en confrontant nos résultats avec les hypothèses initiales.

Matériel et méthodes

1. Présentation du site

1.1. Situation

Le site se situe sur le lieu-dit : « La Ferme des Courtes » (47.80 N ; 1.97 E), à St-Cyr-en-Val, près d'Orléans, dans le département du Loiret (Fig. 3). La parcelle est située en bordure de plateau dominant légèrement la vallée du Morchène, sur des alluvions de hautes terrasses de la Loire. La superficie de la parcelle est de 0.7 ha (environ 50 m sur 150 m). Elle présente une légère pente orientée vers le sud.



1.2. Climat

Des données météorologiques sont acquises depuis 2011 sur le site : pression atmosphérique (grâce à un capteur de pression atmosphérique), température de l'air (par une thermorésistance) et précipitations (grâce à un pluviomètre). Le climat est tempéré. La moyenne annuelle (sur 30 ans, de 1971 à 2000) des températures est de 11 °C. La moyenne annuelle des précipitations est de 640 mm.

1.3. Sol et statut hydrique

Des prélèvements de sol ont été effectués environ tous les 25 m dans la longueur du dispositif (6 prélèvements) au moment de l'établissement de la plantation sur différents horizons afin de

déterminer le contenu en carbone et azote, ainsi que la texture et le pH du sol (Tab. II). D'après la classification WRB (World Reference Base, FAO), le sol est de type Luvisol gleyique.

Tableau II. Moyennes ($\pm$ erreur standard) des teneurs en argiles, limons, sables, matière organique (MO), carbone organique (CO), azote total (N tot), rapport carbone/azote (C/N) et pH du sol pour les horizons : 0-15 cm, 15-30 cm et 30-45 cm.

	0-15 cm	15-30 cm	30-45 cm
Argiles (%)	9.13 $\pm$ 1.31	9.01 $\pm$ 2.15	10.20 $\pm$ 3.90
Limons (%)	22.67 $\pm$ 2.44	21.44 $\pm$ 3.91	21.10 $\pm$ 6.05
Sables (%)	68.20 $\pm$ 2.79	69.54 $\pm$ 5.88	68.70 $\pm$ 9.78
MO (%)	1.68 $\pm$ 0.50	1.47 $\pm$ 0.38	0.84 $\pm$ 0.30
CO (%)	0.97 $\pm$ 0.29	0.85 $\pm$ 0.22	0.49 $\pm$ 0.17
N tot (%)	0.08 $\pm$ 0.02	0.07 $\pm$ 0.02	0.04 $\pm$ 0.01
C/N	11.7 $\pm$ 0.8	11.6 $\pm$ 0.6	12.0 $\pm$ 1.6
pH	5.6 $\pm$ 0.3	6.0 $\pm$ 0.5	6.3 $\pm$ 0.5

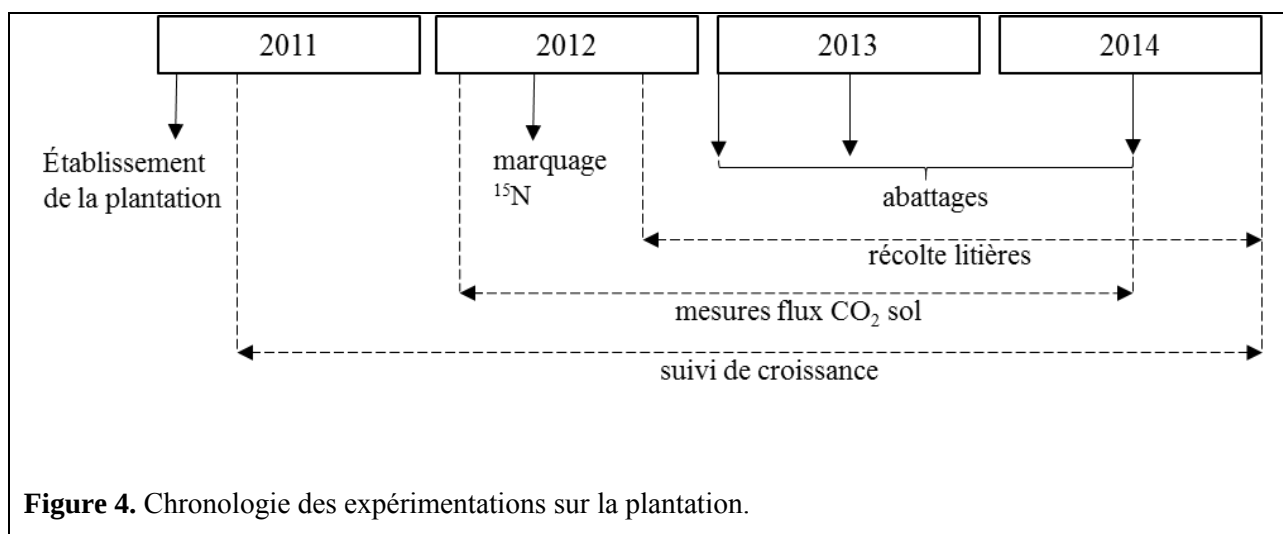
La teneur en eau du sol était suivie. Deux profils de mesure ont été mis en place pour chaque espèce et traitement, l'un situé entre deux rangs et l'autre situé entre deux arbres sur un même rang. Les profils étaient composés de sondes CS650 disposées à 10, 30, 50 et 75 cm de profondeur (32 sondes).

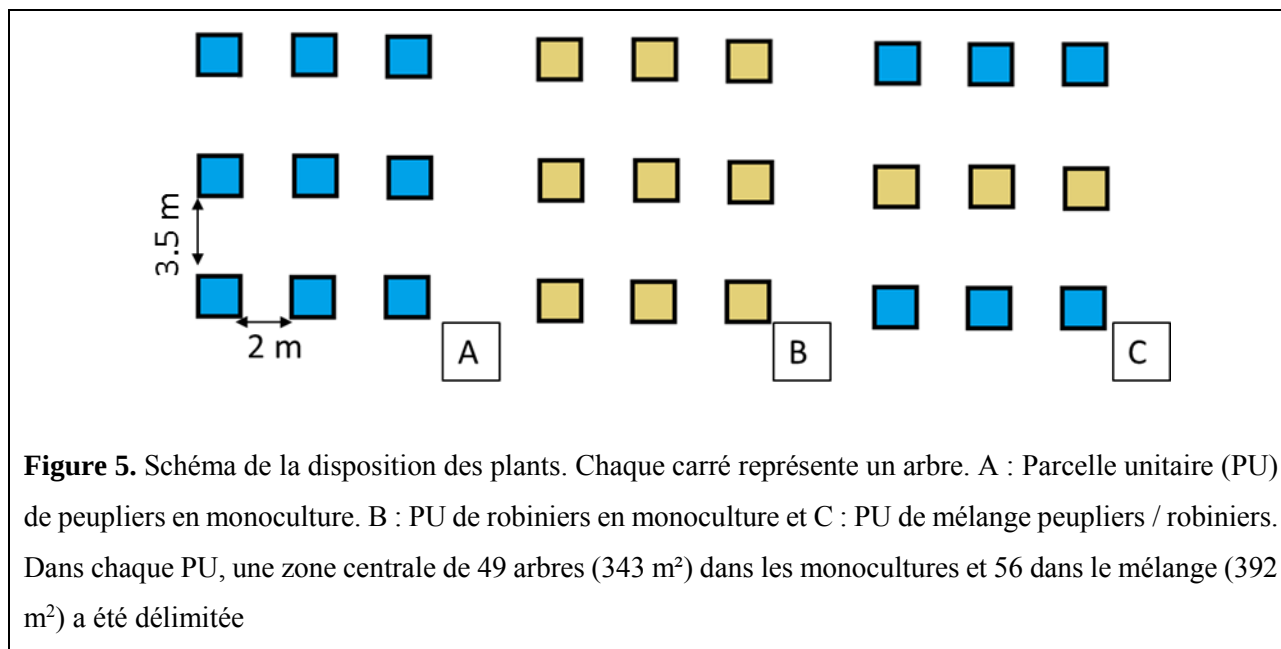
Le potentiel hydrique foliaire de base des arbres était suivi régulièrement au cours des saisons de végétation de juillet 2012 à juillet 2014. Cette mesure renseigne sur la contrainte hydrique subie par les arbres. Les mesures étaient réalisées grâce à une chambre à pression de Scholander, en fin de nuit, lorsque la transpiration est négligeable et que la plante a reconstitué ses réserves en eau. La tension de sève dans le végétal est alors considérée en équilibre avec le potentiel hydrique du sol dans la zone racinaire. Pour chaque date, les mesures étaient effectuées sur deux feuilles matures prélevées sur des arbres différents pour chaque bloc, espèce et traitement (soit quatre mesures par espèce et par traitement pour chaque date).

2. Arrangement du dispositif

La plantation de St-Cyr-en-Val est constituée d'un mélange de peupliers et de robiniers plantés le 31 mars 2011 (Fig. 4 et Annexe 2). La densité est de 1428 tiges ha⁻¹. La plantation est composée de deux blocs de 0.34 ha. Lors de l'installation du dispositif, la plantation de St-Cyr-en-Val

regroupait 981 arbres : 487 dans le bloc 1 dont 241 peupliers et 246 robiniers ; 494 dans le bloc 2 dont 253 peupliers et 241 robiniers. Chaque bloc est constitué d'une parcelle unitaire (PU) de robiniers en monoculture, d'une PU de peupliers en monoculture et d'une PU de mélange des deux espèces en alternance par ligne (Annexe 2). L'alternance par rang de chacune des deux espèces (en proportion 50:50) est l'option la moins contraignante pour que la récolte de chaque espèce se fasse séparément, si par exemple on ne souhaite pas récolter les deux espèces au même moment ou si on ne veut pas mélanger la biomasse des deux essences. Par ailleurs, certaines études montrent que la proportion optimale (présentant la plus forte productivité) entre un arbre fixateur et un non fixateur d'azote, correspond au mélange 50:50 (Bauhus et al., 2004). Une distance de 2 mètres sépare chaque plant entre eux sur une même ligne et une distance de 3.5 mètres sépare les plants entre deux lignes (Fig. 5).





3. Matériel végétal

Le peuplier (*Populus* sp.) et le robinier (*Robinia pseudoacacia*) sont deux espèces couramment utilisées en taillis à courte rotation en milieu tempéré, en raison de leur croissance rapide et de leur capacité à rejeter de souche après recépage, c'est-à-dire, à former de nouvelles parties aériennes à partir de leur souche après récolte (DeBell and Alford, 1972 ; Rédei et al., 2011 ; Sennerby-Forsse et al., 1992). Ces deux espèces ont été choisies car elles présentent des caractères antagonistes laissant penser que de la complémentarité pourrait s'exercer entre elles dans le mélange. Leurs houppiers présentent chacun une forme différente : le peuplier avec un port élancé et le robinier avec une cime plus ramifiée et ramassée. De même, leurs systèmes racinaires se différencient pour certains aspects, le peuplier ayant une architecture racinaire de surface très peu ramifiée (sans fourche) contrairement au robinier (Drénou, 2006). Le robinier est un arbre très peu gourmand en eau et tolérant à la sécheresse, contrairement au peuplier (Grünewald et al., 2009; Mantovani et al., 2014). Concernant le peuplier, le clone néerlandais 'Dorskamp' (*Populus* × *euramericana*, obtenu par le croisement : *Populus deltoides* × *Populus nigra*) a été retenu pour cette étude car il présente une grande plasticité, une bonne résistance aux maladies (telle que la rouille foliaire, *Melampsora larici-populina*) et à certains stress abiotiques, notamment au stress hydrique (Brignolas et al., 2000; Marron et al., 2003). La variété hongroise de robinier 'Nyírségi' a été choisie car c'est l'une des plus productives et elle est couramment utilisée pour la production de bois (Chambre d'agriculture des Alpes de Haute Provence, 2009 ; Keresztesi, 1983).

Des boutures de 20 cm de peupliers euraméricains et des plants racinés de 1 an de robiniers ont été plantés sur la parcelle le 31 mars 2011. Au total, la plantation regroupait à l'origine 981 arbres : 487 dans le bloc 1 dont 241 peupliers et 246 robiniers ; 494 dans le bloc 2 dont 253 peupliers et 241 robiniers. Aucune fertilisation ou irrigation n'a été appliquée. Un désherbage chimique a été réalisé une fois par an et un désherbage mécanique plusieurs fois par an.

4. *Suivi de croissance*

Un suivi non destructif de la croissance des plants a été réalisé toutes les 3 semaines environ en période de croissance sur des arbres sélectionnés au centre des PU (40 arbres par espèce et par traitement ; Fig. 4 et Annexe 2). Ces arbres ont été sélectionnés deux mois après l'établissement de la plantation et correspondaient aux classes de hauteur les plus représentatives en terme d'effectif. La hauteur de la tige dominante et le diamètre à 1.30 m de toutes les tiges des plants ont été mesurés. Un diamètre virtuel (D_v) a été calculé à partir de la somme des surfaces de section de chaque tige d'un plant.

5. *Inventaire*

Des mesures de hauteur et diamètre de plants ont été effectuées sur tous les arbres de la plantation avant chaque abattage (Fig. 4). Tout au long de l'expérimentation, un inventaire de la mortalité a été effectué annuellement.

6. *Biomasse aérienne et racinaire*

6.1. *Abattages*

Des abattages ont été réalisés à trois reprises (Tab. III et Fig. 4). Les arbres abattus ont été sélectionnés proportionnellement à leur contribution par rapport à la surface terrière de la plantation de manière à avoir une gamme représentative de la population totale, nécessaire à l'établissement d'équations allométriques permettant d'extrapoler la production à l'échelle du peuplement à partir des dimensions des arbres.

Tableau II. Récapitulatif des abattages aux différentes dates. * indique que les arbres abattus sont issus de la zone ayant été marquée au ^{15}N en juin 2012.

Date de prélèvement	Age de la plantation	Nombre d'arbres abattus par espèce et par traitement
Janvier 2013	2 ans	4 + 4*
Juin 2013	2.5 ans	8*
Juin 2014	3.5 ans	2 + 6*

Dans la mesure du possible, les arbres sélectionnés pour les abattages se situaient en dehors des zones centrales des PU (zone de suivis de croissance) et avaient encore tous leurs voisins vivants (Annexe 1). Pour la récolte des systèmes racinaires, un volume de sol, correspondant à la demi-distance entre chaque arbre sur un même rang et entre les rangs, a été découpé autour du collet à l'aide d'une pelleteuse et la motte a ensuite été extraite. Puis, les racines ont été mises à nu par nettoyage manuel et lavage à l'eau. Cette méthode permet d'extraire aisément les systèmes racinaires mais peut entraîner des pertes, certaines racines peuvent se casser lors de la manipulation de la motte de sol (Drénou, 2006), en particulier les racines fines dont le diamètre est inférieur à 2 mm. Les organes des arbres (feuilles, branches, tiges, racines) ont été séparés et pesés (masse fraîche de l'organe, MF) puis des échantillons de chaque organe ont été prélevés et pesés également (masse fraîche échantillon, MF_{éch}). Chaque échantillon d'organe a été séché dans une étuve à 50 °C, puis pesé quand sa masse ne variait plus (masse sèche de l'échantillon, MS_{éch}). La masse sèche totale de chaque organe (MS) est ensuite calculée ainsi :

$$MS = MF \times \frac{MS_{éch}}{MF_{éch}} \quad (1)$$

La biomasse aérienne de chaque arbre est obtenue en additionnant les MS des feuilles (pour les abattages de juin), tiges et branches. La biomasse racinaire a été obtenue en additionnant les MS des souches, grosses racines et des racines fines qui ont pu être récoltées.

6.2. Surfaces foliaires et LAI

Lors des abattages réalisés en juin 2013 et juin 2014, les feuilles des arbres abattus ont été récoltées par tiers de houppier et pesées (MF). Des échantillons d'une vingtaine de feuilles ont été récoltés pour chaque tiers de houppier et pesés (MF_{éch}). Ces feuilles ont ensuite été scannées et leur surface

a été déterminée à l'aide du logiciel Image J (Rasband, 2014). La surface foliaire (SF) pour chaque tiers de houppier a ensuite été déterminée ainsi :

$$SF = SF_{éch} \times \frac{MF}{MF_{éch}} \quad (2)$$

La surface foliaire des arbres entiers a été déterminée en additionnant la surface foliaire de chaque tiers de houppier.

Le LAI a été calculé à partir des relations allométriques reliant les surfaces foliaires des arbres abattus à leur diamètre à 1.30 m, leur hauteur ou leur Dv et appliquées aux arbres situés au centre des PU (cf. 6.3.). Ces surfaces foliaires ont été additionnées pour obtenir un LAI par PU.

6.3. Relations allométriques

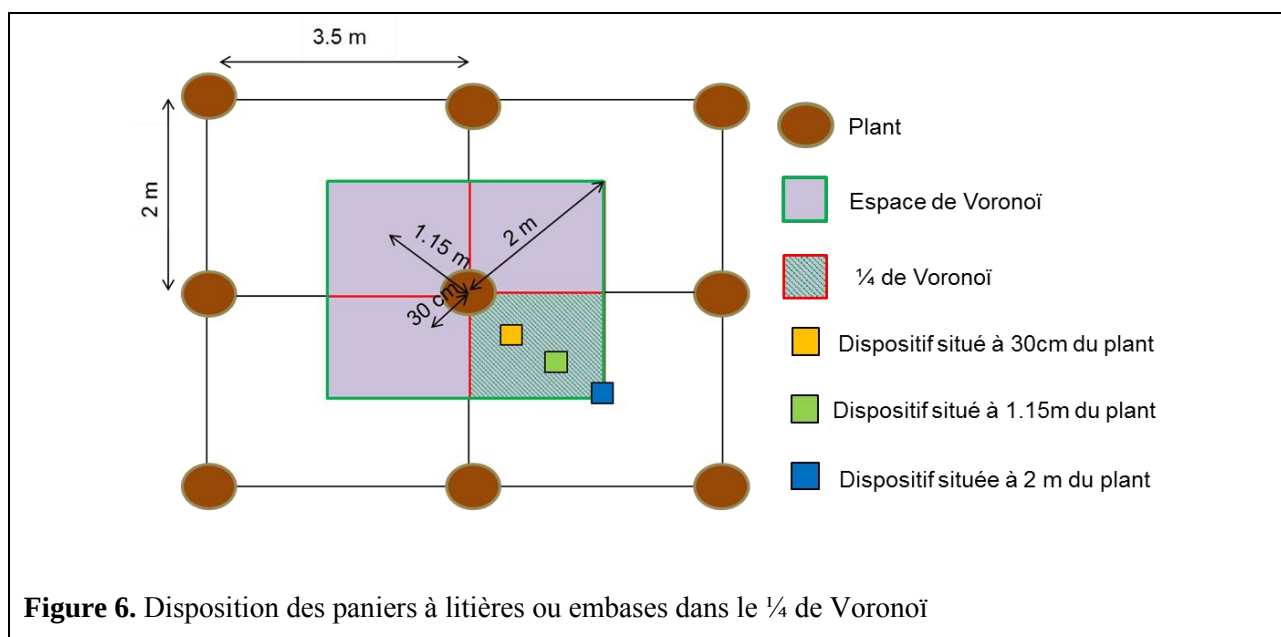
Des équations allométriques ont été établies en utilisant les données de biomasse recueillies à chaque abattage. Ces équations relient la biomasse aérienne, la biomasse racinaire, la biomasse totale, la surface foliaire ou la minéralomasse azotée ou carbonée à des paramètres facilement mesurables et de manière non destructive, comme la hauteur, le diamètre à 1.30 m ou le Dv des tiges (Annexe 3). Les relations établies sont de type linéaire ou puissance. Le choix de l'équation la plus adaptée était basé sur les valeurs d'AIC (Akaike Information Criterion) et de RMSE (Root Mean Square Error) obtenues lors de l'ajustement des équations sur chaque jeu de données, le modèle le plus pertinent étant celui qui minimise ces deux paramètres. L'effet du traitement a été intégré dans l'équation en tant que variable muette, si celui-ci améliorait les paramètres de l'ajustement (plus faibles AIC et RMSE). Les données aberrantes ou incohérentes ont été éliminées en amont. Ces équations ont ensuite été appliquées sur les arbres situés au centre des PU qui n'ont pas été impactés par l'effet "éclaircie" dû aux prélèvements, soit au total 49 peupliers et 49 robiniers en monoculture pour chaque bloc et 28 peupliers et 28 robiniers en mélange pour chaque bloc (Annexe 2).

7. Litières

7.1. Chutes de litières

Quatorze paniers à litières (50 cm × 50 cm) par espèce et par traitement ont été installés, soit un total de 56 paniers à litière répartis sur les deux blocs. Les paniers étaient disposés au pied de différents arbres choisis aléatoirement et dans l'espace de Voronoï, au pied de différents arbres, de

manière à couvrir la variabilité spatiale. Cet espace correspond à la surface élémentaire définie par la demi-distance entre un arbre et son voisin, dont on retiendra un quart de la surface pour l'échantillonnage (Fig. 6). Les litières ont été récoltées tous les mois (Fig. 4). Elles ont été séchées à 65 °C puis broyées en vue d'analyses élémentaire (C et N) et isotopique (^{15}N).



7.2. Litières au sol

Des échantillons de litière au sol ont été prélevés dans des quadrats de 30 cm $\times$ 30 cm, au mois de juillet de l'année 2013 et au mois d'août de l'année 2014. Au total, 66 prélèvements de litières de la totalité de la végétation herbacée (parties aériennes) présente dans chaque quadrat ont été effectués à chaque date, à proximité de chaque embase pour les mesures manuelles de respiration du sol, couvrant ainsi la variabilité spatiale de la plantation. Ces prélèvements ont été pesés individuellement puis regroupés en 6 échantillons (un par PU) en vue d'une analyse de leur teneur en carbone et azote.

8. Allocation du carbone

8.1. Production primaire nette aérienne

La production primaire nette aérienne (Aboveground Net Primary Production, ANPP) a été déterminée pour les années 2013 et 2014 (à 3 et 4 ans) via le bilan de masse suivant :

$$ANPP = C_L + (\Delta C_A) / \Delta t \quad (3)$$

C_L : carbone contenu dans les chutes de litières aériennes (de 2013 et de 2014),

ΔC_A : variations du contenu en carbone de la biomasse aérienne (branches et tronc), correspondant à la différence du contenu en carbone entre deux années consécutives, estimées grâce aux relations allométriques établies en janvier 2013, juin 2013 et en juin 2014.

8.2. Flux de carbone vers le compartiment souterrain

Le flux de carbone vers le compartiment souterrain (Total Belowground Carbon Flux, TBCF), a été déterminé pour l'année 2013 (à 3 ans) grâce au bilan de masse suivant, prenant en compte les entrées et sorties de carbone du système (d'après Giardina and Ryan, 2002) :

$$TBCF \text{ (kg m}^{-2} \text{ an}^{-1}) = F_S + F_E - F_A + (\Delta C_S + \Delta C_R) / \Delta t \quad (4)$$

F_E : perte de carbone par érosion, lixiviation ou flux de CH_4 ,

F_S : flux de CO_2 à la surface du sol,

F_A : chutes de litières aériennes des arbres (feuilles, branches),

ΔC_S : variations de carbone contenu dans la partie minérale du sol,

ΔC_R : variations de carbone contenu dans la biomasse racinaire, estimé grâce aux relations allométriques réalisées en janvier et en juin 2013,

Il est à noter qu'une très forte proportion des litières au sol dans ce dispositif aux âges considérés provient des graminées. En effet, les chutes de litières des arbres étaient faibles et le peu qui se retrouvait au sol se décomposait rapidement. Lors de la récolte des litières au sol, très peu de feuilles provenant des peupliers ou robiniers étaient alors visibles. Ainsi, les variations de carbone contenu dans la litière au sol (ΔC_L) ont été exclues du calcul de TBCF pour qu'il reflète le flux provenant des arbres uniquement. Néanmoins, la composante autotrophe de la respiration du sol dans ce dispositif inclut la respiration des racines des arbres et des graminées. Les graminées sont donc en partie incluses dans l'estimation de TBCF, tandis que les estimations de production nette aérienne ne prennent en compte que le compartiment « arbre » du système.

Les variations du stock de carbone minéral du sol (C_S), ainsi que les sorties de carbone du système liées à l'érosion, à la lixiviation ou aux flux de CH_4 (F_E) ont été considérées comme négligeables.

Pour déterminer F_s , des mesures manuelles des flux de CO_2 du sol ont été effectuées tous les 15 jours, à partir du 1^{er} mars 2012 (Fig. 4) grâce à un système de chambre portatif couplé à un analyseur de gaz à infrarouge (infra-red gas analyzer, IRGA, LI-840). Un dispositif de neuf embases, sur lesquelles venait se placer la chambre reliée à l'IRGA, a été installé pour chaque espèce, par bloc et par traitement, soit un total de 66 embases (12 embases étant communes aux deux espèces dans le mélange, Annexe 2). Les embases étaient placées dans l'espace de Voronoï (Fig. 6), de manière à prendre en compte la variabilité spatial de F_s .

Les concentrations en CO_2 enregistrées toutes les 5 secondes, sur une durée de 5 minutes pour chaque embase en été et 10 minutes en hiver, sont obtenues en mV et doivent donc être converties en ppm ($\mu\text{mol mol}^{-1}$) par tranche de 5 ou 10 minutes. Les mesures ont été effectuées toutes les deux à trois semaines. La pente de la relation entre l'accumulation de CO_2 dans la chambre et le temps est calculée de manière à obtenir une quantité de CO_2 en ppm sec^{-1} . Le flux de CO_2 à la surface du sol (en $\mu\text{mol m}^{-2} \text{s}^{-1}$) est ensuite calculé grâce à la formule suivante :

$$\text{Flux de CO}_2 = (a \times P \times V) / (R \times T \times S) \quad (5)$$

a : pente

P : pression atmosphérique (Pa)

V : volume de la chambre (m^3)

R : constante des gaz parfaits (= 8.314472)

T : température (K)

S : surface de l'embase (m^2)

Le cumul annuel du flux de CO_2 pour 2013 a ensuite été calculé pour obtenir F_s . Les flux manquants entre deux dates de mesure ont été calculés par régression linéaire.

Des mesures automatiques ont été réalisées en complément de ces mesures manuelles grâce à un système de chambres automatiques couplées à un analyseur de gaz à infrarouge (LI-840). Dix-neuf embases (cinq par espèce et par traitement, dont une en commun pour les deux espèces dans le mélange) sur lesquelles les chambres automatiques se positionnent, ont été disposées dans l'espace de Voronoï (Fig. 6), au pied de différents arbres. Ces mesures automatiques ont permis de déterminer l'influence de mesures ponctuelles, en fonction de l'heure de mesure dans la journée et

également en fonction de l'intervalle de temps entre deux mesures, sur l'estimation du cumul des flux de CO₂ du sol (Gana et al. ; Annexe 4).

La période de la journée durant laquelle les mesures manuelles devaient être effectuées pour être représentatives du F_s journalier sur le site de Saint-Cyr-en-Val a été déterminée. Les mesures enregistrées sur des périodes de 6h (correspondant au temps nécessaire à réaliser l'ensemble des mesures manuelles sur la plantation) peuvent en effet surestimer ou sous-estimer F_s journalier. La moyenne journalière de F_s a été calculée à partir des jeux de données complets (enregistrés sur 24h, F_s 24h) des chambres automatiques. Cette moyenne journalière a ensuite été comparée à la moyenne des mesures enregistrées sur des périodes de 6h (F_s 6h). Ainsi, deux périodes minimisant les erreurs sur l'estimation de F_s journalier ont été retenues : de 6h00 à 12h00 et de 16h30 à 22h30 (Fig. 7). La période de 6h00 à 12h00 surestimait F_s journalier de 2% et la période de 16h30 à 22h30 le sous estimait de 1%. Les valeurs de F_s 6h pouvaient être corrigées en utilisant les paramètres de la relation obtenue en comparant F_s 24h et F_s 6h (pente, ordonnée à l'origine). Pour des mesures commençant à 9h et se terminant à 15h, la correction à appliquer était $y = a + bx$, avec y la valeur corrigée, x la valeur à corriger, a et b étant respectivement égaux à -0.08 et 1.2.

Les mesures automatiques ont également permis de déterminer la méthode la plus adaptée pour combler les données manquantes entre deux mesures manuelles de F_s . Pour cela, des jeux de données comportant des données manquantes à intervalles réguliers (avec une donnée tous les 7 ou 14 jours) ont été créés à partir du jeu de données complet des chambres automatiques. Deux méthodes couramment utilisées pour compléter les jeux de données incomplets ont ensuite été testées : par interpolation linéaire entre deux mesures et en utilisant une relation reliant F_s à la température et à l'humidité du sol (Vincent et al., 2006):

$$F_s = a \times e^{[b(T_s-10)]} \times e^{\left[-\left(\frac{\ln(SWC/c)}{d}\right)^2\right]}$$

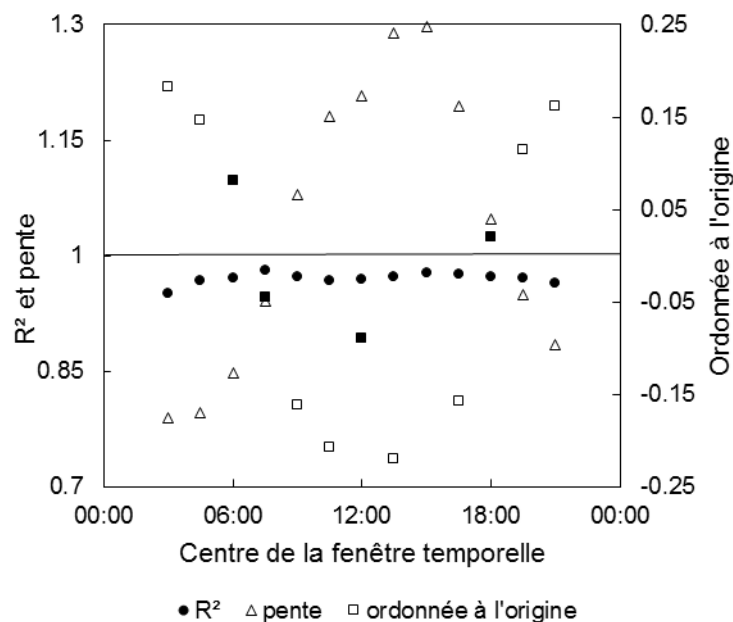


Figure 7. Evolution temporelle du R^2 , de la pente (axe de gauche) et de l'ordonnée à l'origine (axe de droite) de la relation entre le flux journalier moyen de CO_2 (F_s) moyenné sur 24h et F_s journalier moyenné sur des périodes de 6 heures du 19 juin 2013 au 14 juillet 2014 dans la plantation de peuplier. Les symboles noirs indiquent que l'ordonnée à l'origine et la pente ne sont pas significativement différentes de 0 et 1 respectivement à $p < .05$ et que R^2 est significativement différent de 0 à $p < .001$.

Le cumul de F_s a été calculé sur les jeux de données complétés et comparé au cumul calculé à partir du jeu de données complet (Fig. 8). Les cumuls obtenus avec la méthode d'interpolation linéaire étaient plus proches des cumuls calculés sur le jeu de données complet. C'est donc cette approche qui a été retenue.

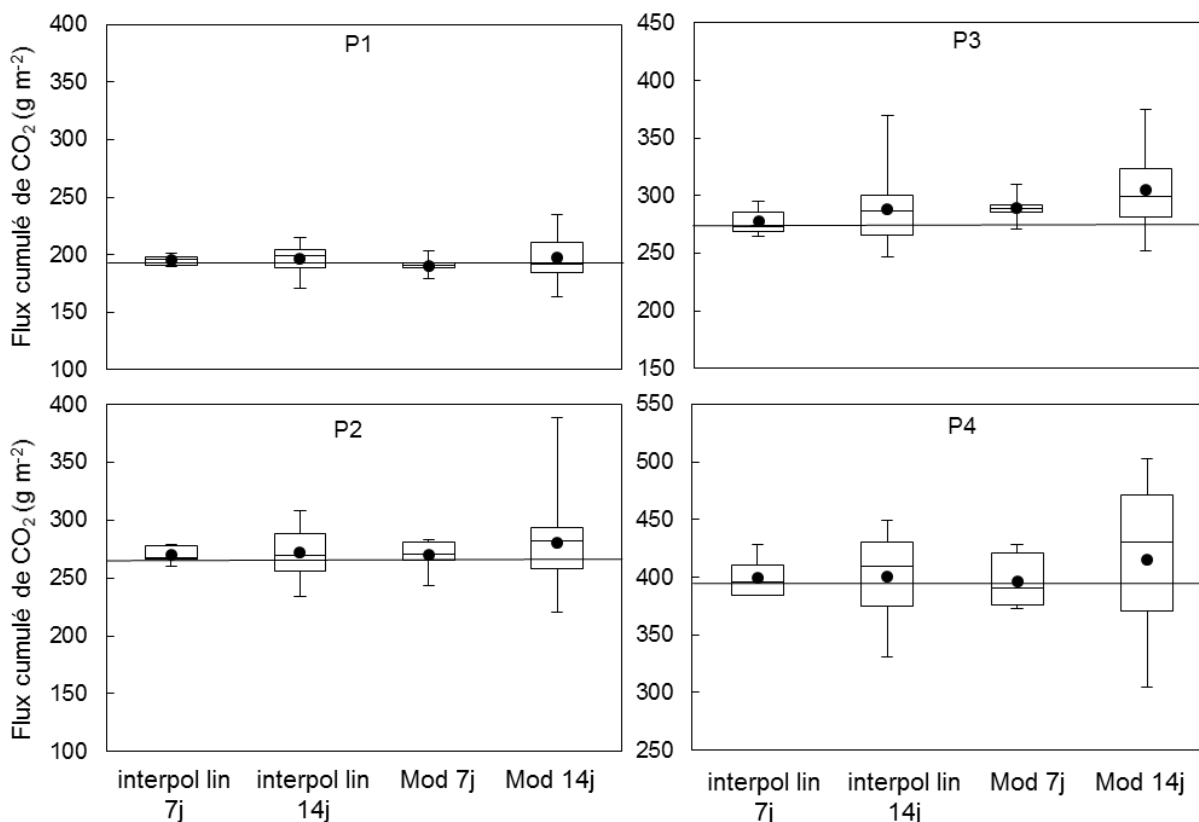


Figure 8. Flux cumulés de CO₂ calculés à partir de la somme des F_s journaliers du 13 juillet au 21 octobre 2013, pour quatre chambres, dans la plantation de peupliers (chambre P1 à P4, ligne horizontale) ; et moyenne des flux cumulés (boîtes à moustaches) estimée avec les deux méthodes d'interpolation appliquées aux 13 jeux comprenant des données manquantes, créés artificiellement en gardant une mesure de F_s tous les 7 jours (7j) et tous les 14 jours (14j). L'interpolation linéaire (interpol lin) entre deux mesures consécutives et le modèle empirique reliant F_s à la température et à l'humidité du sol (Mod) ont été utilisés pour compléter les données manquantes. La ligne à l'intérieur des boîtes à moustaches indique la médiane et les points indiquent la moyenne. Le haut et le bas des boîtes à moustaches indiquent les 25^{ème} et 75^{ème} percentiles ; les moustaches indiquent les valeurs maximales et minimales.

9. Absorption nette d'azote

L'absorption nette d'azote par les plants de peuplier et de robinier a été calculée pour les années 2013 et 2014 (à 3 et 4 ans) d'après le bilan de masse suivant (Cole and Rapp, 1981; Johnson et al., 2004) :

$$\text{Absorption nette d'azote} = C_L + \Delta C_B \quad (6)$$

C_L : azote contenu dans les litières aériennes (production annuelle),

ΔC_B : variation annuelle du contenu en azote de la biomasse sur pied (tiges, branches et grosses racines), estimée grâce aux relations allométriques réalisées en janvier et en juin 2013. Le stock et le renouvellement des racines fines n'ont pas été pris en compte.

10. Analyses élémentaire et isotopique

Les teneurs en C, N et les valeurs de $\delta^{15}\text{N}$ (en abondance naturelle et dans la zone marquée) de chaque organe (tiges, feuilles, branches, racines) et des litières ont été obtenues grâce à un spectromètre de masse (delta S, Finnigan MAT, Bremen, Germany) couplé à un analyseur élémentaire (NA-1500, Carlo Erba, Milan, Italy). La précision des mesures était de 0.4 ‰.

Le $\delta^{15}\text{N}$ des plantes entières ont été déterminés d'après cette équation (Bouillet et al., 2008) :

$$\delta^{15}\text{N}_{\text{plante entière}} = \frac{(\delta^{15}\text{N}_{\text{feuilles}}\text{N}_{\text{feuilles}} + \delta^{15}\text{N}_{\text{branches}}\text{N}_{\text{branches}} + \delta^{15}\text{N}_{\text{tige}}\text{N}_{\text{tige}} + \delta^{15}\text{N}_{\text{racines}}\text{N}_{\text{racines}})}{(\text{N}_{\text{feuilles}} + \text{N}_{\text{branches}} + \text{N}_{\text{tige}} + \text{N}_{\text{racines}})} \quad (7)$$

11. Fixation symbiotique de l'azote

Différentes méthodes existent pour estimer la quantité d'azote atmosphérique fixée par une plante (méthode par différence, méthode des bilans, méthode par réduction de l'acétylène, méthodes isotopiques), chacune ayant ses avantages et limites (Peoples et al., 2009). Dans notre étude, nous avons choisi d'utiliser les méthodes basées sur l'isotopie (^{15}N). Elles permettent une mesure indirecte mais intégrée de la fixation de l'azote atmosphérique sur la période choisie (Danso et al., 1992). De plus, elles sont largement utilisées pour estimer le pourcentage de l'azote dérivé de la fixation du N_2 contenu dans l'air (Nd_{fa}, Nitrogen derived from atmosphere) chez des espèces

ligneuses *in situ* (Boddey et al., 2000; Bouillet et al., 2008; Danso et al., 1995; Domenach et al., 1989; Guinto et al., 2000).

Les méthodes isotopiques sont basées sur le fait que la signature isotopique de l'air est différente de celle du sol. En effet, le rapport entre les isotopes ^{14}N et ^{15}N de l'air est de 0.003676. Ce ratio sert de standard international et donc le $\delta^{15}\text{N}$ de l'air est de 0. Cette valeur est stable et ne change pas entre les différentes régions du globe (Mariotti, 1983). Le sol possède généralement un $\delta^{15}\text{N}$ positif, dû au fractionnement isotopique lors des processus de minéralisation de l'azote (ammonification et nitrification, Shearer et al., 1974). Ainsi, les plantes dont la nutrition azotée dépend uniquement de l'azote du sol auront une signature isotopique proche de celle du sol. A l'inverse, les espèces qui fixent l'azote atmosphérique auront une signature isotopique appauvrie en ^{15}N , intermédiaire entre celle de l'air et du sol (Delwiche and Steyn, 1970; Peoples et al., 1989). L'espèce non fixatrice d'azote poussant sur le même sol que la fixatrice sert de référence pour les calculs. On suppose alors que les deux espèces prélèvent des pools d'azote du sol ayant un rapport $^{14}\text{N} / ^{15}\text{N}$ identique, ceux-ci étant dilués chez la fixatrice par le N provenant de l'atmosphère (Fried and Broeshart, 1975). Ndfa que nous avons calculé représente le pourcentage de N dérivé de la fixation du N_2 dans la biomasse sur pied et non assimilé depuis le début de la plantation ou par année. Pour ce calcul, il aurait fallu prendre en compte les données de production de litières aériennes et racinaires (Bouillet et al., 2008). Or, la quantité de racines fines produite par les arbres sur le site était inconnue. De plus, leur turnover n'a pas pu être estimé.

11.1. Abondance naturelle

Cette méthode nécessite que la nutrition azotée de l'espèce fixatrice provienne de deux pools, le N du sol disponible pour la plante et le N de l'air, et que ces deux pools de N aient une signature isotopique suffisamment différente pour permettre une mesure précise au spectromètre de masse (Peoples et al., 1989). Il est également préférable que la valeur de $\delta^{15}\text{N}$ du pool d'azote disponible pour les plants soit d'environ 6 ‰. En dessous de cette valeur, Ndfa risque d'être fortement sous-estimé (Peoples et al., 1989).

Ndfa a été calculé d'après l'équation suivante (Shearer and Kohl, 1986) :

$$Ndfa (\%) = \frac{100(\delta^{15}\text{N}_{REF} - \delta^{15}\text{N}_F)}{\delta^{15}\text{N}_{REF} - B} \quad (8)$$

Où $\delta^{15}N_{REF}$ correspond au $\delta^{15}N$ du peuplier à l'échelle de la plante entière, choisie comme espèce non fixatrice d'azote de référence ; $\delta^{15}N_F$ correspond au $\delta^{15}N$ de l'espèce fixatrice (le robinier) et B correspond au $\delta^{15}N$ du robinier poussant sur un substrat sans azote.

Pour déterminer B , correspondant au $\delta^{15}N$ du robinier poussant sur un substrat sans azote, des graines de robiniers ont été collectées sur les arbres du site expérimental. Ces graines ont été passées quelques secondes au broyeur pour faciliter la germination qui est difficile en raison de la dureté et de l'imperméabilité du tégument (Lebrun, 1966). Les graines ont ensuite été placées sur un papier humide et mises en chambre de culture pendant deux semaines avec un cycle jour/nuit contrôlé (16h à 20°C et 8h à 30°C). Les jeunes plants ont ensuite été placés par deux dans des pots de 1L contenant 80 % de sable stérile et 20 % de perlite et transférés en phytotron avec un cycle lumière/obscurité de 14/10h, un flux de photon de 400 $\mu\text{mol m}^{-2} \text{s}^{-1}$, un cycle de température jour/nuit de 22/18 °C et une humidité relative de l'air de 75 %. Les graines germées ont été inoculées avec 25 mL d'une suspension de bactéries ajoutés au pied de chaque plant en pot. La suspension était réalisée avec un broyat de nodules récoltés sur les robiniers du site expérimental, solubilisé dans une solution nutritive sans azote. La composition de la solution nutritive sans azote était la suivante (mM) : 1.0 CaCl_2 , 5.0 KCl , 1.0 KH_2PO_4 , 1.0 $\text{MgSO}_4 \cdot 7\text{H}_2\text{O}$, 0.05 H_3BO_3 , 0.02 $\text{MnSO}_4 \cdot \text{H}_2\text{O}$, 0.0008 $\text{ZnSO}_4 \cdot 7\text{H}_2\text{O}$, 0.0003 $\text{CuSO}_4 \cdot 5\text{H}_2\text{O}$, 0.0006 $\text{Na}_2\text{MoO}_4 \cdot 2\text{H}_2\text{O}$, 0.0002 $\text{CoSO}_4 \cdot 7\text{H}_2\text{O}$ and 0.1 FeNa-EDTA . Tous les trois jours durant l'expérimentation, 50 mL de cette solution ont été appliqués sur chaque plant. Après 12 semaines de croissance, deux plants ont été récoltés (le 29/05/2015), puis deux plants à 16 semaines (le 26/06/2015) et trois plants à 19 semaines (le 17/07/2015) de manière à évaluer si B était stable au cours du temps. Les organes des plants récoltés ont été séparés, séchés, pesés, broyés et analysés pour leurs teneurs en N et $\delta^{15}N$. Des graines provenant de la même variété que celui utilisée sur la plantation ont également été séchées, pesées, broyées et analysées pour leurs teneurs en N et $\delta^{15}N$. La valeur du B des robiniers a été déterminée selon l'équation suivante (Högberg et al., 1994) :

$$B = \frac{(\delta^{15}N_{\text{plante entière}} \times N_{\text{plante entière}}) - (\delta^{15}N_{\text{graine}} \times N_{\text{graine}})}{(N_{\text{plante entière}} - N_{\text{graine}})} \quad (9)$$

Comme les plants n'avaient que quelques semaines et étaient petits (mesurant environ 20cm de hauteur et pesant environ 1 g sec), nous n'avons pas pris en compte le $\delta^{15}N$ des nodules pour ne pas surestimer la valeur de B . En effet, les nodules sont souvent très enrichis en ^{15}N (Boddey et al., 2000; Unkovich, 2013; Yoneyama et al., 1991). Dans notre étude, ces valeurs étaient comprises

entre 5.5 et 9.9 ‰, donc très élevées en comparaison avec les autres organes de la plante (de -4.2 à -2.9 ‰ pour la tige, de -2.2 à -0.9 ‰ pour les feuilles et de -2.4 à 1.1 ‰ pour les racines). Sur les plants de notre expérimentation, le N des nodules représentait plus de 20 % du N total du plant. Sur des plants plus gros, ces valeurs sont négligeables car le N des nodules représente une fraction infime du N total des plants.

11.2. Dilution isotopique

La méthode de dilution isotopique consiste à épandre un engrais enrichi en ^{15}N de manière à augmenter le signal ^{15}N du sol et accentuer la différence entre le $\delta^{15}\text{N}$ du sol et de l'air. Du sulfate d'ammonium enrichi en ^{15}N ($^{15}\text{NH}_4$) 2SO_4 (99 % ^{15}N) a été dilué et épandu manuellement, de façon homogène, sur la moitié de la parcelle 14 mois après la plantation (Fig. 4 et Annexe 2). La quantité d'azote épandue était très faible : 0.08 kg d'azote ha^{-1} , de manière à ce que cet engrais marqué ne joue pas un rôle de fertilisant azoté et ne perturbe pas la fixation de l'azote par le robinier (Peoples et al., 1989). Une carotte de sol a été prélevée dans chaque PU des deux monocultures et du mélange dans les deux blocs, dans la zone marquée aux profondeurs 0-5, 5-10, 10-15 et 15-30 cm. Les échantillons de sol ont ensuite été séchés, broyés et analysés ($\delta^{15}\text{N}$, Fig. 9).

Dans la zone marquée, le $\delta^{15}\text{N}$ diminuait avec la profondeur. L'horizon de surface (0-5 cm) présentait les valeurs les plus élevées (entre 9 et 37 ‰) par rapport aux horizons plus profonds (environ 5 ‰). Entre 20 et 25 cm de profondeur, le $\delta^{15}\text{N}$ était comparable à celui de la zone non marquée. Le $\delta^{15}\text{N}$ de la zone marquée et celui de la zone non marquée n'étaient pas uniformes dans les différentes PU. Dans la zone non marquée, le $\delta^{15}\text{N}$ variait également selon la profondeur ; ces valeurs étaient comprises entre 3.6 et 5.2 ‰.

Les valeurs de $\delta^{15}\text{N}$ des plantes entières ont été converties en $x(^{15}\text{N})$ (Atom fraction) :

$$x(^{15}\text{N}) = \frac{(\delta^{15}\text{N}+1) \times R_{st}}{[(\delta^{15}\text{N}+1) \times R_{st}] + 1} \quad (10)$$

Où R_{st} correspond au rapport entre les isotopes ^{14}N et ^{15}N de l'air ($R_{st} = 0.003676$).

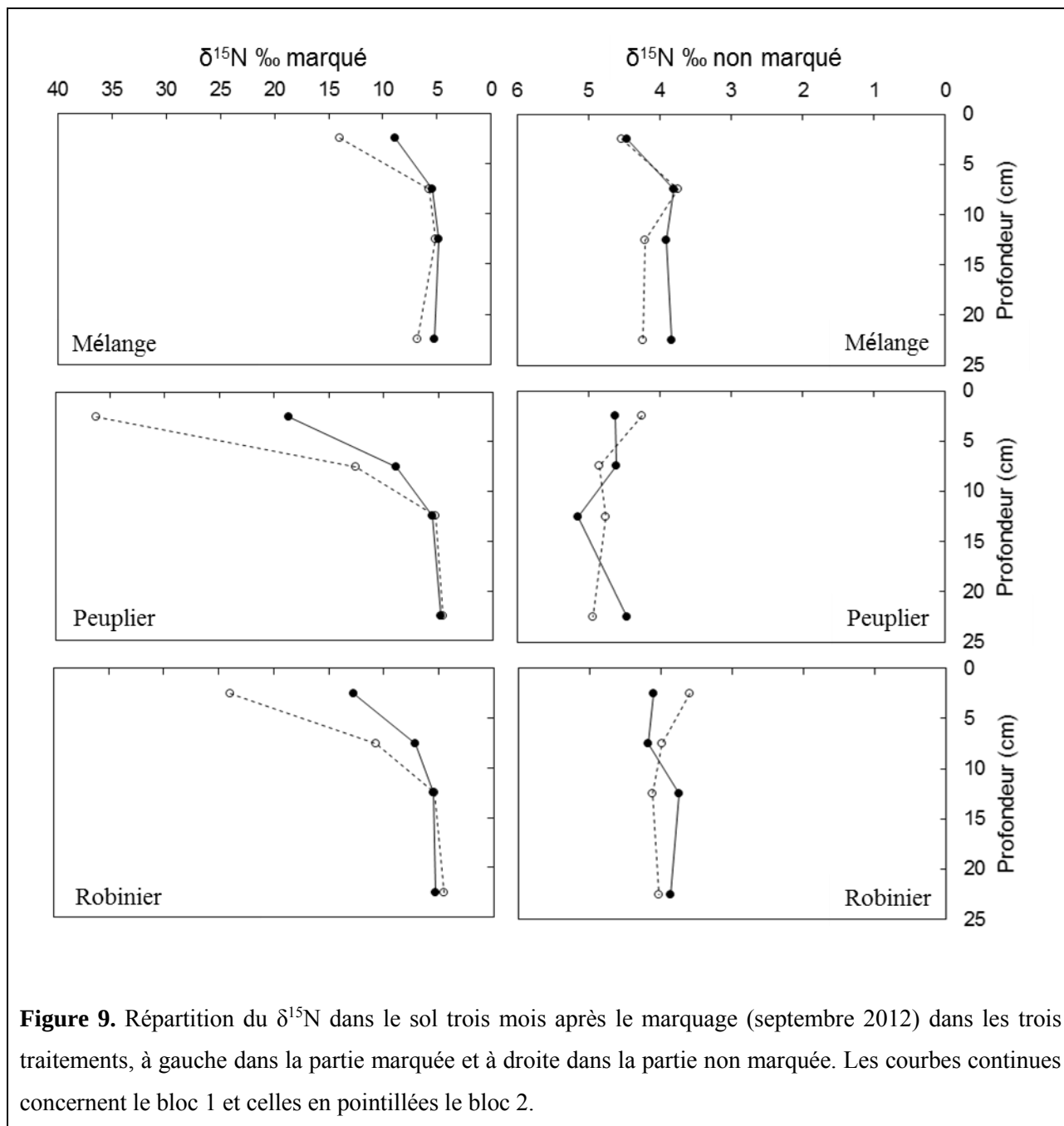


Figure 9. Répartition du $\delta^{15}\text{N}$ dans le sol trois mois après le marquage (septembre 2012) dans les trois traitements, à gauche dans la partie marquée et à droite dans la partie non marquée. Les courbes continues concernent le bloc 1 et celles en pointillées le bloc 2.

Ndfa des plants marqués a été calculé d'après l'équation (Fried and Middelboe, 1977) :

$$\%Ndfa = 100 \left(\frac{x_{NFS}^E - x_{FS}^E}{x_{NFS}^E} \right) \quad (11)$$

Où x_{FS}^E correspond à l'excès en ^{15}N de l'espèce fixatrice d'azote (le robinier) et x_{NFS}^E correspond à l'excès en ^{15}N de l'espèce référence (le peuplier), selon :

$$x^E = (x_{\text{marqué}} - x_{\text{non marqué}}) \quad (12)$$

Où $x_{\text{marqué}}$ et $x_{\text{non marqué}}$ sont les valeurs de $x(^{15}\text{N})$ des arbres poussant respectivement en zone marquée ou non marquée. Ces valeurs ont été obtenues à partir des $\delta^{15}\text{N}$ calculés à l'échelle de la plante entière, d'après l'équation 7.

12. Transfert d'azote

Le pourcentage d'azote dérivé de la fixation atmosphérique et transféré à l'espèce non fixatrice a été calculé pour les plants marqués et non marqués.

Avec la méthode de dilution isotopique, selon Vallis et al. (1967) :

$$P_{\text{non-fix}\leftrightarrow\text{atm}} = 1 - \left(\frac{x_{NFS\text{mél}}^E}{x_{NFS\text{mono}}^E} \right) \times 100 \quad (13)$$

Où $x_{NFS\text{mél}}^E$ est l'excès en ^{15}N de l'espèce non fixatrice (peuplier) en mélange et $x_{NFS\text{mono}}^E$ est l'excès en ^{15}N du peuplier en monoculture.

Avec la méthode d'abondance naturelle, selon Snoeck et al. (2000) :

$$P_{\text{non-fix}\leftrightarrow\text{atm}} = \frac{\delta^{15}\text{N}_{NFS\text{mono}} - \delta^{15}\text{N}_{NFS\text{mél}}}{\delta^{15}\text{N}_{NFS\text{mono}} - B} \quad (14)$$

Où $\delta^{15}\text{N}_{NFS\text{mél}}$ et $\delta^{15}\text{N}_{NFS\text{mono}}$ sont les valeurs de $\delta^{15}\text{N}$ des peupliers en mélange et en monoculture et B le $\delta^{15}\text{N}$ du robinier poussant sur un milieu sans azote (dont la nutrition azoté dépend uniquement du N_2 de l'air). Ce calcul prend ainsi en compte le fractionnement isotopique lié à la fixation du N_2 .

13. Interactions

Les effets d'interaction entre espèces (estimés en pourcentage) ont été calculés pour les paramètres suivants : LAI, production de biomasse ligneuse, ANPP, quantité de N dans les chutes de litières et absorption nette de N. Ce calcul prend en compte la différence de densité entre monoculture et mélange en doublant les valeurs de chaque espèce dans le mélange. L'interaction est ainsi calculée de la manière suivante :

$$\text{interaction} = \frac{(y_{\text{mélange} \times 2} - y_{\text{monoculture}})}{y_{\text{monoculture}}} \times 100 \quad (15)$$

Où y représente le paramètre estimé dans le mélange ou la monoculture.

14. Analyses statistiques

Les données ont été analysées à l'aide du logiciel R (R Core Team, 2014). A l'échelle des individus, l'effet traitement (mélange ou monoculture) et l'effet espèce (peuplier ou robinier) ainsi que leur interaction a été testé grâce à des ANOVA appliquées sur des modèles linéaires à effet mixte. Les scripts des modèles étaient du type :

```
lme<-lme(Y~Traitement*Espèce, random= ~1|Bloc)
```

Des tests post hoc de comparaison multiple par la méthode des contrastes ont été réalisés ensuite si l'ANOVA montrait qu'au moins un des facteurs était significatif à $p < .05$. A l'échelle de la parcelle, l'effet modalité (mélange, monoculture de peuplier ou monoculture de robinier) a été testé grâce à des tests de Kruskal Wallis, permettant d'analyser des données avec des effectifs ≥ 2 .

Partie 1 : Influence du mélange peuplier / robinier sur la
croissance, la production de biomasse et l'allocation de
carbone de chaque espèce

1. Introduction

Les taillis à courte rotation (TCR) permettent de produire de la biomasse rapidement et en grande quantité en utilisant des espèces d'arbre à croissance rapide. L'introduction d'une espèce ligneuse fixatrice d'azote en mélange avec l'espèce non fixatrice pourrait permettre le maintien d'une productivité élevée sans ajout d'intrants (les deux espèces contribuant à la production de biomasse de la plantation). La production de biomasse d'une plantation dépend de la disponibilité et l'acquisition des ressources, de l'efficacité d'utilisation des ressources et de l'allocation des photosynthétats aux différents tissus comme les racines ou la tige (Binkley and Giardina, 1997). Ces paramètres peuvent être modifiés dans le mélange du fait de la présence d'interactions positives entre les deux espèces (facilitation, diminution de compétition) ou négatives (compétition).

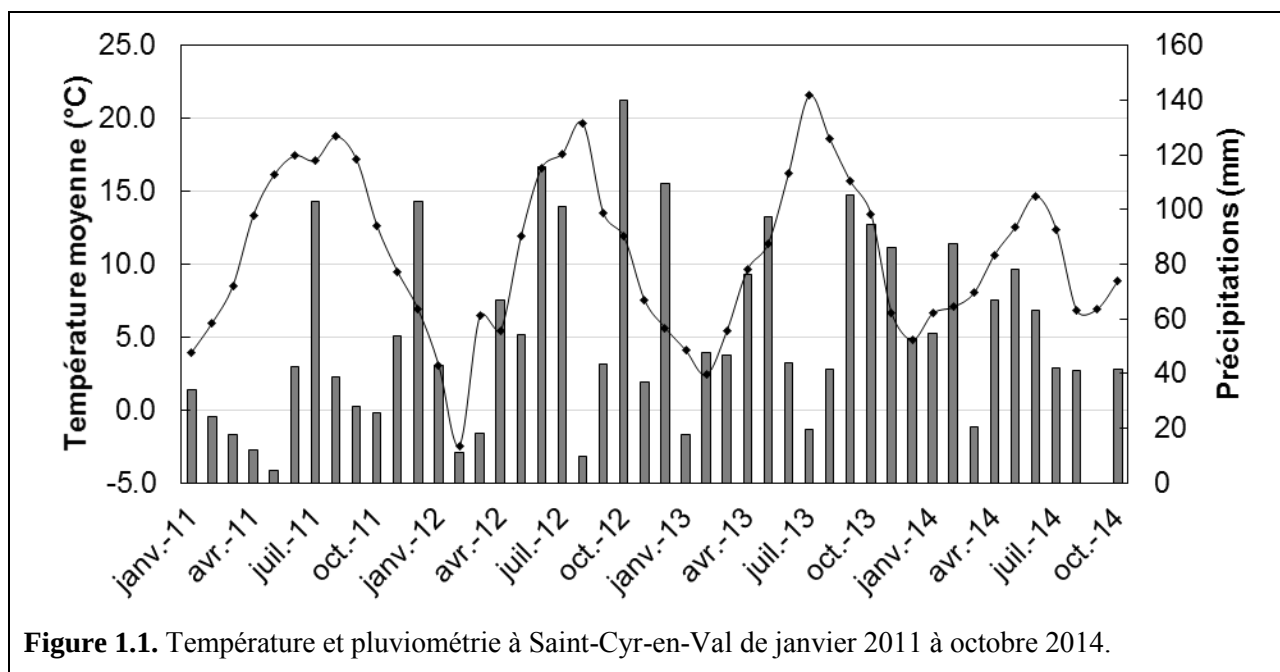
Notre hypothèse était la suivante : la présence du robinier occasionne une augmentation de la surface foliaire des peupliers dans le mélange, augmentant ainsi la quantité de carbone assimilée et leur croissance, ce qui entraîne une production primaire nette aérienne plus importante dans le mélange en comparaison avec les monocultures alors que le flux de carbone vers le compartiment souterrain est inférieur ou reste inchangé du fait d'une moindre compétition pour les nutriments pour le peuplier.

Dans un premier temps, l'impact du mélange sur les croissances en hauteur et diamètre, la surface foliaire et la production de biomasse a été étudié à l'échelle des individus. Dans un deuxième temps, l'effet du mélange sur l'indice de surface foliaire, la production de biomasse, la production primaire nette aérienne et le flux de carbone vers le compartiment souterrain a été évalué à l'échelle de la plantation.

2. Résultats

2.1. Pédoclimat

Sur la période d'étude, de 2011 à 2014, la moyenne annuelle des températures était de 11°C (Fig. 1.1). La moyenne annuelle des précipitation était de 620 mm. Les précipitations en 2012 et 2013 étaient supérieures aux moyennes annuelles (supérieures à 700 mm), alors qu'en 2011, elles étaient bien inférieures (environ 500 mm). Les températures étaient plus élevées en juillet et août, atteignant un maximum journalier de 21.6 °C en juillet 2013. Les températures les plus basses étaient en janvier et février, avec un minimum journalier de -2.4 °C en février 2012.



L'humidité du sol était caractérisée par une alternance entre des périodes très humides, d'octobre à mai et des périodes sèches, de juin à septembre (Fig. 1.2). L'humidité maximale dans le sol sur la période de mai 2012 à octobre 2014 était d'environ 36 %, à 10 cm, en février 2014 (dans tous les traitements). L'humidité minimale dans le sol de la parcelle était d'environ 5 %, de 10 à 30 cm, en septembre 2013 (dans tous les traitements).

Le potentiel hydrique foliaire des arbres diminuait au cours de l'année 2012, jusqu'en septembre, pour les deux espèces (Fig. 1.3). En 2013, la diminution du potentiel hydrique foliaire était moins marquée au cours de l'été. Seuls les robiniers présentaient des valeurs plus faibles le 12 septembre. En 2014, le potentiel hydrique des arbres était encore élevé et ce jusqu'au mois de juillet. Aucune différence entre les traitements (mélange et monocultures) n'a été mise en évidence, sauf le 6 mai 2014 où les peupliers en monoculture présentaient un potentiel hydrique foliaire supérieur à celui des peupliers du mélange. A cette date, les robiniers avaient très peu de feuilles et celles-ci n'étaient pas encore matures ; les mesures ont donc été faites uniquement pour les peupliers à cette date. Dans le mélange, les robiniers présentaient à quatre dates, de 2012 à 2014, un potentiel hydrique foliaire inférieur à celui des peupliers du mélange.

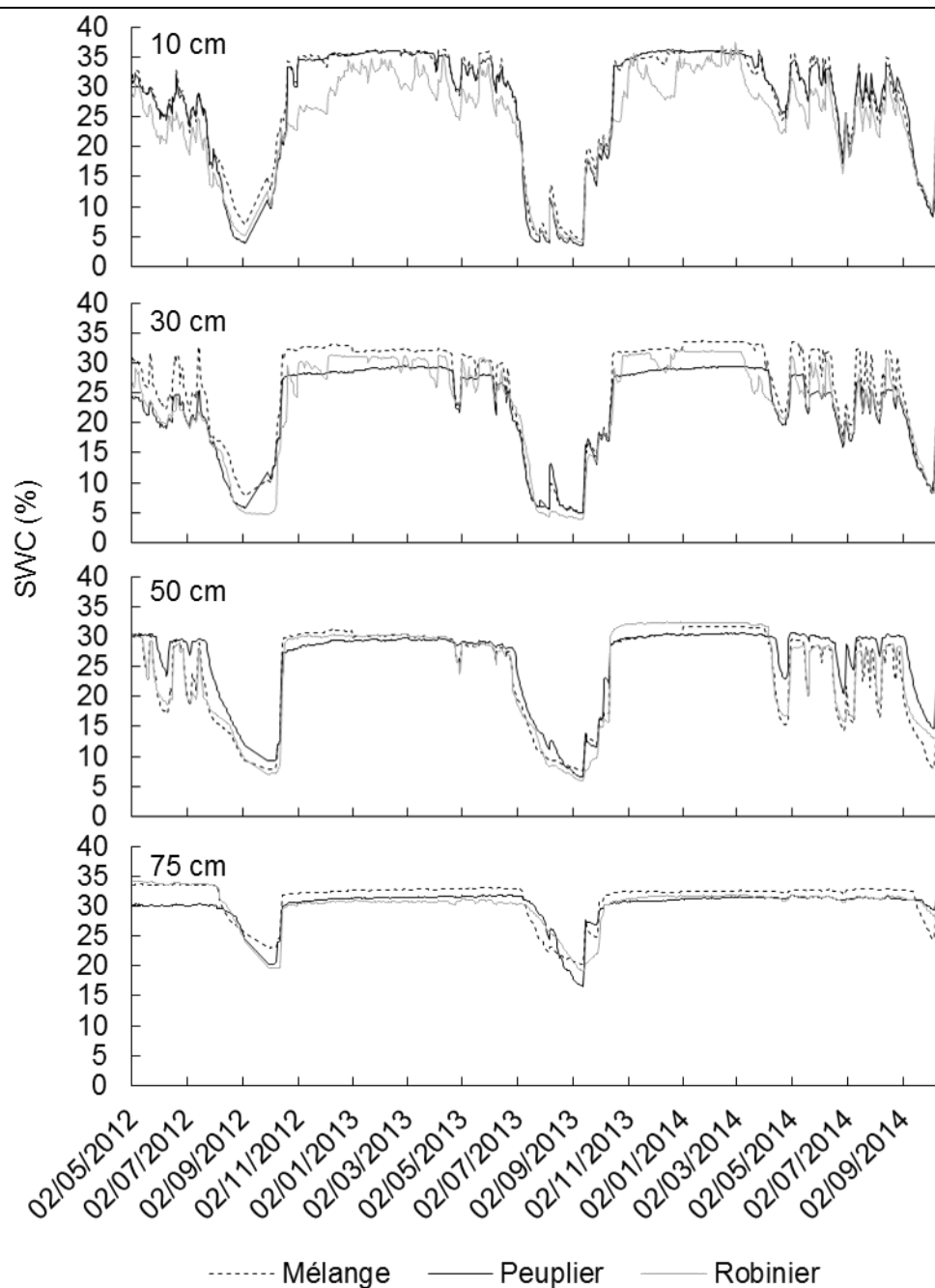


Figure 1.2. Contenu en eau du sol (Soil Water Content, SWC) dans les profils situés en monoculture de peuplier et de robinier et dans le mélange et aux différentes profondeurs (10, 30, 50 et 75 cm) du 2 mai 2012 au 8 octobre 2014.

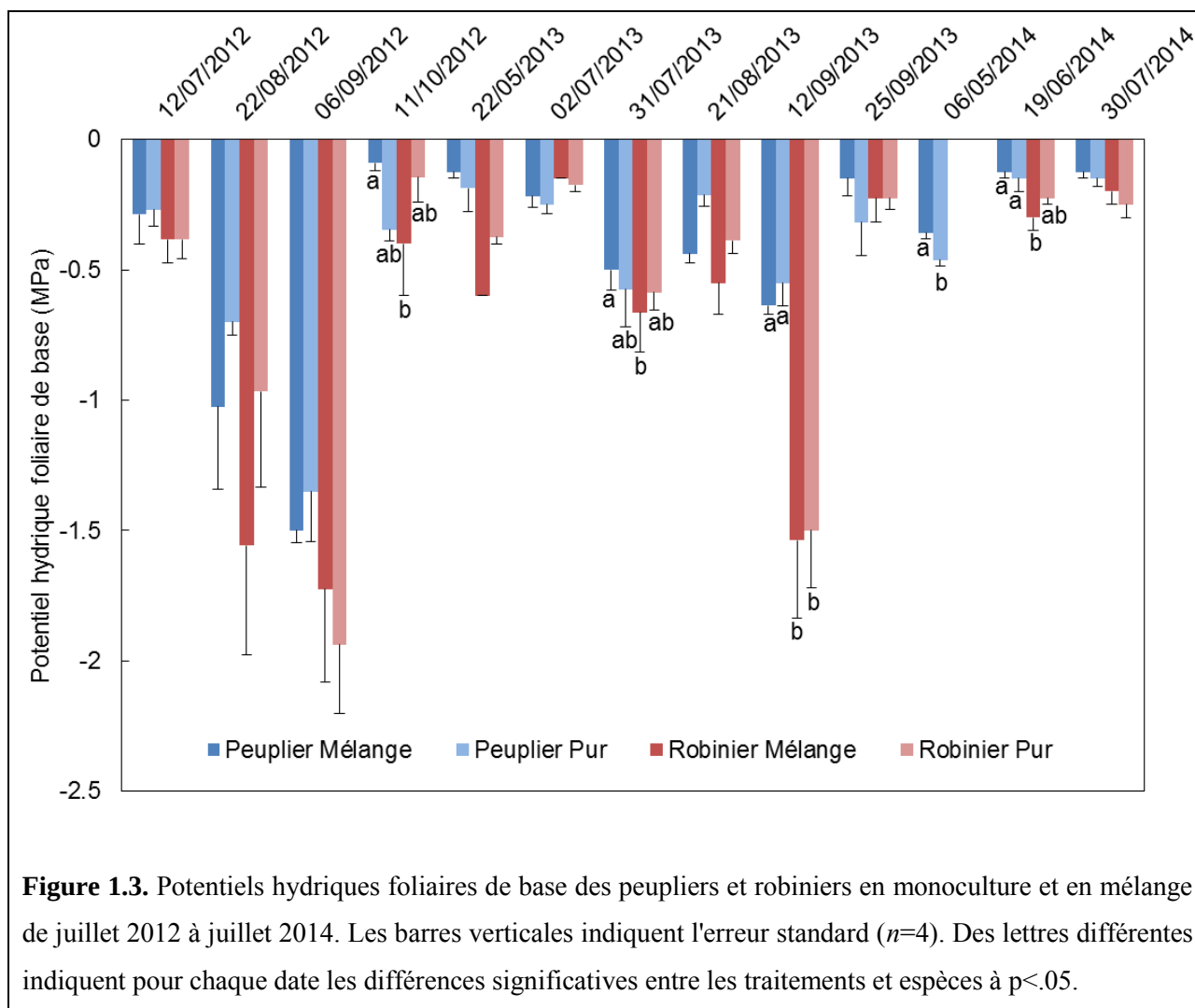


Figure 1.3. Potentiels hydriques foliaires de base des peupliers et robiniers en monoculture et en mélange de juillet 2012 à juillet 2014. Les barres verticales indiquent l'erreur standard ($n=4$). Des lettres différentes indiquent pour chaque date les différences significatives entre les traitements et espèces à $p < 0.05$.

2.2. Croissance

La mortalité était supérieure pour les robiniers en comparaison avec les peupliers à 3 et 4 ans (Tab. 1.I). Les robiniers du mélange présentaient chaque année (à 2, 3 et 4 ans) la mortalité la plus élevée. Dans le mélange, la mortalité était plus élevée que dans les monocultures pour les deux espèces. Cette différence était plus marquée pour les robiniers à 4 ans où la mortalité dans le mélange était trois fois plus élevée que dans la monoculture.

Tableau III. Récapitulatif de la mortalité dans la plantation au cours du temps dans les monocultures et le mélange de peupliers et robiniers. La mortalité était recensée en fin de chaque année.

Date	Age de la plantation	Taux de mortalité (%)			
		Peuplier monoculture	Peuplier mélange	Robinier monoculture	Robinier mélange
2012	2 ans	0	2	1	13
2013	3 ans	1	7	2	13
2014	4 ans	1	7	17	52

En 2011, lors de la première année de croissance, les deux espèces présentaient une dynamique de croissance en hauteur comparable (valeurs obtenues sur 40 arbres par espèce et par traitement situés dans les zones de suivi de croissance, au centre des parcelles unitaires, PU), avec des vitesses moyennes de croissance en hauteur, et une période de croissance équivalentes (Fig. 1.4). A la fin de la première année de croissance, les robiniers en mélange étaient plus grands que les robiniers en monoculture, mais leur vitesse moyenne de croissance était comparable à celles des robiniers en monoculture (Tab. 1.II). En 2012, les robiniers du mélange présentaient une vitesse moyenne de croissance en hauteur diminuée par deux par rapport à l'année précédente (passant de 1.2 cm jour⁻¹ en 2011 à 0.6 cm jour⁻¹ en 2012). Ces derniers étaient alors plus petits que ceux en monoculture à la fin de l'année 2012. Les peupliers en monoculture, en mélange et les robiniers en monoculture conservaient une vitesse moyenne de croissance comparable à celle de 2011 (1.1 cm jour⁻¹ pour les peupliers en monoculture et en mélange et 1 cm jour⁻¹ pour les robiniers en monoculture). Les croissances en hauteur des deux espèces étaient très faibles en 2013 (troisième année de croissance), en particulier pour les robiniers. La période de croissance était fortement réduite par rapport aux années précédentes (2 à 3 mois pour la troisième année alors qu'elle était de 4 à 5 mois pour la première et la deuxième année de croissance) et les peupliers étaient plus hauts que les robiniers. En 2014, lors de la quatrième année de croissance, les vitesses moyennes de croissance en hauteur des peupliers étaient comparables à celle de la première année ; celles des robiniers étaient bien inférieures (0.5 cm jour⁻¹ pour les robiniers en monoculture et 0.4 cm jour⁻¹ pour les robiniers en mélange).

A la fin de la saison de croissance de 2014, les peupliers étaient environ deux fois plus hauts que les robiniers. Aucune différence de hauteur moyenne entre les peupliers en monoculture et en

mélange n'était visible. En revanche, les robiniers du mélange étaient 1.5 fois plus petits que les robiniers en monoculture. Concernant les surfaces moyennes de section de tige à 1m30, les peupliers présentaient des surfaces comparables à celles des robiniers lors de la deuxième année de croissance mais supérieures lors de la troisième et quatrième année de croissance (Tab. 1.III). Aucune différence entre monoculture et mélange n'était visible pour les deux espèces concernant leur surface moyenne de section de tige à 1m30.

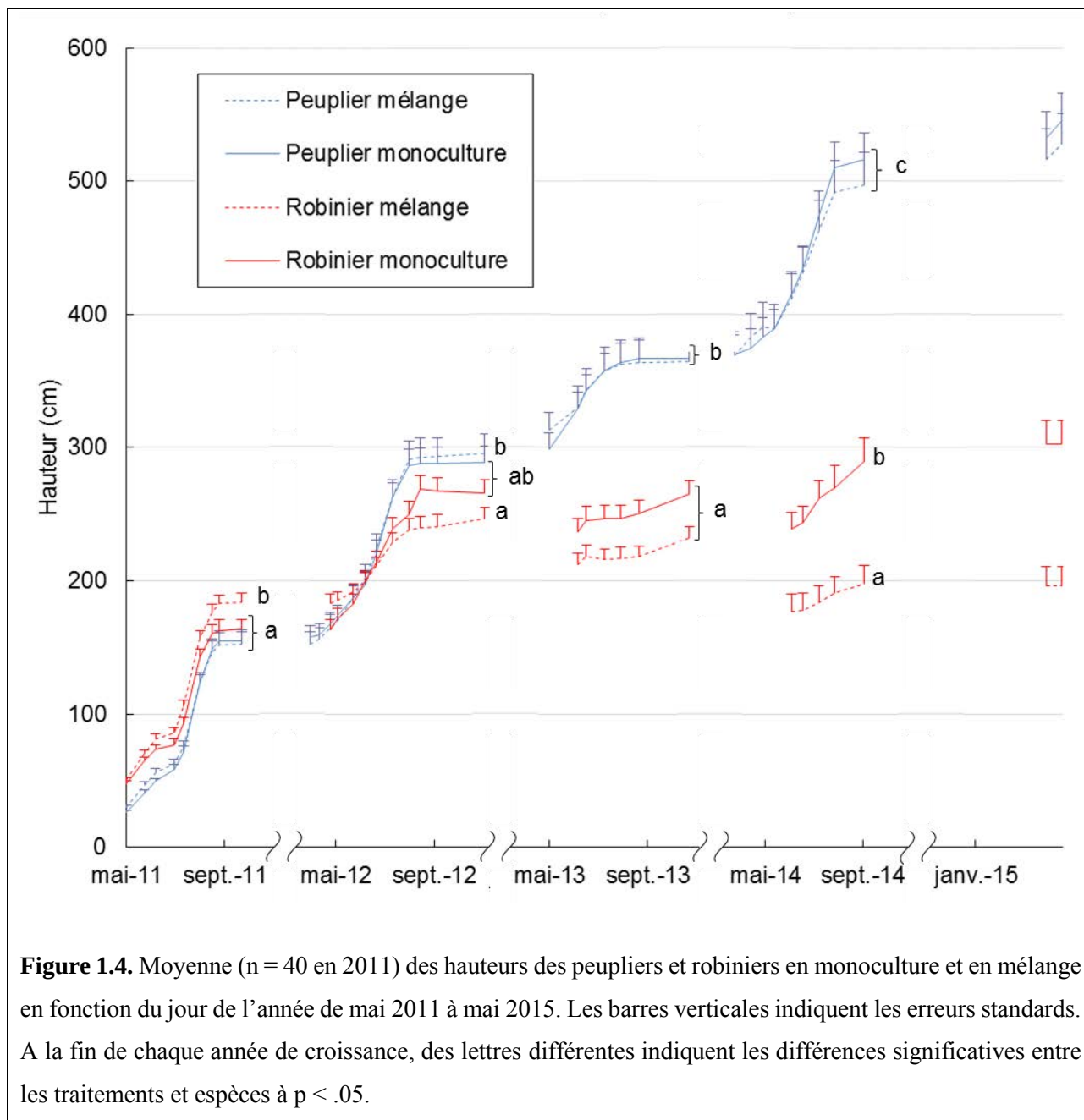


Tableau 1.II. Vitesse moyenne de croissance en hauteur des peupliers et robiniers en mélange et en monoculture ($\pm$ erreur standard) lors des quatre premières années (2011 à 2014). Pour chaque année, des lettres différentes indiquent les différences significatives entre les traitements et espèces à $p < .05$

Espèce	Traitement	Vitesse moyenne de croissance en hauteur (cm jour ⁻¹)			
		1 ^{ère} année	2 ^{ème} année	3 ^{ème} année	4 ^{ème} année
Peuplier	Mélange	1.10 ($\pm$ 0.08) a	1.10 ($\pm$ 0.05) b	0.73 ($\pm$ 0.06) b	0.98 ($\pm$ 0.07) b
Peuplier	Monoculture	1.14 ($\pm$ 0.07) a	1.13 ($\pm$ 0.06) b	0.79 ($\pm$ 0.04) b	1.14 ($\pm$ 0.05) b
Robinier	Mélange	1.18 ($\pm$ 0.05) a	0.58 ($\pm$ 0.07) a	0.02 ($\pm$ 0.01) a	0.42 ($\pm$ 0.11) a
Robinier	Monoculture	1.04 ($\pm$ 0.07) a	0.96 ($\pm$ 0.06) b	0.06 ($\pm$ 0.02) a	0.47 ($\pm$ 0.07) a

Tableau 1.III. Surface moyenne de la section de tige à 1m30 des peupliers et robiniers en mélange et en monoculture ($\pm$ erreur standard) à la fin de la saison de croissance de 2012 (2 ans) 2013 (3 ans) et 2014 (4 ans). Pour chaque date, des lettres différentes indiquent les différences significatives entre les modalités à $p < .05$

Espèce	Traitement	Surface de section à 1m30 (cm ²)		
		2 ans	3 ans	4 ans
Peuplier	Mélange	4.3 ($\pm$ 0.4) a	9.9 ($\pm$ 1.0) b	21.8 ($\pm$ 2.4) b
Peuplier	Monoculture	3.7 ($\pm$ 0.3) a	9.7 ($\pm$ 1.0) b	21.0 ($\pm$ 1.9) b
Robinier	Mélange	3.2 ($\pm$ 0.3) a	3.4 ($\pm$ 0.4) a	2.6 ($\pm$ 0.6) a
Robinier	Monoculture	4.2 ($\pm$ 0.3) a	5.7 ($\pm$ 0.5) a	10.1 ($\pm$ 1.4) a

2.3. Surfaces foliaires et LAI

A deux ans et demi (en juin 2013), les deux espèces présentaient des surfaces foliaires moyennes comparables (valeurs obtenues grâce à l'application de relations allométriques sur les arbres situées au centre des PU, Fig. 1.5). A trois ans et demi (en juin 2014), la surface foliaire moyenne des

peupliers était plus élevée que celle des robiniers. A deux ans et demi, aucun effet du traitement sur la surface foliaire moyenne des peupliers et robiniers n'était visible. A trois ans et demi, les robiniers du mélange présentaient une surface foliaire moyenne très réduite (plus de deux fois plus faible que l'année précédente à la même période ; en juin) et plus faible que celle des robiniers en monoculture. Aucun effet du traitement n'apparaissait pour les peupliers.

A l'échelle de la plantation (donc en tenant compte de la mortalité), l'indice foliaire (LAI) était comparable pour les deux espèces en monoculture (égale à 0.4 ; Tab. 1.IV). A trois ans et demi, les peupliers avaient un LAI plus élevé que les robiniers mais la différence n'était pas significative (0.8 pour les peupliers et 0.5 pour les robiniers). Aucun effet du traitement n'était visible malgré des différences importantes entre les traitements pour les robiniers à trois ans et demi et avec une interaction négative de -92 % (les robiniers du mélange présentaient un LAI 13 fois plus faible qu'en monoculture).

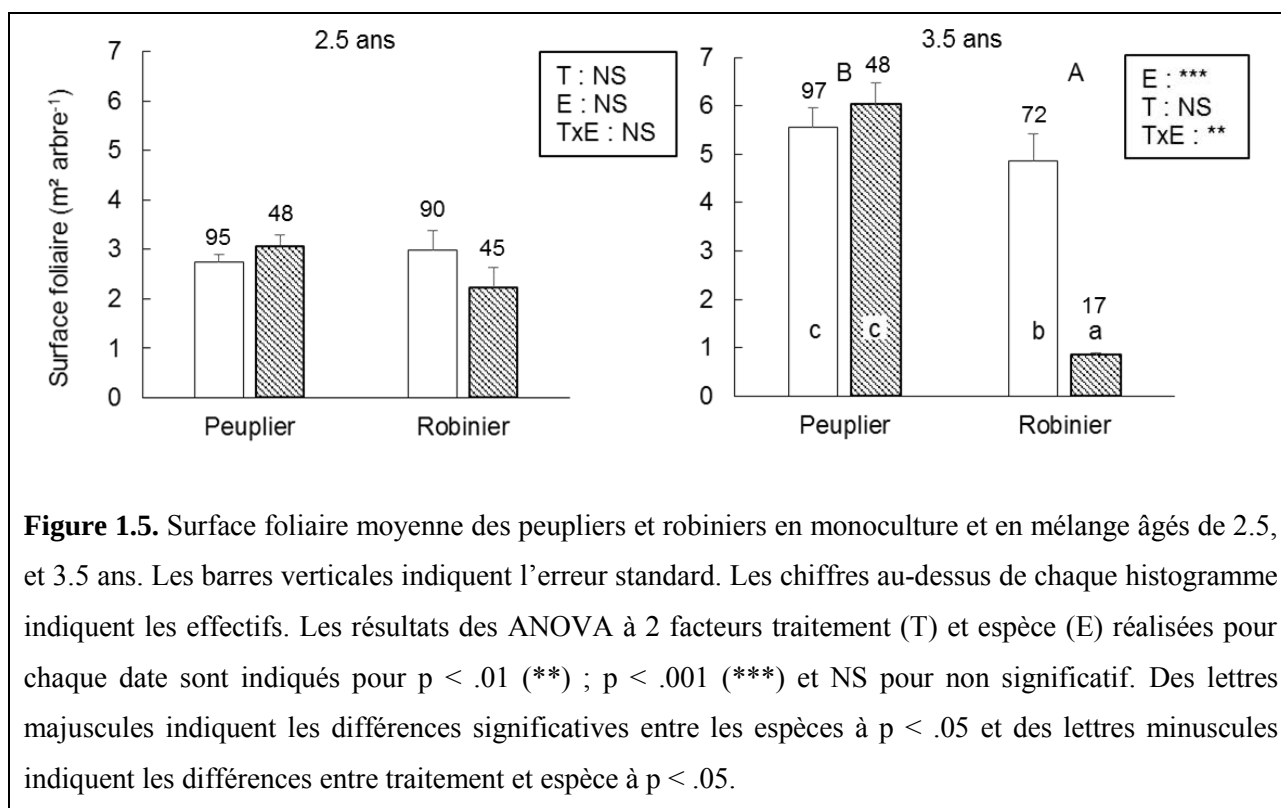


Tableau 1.IV. Indices foliaires (LAI, moyenne des deux blocs) des peupliers et robiniers en monoculture et en mélange âgés de 2.5 et 3.5 ans ($\pm$ erreur standard).). Pour chaque date, les résultats du test de Kruskal Wallis n'indiquent aucun effet des modalités. La moyenne des LAI est calculée pour les monocultures et la somme pour le mélange.

	2.5 ans			3.5 ans		
LAI (m ² /m ²)	Monoculture	Mélange	Interaction	Monoculture	Mélange	Interaction
Peuplier	0.38 ($\pm$ 0.07)	0.19 ($\pm$ 0.08)	+2 %	0.79 ($\pm$ 0.18)	0.38 ($\pm$ 0.12)	-4 %
Robinier	0.40 ($\pm$ 0.04)	0.14 ($\pm$ 0.03)	-33 %	0.52 ($\pm$ 0.17)	0.02 ($\pm$ 0.01)	-92 %
Moyenne/somme	0.39 ($\pm$ 0.02)	0.33 ($\pm$ 0.04)	-15 %	0.65 ($\pm$ 0.12)	0.40 ($\pm$ 0.11)	-40 %

2.4. Biomasse aérienne, et production de biomasse aérienne ligneuse

Les robiniers du mélange âgés de deux ans (en janvier 2013) présentaient les biomasses aériennes moyennes (valeurs obtenues grâce à l'application de relations allométriques sur les arbres situées au centre des PU) les plus élevées en comparaison aux robiniers en monoculture et aux peupliers (Fig. 1.6). Les biomasses aériennes moyennes des peupliers étaient 1.4 fois plus élevées dans le mélange qu'en monoculture. A deux ans et demi, aucune différence significative n'apparaissait entre les espèces et les traitements. En juin 2014 (trois ans et demi), seule une différence entre les deux espèces apparaissait ; la biomasse aérienne moyenne des peupliers était plus élevée que celle des robiniers.

Aucune différence significative n'apparaissait entre la quantité de biomasse ligneuse produite par hectare et par an (tenant compte de la mortalité), des monocultures et du mélange des deux espèces pour chaque date, malgré des interactions négatives importantes pour les robiniers (-173 % de 2 à 3 ans et -200 % de 3 à 4 ans, Tab. 1. V). Dans le mélange, seuls les peupliers contribuaient à la production de biomasse ligneuse annuelle, celle des robiniers étant négative.

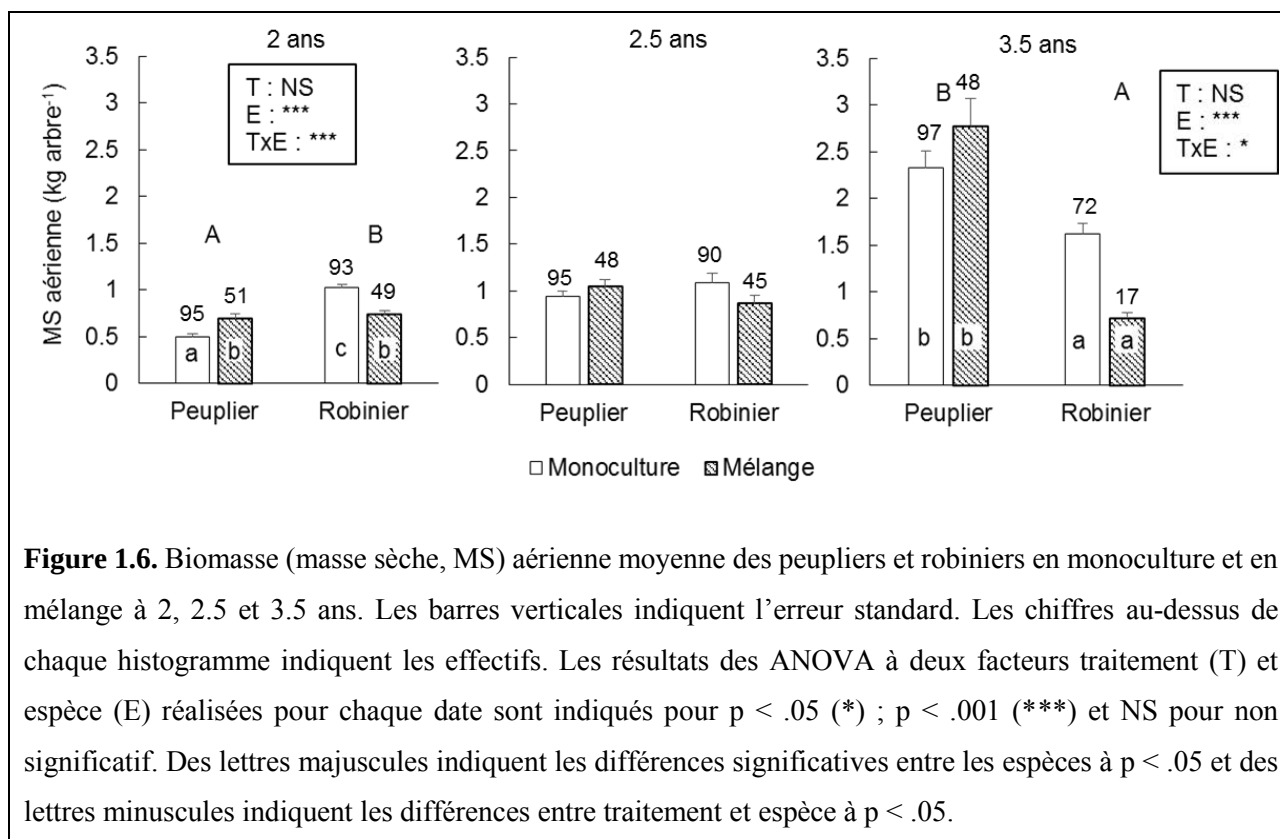
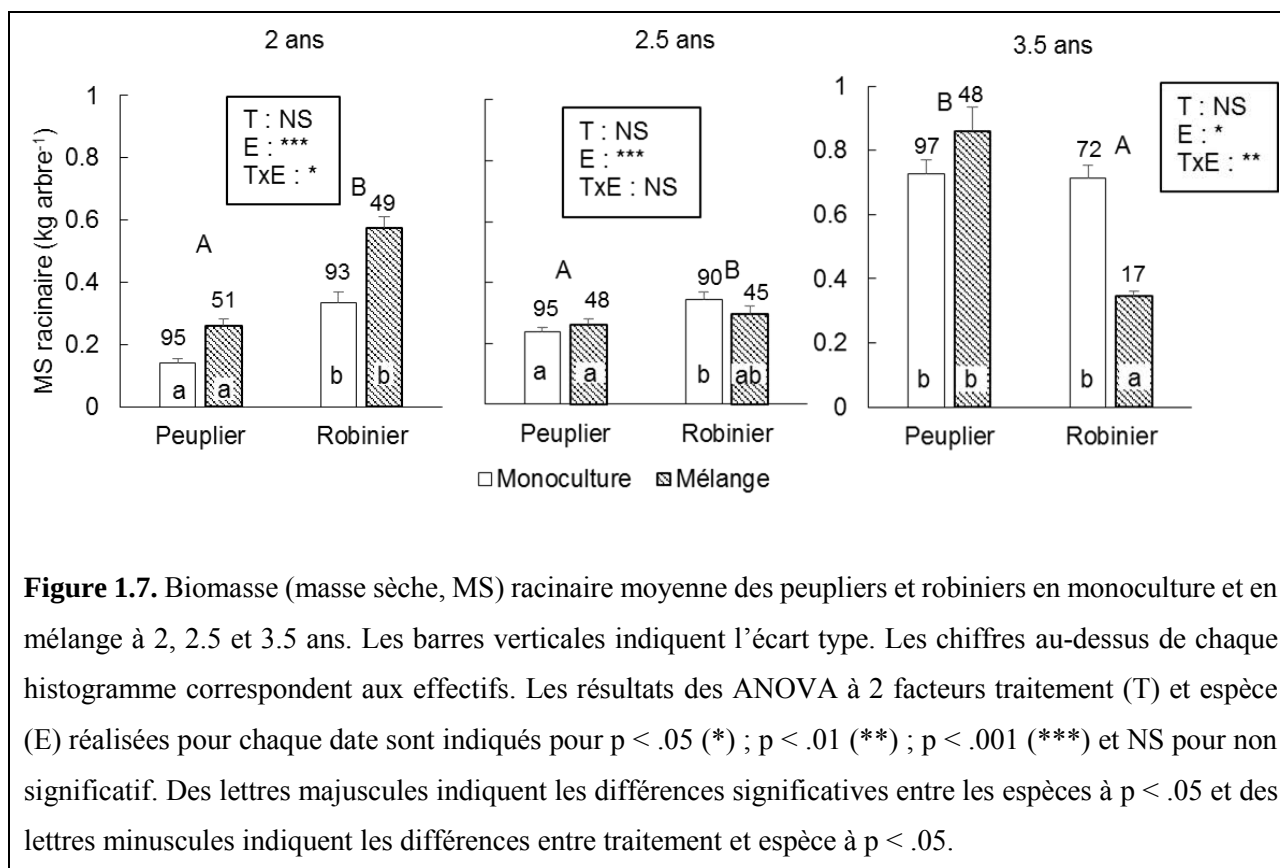


Figure 1.6. Biomasse (masse sèche, MS) aérienne moyenne des peupliers et robiniers en monoculture et en mélange à 2, 2.5 et 3.5 ans. Les barres verticales indiquent l'erreur standard. Les chiffres au-dessus de chaque histogramme indiquent les effectifs. Les résultats des ANOVA à deux facteurs traitement (T) et espèce (E) réalisées pour chaque date sont indiqués pour $p < .05$ (*) ; $p < .001$ (***) et NS pour non significatif. Des lettres majuscules indiquent les différences significatives entre les espèces à $p < .05$ et des lettres minuscules indiquent les différences entre traitement et espèce à $p < .05$.

Tableau 1.V. Production de biomasse ligneuse dans les monocultures de peuplier et robinier et dans le mélange entre 2 et 3 ans et entre 3 et 4 ans (moyenne des deux blocs $\pm$ erreur standard). Pour chaque date, les résultats du test de Kruskal Wallis n'indiquent aucun effet du traitement. La moyenne des productions de biomasse ligneuse est calculée pour les monocultures et la somme pour le mélange.

Production de biomasse ligneuse (Mg ha ⁻¹ an ⁻¹)	2 à 3 ans			3 à 4 ans		
	Monoculture	Mélange	Interaction	Monoculture	Mélange	Interaction
Peuplier	0.99 ($\pm$ 0.18)	0.45 ($\pm$ 0.19)	-10 %	2.55 ($\pm$ 0.64)	1.36 ($\pm$ 0.66)	+6 %
Robinier	0.16 ($\pm$ 0.21)	-0.05 ($\pm$ 0.06)	-173 %	0.48 ($\pm$ 0.66)	-0.24 ($\pm$ 0.03)	-200 %
Moyenne	0.57 ($\pm$ 0.27)	0.39 ($\pm$ 0.13)	-31 %	1.51 ($\pm$ 1.00)	1.12 ($\pm$ 0.69)	-26 %



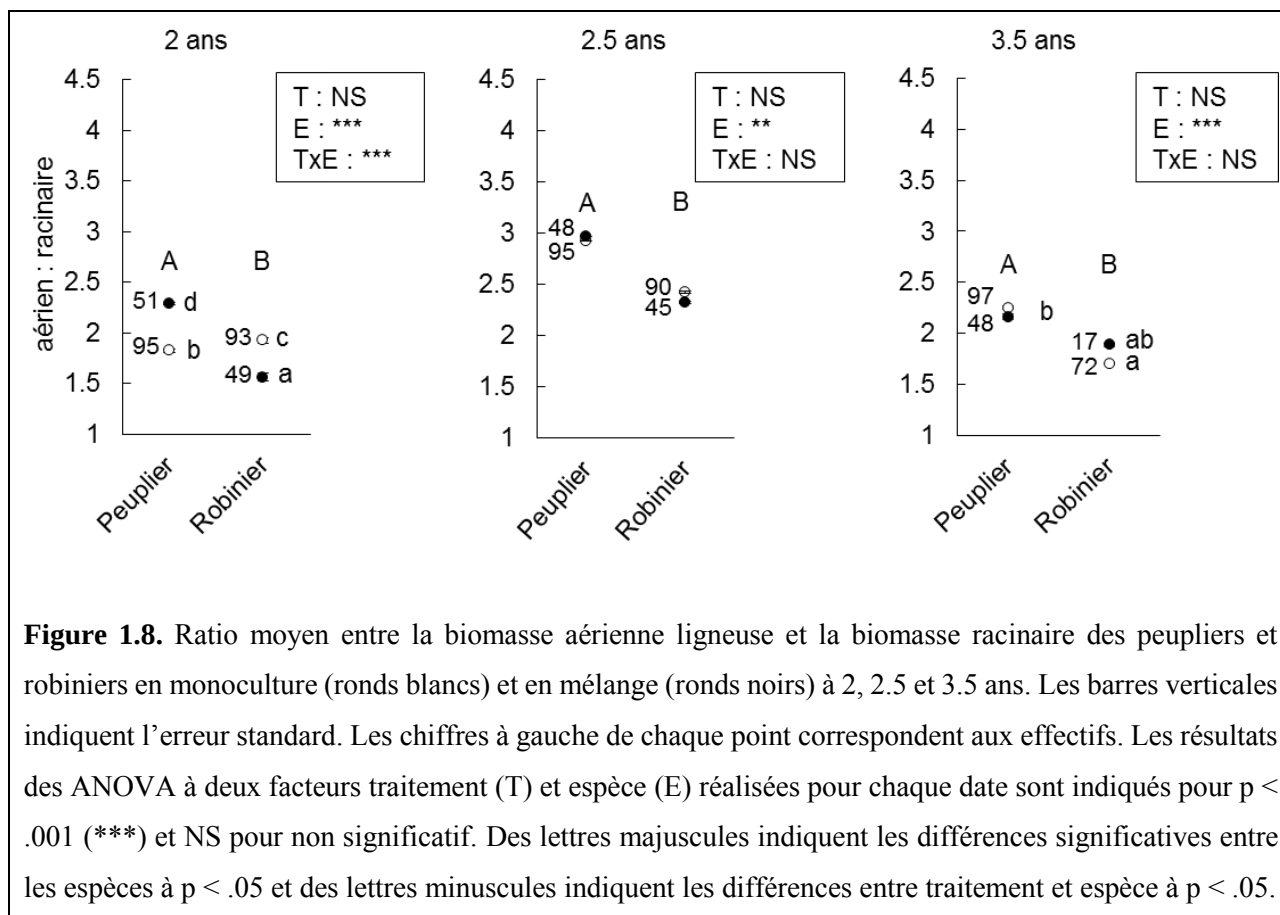
2.5. Biomasse racinaire

Les biomasses racinaires, c'est-à-dire la masse sèche de la souche, des grosses racines et des racines fines qui ont pu être récoltées, des robiniers à deux ans (en janvier 2013) étaient plus élevées que celles des peupliers (valeurs obtenues grâce à l'application de relations allométriques sur les arbres situées au centre des PU, Fig. 1.7). A deux ans et demi (en juin 2013), les biomasses racinaires des robiniers en monoculture étaient plus élevées que celle des peupliers. A trois ans et demi ans, les robiniers du mélange présentaient des biomasses racinaires plus de deux fois plus faibles que les peupliers et les robiniers en monoculture. De plus, les biomasses racinaires moyennes des robiniers en mélange étaient les seules à diminuer d'une année à l'autre.

2.6. Ratio entre la biomasse aérienne ligneuse et la biomasse racinaire

Les peupliers avaient généralement un ratio entre leur biomasse aérienne ligneuse et racinaire supérieur à celui des robiniers (Fig. 1.8). A deux ans, une interaction entre les effets traitement et

espèce était visible sur le ratio entre la biomasse aérienne ligneuse et la biomasse racinaire des robiniers et des peupliers. Ce ratio était supérieur pour les robiniers en monoculture par rapport aux robiniers en mélange et supérieur pour les peupliers en mélange par rapport aux peupliers en monoculture. Aucun effet du traitement sur ce ratio n'apparaissaient à deux ans et demi et trois ans et demi.



2.7. Production primaire nette aérienne

Malgré des différences importantes entre les traitements et des valeurs très négatives d'interaction pour les robiniers du mélange (-118 % entre 3 et 4 ans, Tab. 1.VI), aucune différence significative n'apparaissait entre la production primaire nette aérienne (ANPP) des monocultures et du mélange des deux espèces pour chaque date. Dans le mélange, seuls les peupliers contribuaient à ANPP, celui des robiniers étant négatif.

Tableau 1.VI. Production primaire nette aérienne (ANPP) dans les monocultures de peuplier et robinier et dans le mélange entre 2 et 3 ans et entre 3 et 4 ans (moyenne des deux blocs $\pm$ erreur standard). Pour chaque date, les résultats du test de Kruskal Wallis n'indiquent aucun effet du traitement. La moyenne des ANPP est calculée pour les monocultures et la somme pour le mélange.

ANPP (Mg ha ⁻¹ an ⁻¹)	2 à 3 ans			3 à 4 ans		
	Monoculture	Mélange	Interaction	Monoculture	Mélange	Interaction
Peuplier	0.43 ($\pm$ 0.08)	0.27 ($\pm$ 0.11)	+24 %	1.39 ($\pm$ 0.23)	0.75 ($\pm$ 0.35)	+8 %
Robinier	-0.08 ($\pm$ 0.12)	-0.06 ($\pm$ 0.04)	-55 %	0.53 ($\pm$ 0.35)	-0.04 ($\pm$ 0.02)	-118 %
Moyenne	0.17 ($\pm$ 0.16)	0.21 ($\pm$ 0.07)	+23 %	0.96 ($\pm$ 0.30)	0.70 ($\pm$ 0.34)	-27 %

Tableau 1.VII. Flux de carbone vers la compartiment souterrain (TBCF) dans les monocultures et le mélange entre la troisième et quatrième année de croissance (moyenne des deux blocs $\pm$ erreur standard) et ses différentes composantes : flux cumulé de carbone (C) à la surface du sol (F_S) ; C dans les chutes de litières (F_A) et variation de C dans la biomasse racinaire (ΔC_R). Les résultats du test de Kruskal Wallis n'indiquent aucun effet du traitement.

	F_S (Mg C ha ⁻¹ an ⁻¹)	F_A (Mg C ha ⁻¹ an ⁻¹)	ΔC_R (Mg C ha ⁻¹ an ⁻¹)	TBCF (Mg C ha ⁻¹ an ⁻¹)
Peuplier	7.96 ($\pm$ 0.26)	0.22 ($\pm$ 0.01)	0.57 ($\pm$ 0.08)	8.32 ($\pm$ 0.07)
Robinier	8.31 ($\pm$ 0.31)	0.09 ($\pm$ 0.05)	0.24 ($\pm$ 0.17)	8.46 ($\pm$ 0.43)
Mélange	8.50 ($\pm$ 0.76)	0.11 ($\pm$ 0.02)	0.27 ($\pm$ 0.11)	8.67 ($\pm$ 0.86)

2.8. Flux de carbone vers le compartiment souterrain

Les flux de carbone vers le compartiment souterrain (TBCF) entre la troisième et quatrième année de croissance étaient estimés à l'échelle de la plantation et prenaient en compte également les racines des graminées (respiration, décomposition). Ces valeurs ne sont donc pas comparables à celles d'ANPP, estimées uniquement pour les arbres. TBCF étaient comparables entre les monocultures et le mélange des deux espèces (environ 8.5 Mg de carbone ha⁻¹ an⁻¹, Tab. 1.VII). La monoculture de peuplier présentait des valeurs de C dans les chutes de litières deux fois plus

importantes que celles de la monoculture de robinier ou le mélange. De plus, la variation de carbone contenu dans les racines de la monoculture des peupliers représentait plus du double de celle des monocultures de robiniers ou du mélange. Cependant, ces différences sur les composantes du TBCF en fonction du traitement n'étaient pas significatives.

3. Discussion

3.1. Influence des conditions pédoclimatiques sur la croissance et la productivité des deux espèces

Un des premiers résultats marquant de cette étude est la faible productivité des deux espèces sur le site de Saint-Cyr-en-Val, en particulier de deux à trois ans, en comparaison avec les données de la littérature (Fig. 1.9 et Annexe 5). En effet, les valeurs de production de biomasse aérienne ligneuse des monocultures de robiniers sont comprises entre 1.3 (dans une plantation de 6 ans, non fertilisée) et 7.6 Mg ha⁻¹ an⁻¹ (dans une plantation de 3 ans fertilisée et lors de la troisième rotation), soit 3 à 47 fois plus élevée que pour les robiniers en monoculture de Saint-Cyr-en-Val. Boring and Swank (1984) indiquent des hauteurs moyennes de 8 mètres pour des robiniers de 4 ans, soit plus de deux fois plus élevées que celles de Saint-Cyr-en-Val. Rédei et al. (2011) mentionnent que la vitesse de croissance des jeunes robiniers varie entre 2 et 6 cm jour⁻¹, soit 2 à 6 fois plus élevées que celles de notre étude. Sur le site de Saint Cyr en Val, la croissance en hauteur moyenne des robiniers était supérieure à celle des peupliers mais uniquement lors de la première année de croissance. Ceci est probablement dû au fait que les robiniers étaient des plans déjà racinés lors de la plantation alors que les peupliers étaient issus de boutures. Les robiniers semblent diminuer en hauteur d'une année à l'autre. Ceci est dû à la croissance en fourche du robinier : chaque année le bourgeon terminal avorte, indépendamment des conditions climatiques (Chambre d'agriculture des Alpes de Haute Provence, 2009). Ce phénomène était aussi visible sur la biomasse aérienne moyenne des robiniers en mélange entre deux ans et demi et trois ans et demi, leur faible croissance ne compensant pas la perte des extrémités des tiges, voire parfois de tiges entières.

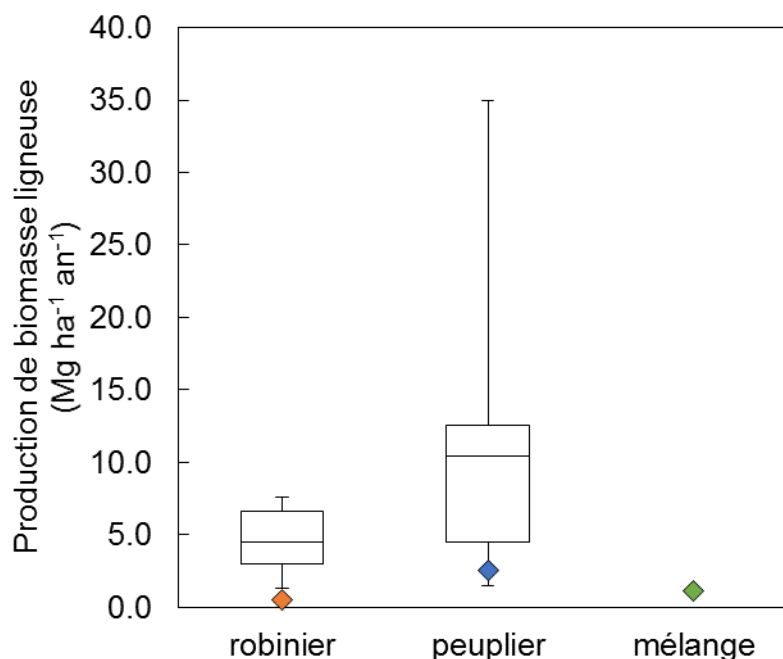


Figure 1.9. Production de biomasse aérienne ligneuse dans des monocultures de peuplier et robinier : données de la littérature (boîtes à moustaches) et données dans les monocultures et dans le mélange de Saint-Cyr-en-Val à 4 ans (losanges). La ligne à l'intérieur des boîtes à moustaches indique la moyenne. Le haut et le bas des boîtes à moustaches indiquent les 25^{ème} et 75^{ème} percentiles ; les moustaches indiquent les valeurs maximales et minimales. La liste des références bibliographiques et des valeurs utilisées pour établir ce graphique est présentée en Annexe 5.

Pour les peupliers, les valeurs de production de biomasse ligneuse trouvées dans la littérature se situent entre 2.6 (pour une plantation de trois ans fertilisée et lors de la troisième rotation) et 35 Mg ha⁻¹ an⁻¹ (pour une plantation irriguée et lors de la première rotation). Dans une étude de Bastien et al. (2015), des peupliers ‘Dorskamp’ âgés de 3 et 4 ans plantés à une densité comparable à celle de Saint-Cyr-en-Val et sans fertilisation ou irrigation, présentaient des hauteurs deux fois plus élevées que celle de notre étude (à Echigey, 8 m à 3 ans et 11 m à 4 ans). En revanche, le même clone planté à la même densité sur un dispositif jouxtant celui de notre étude présentait des hauteurs à peine plus élevées celle que nous avons mesurées (4 m à 3 ans).

Le site de Saint-Cyr-en-Val n'est pas un site très riche en nutriments. La teneur en matière organique et azote (N) sont en quantité plus faibles et le rapport C/N est plus élevé que ceux observées dans les études présentées en figure 1.9 et annexe 5 et les plantations de ces études ont bien souvent reçu une fertilisation N, P et K.

La présence d'une strate herbacée très développée et difficilement contrôlable sur notre site peut également expliquer la faible croissance et la mortalité, en particuliers pour les robiniers (Groninger et al., 1997). En effet, des études ont montré que le taux de survie et la croissance des arbres augmentaient lorsqu'il n'y avait pas de végétation de sous étage pouvant entraîner une compétition pour l'eau et les nutriments (George and Bazzaz, 2003; Gilliam, 2007). Cependant, dans notre étude, le plus fort taux de mortalité était observé après la troisième année de croissance seulement et non dès l'établissement de la plantation, période durant laquelle la compétition avec la couverture herbacée est la plus préjudiciable pour les arbres. D'autres facteurs ont donc sans doute contribué aux faibles performances des arbres.

Les conditions pédoclimatiques peuvent également être responsables d'une faible productivité dans les plantations (sécheresse, inondation, gel, etc.). Dans le cas de Saint-Cyr-en-Val, la transition rapide entre une phase de saturation en eau du sol en hiver et une phase de sécheresse souvent dès le printemps a sans doute été très néfaste pour les arbres. Chaque année, le sol de la plantation était saturé en eau, de fin octobre à mi-avril. Les robiniers tolèrent très peu l'engorgement (Chambre d'agriculture des Alpes de Haute Provence, 2009; Keresztesi, 1980; Sauvaigo, 1913). Les peupliers, bien qu'étant des espèces de ripisylve, sont aussi sensibles à l'ennoyage de longue durée. Il a été observé qu'un ennoyage prolongé du sol peut entraîner une diminution de la croissance, des surfaces foliaire et de l'assimilation photosynthétique des peupliers (Yang et al., 2011).

Une étude réalisée sur le même site indique que le principal facteur limitant la croissance des peupliers à Saint-Cyr-en-Val est la ressource en eau très faible, à certaines périodes de l'année (Toillon et al., 2013). Les robiniers ont dû également souffrir de cette sécheresse. En effet, les teneurs en eau du sol étaient très faibles, avec une valeur relative (estimée par rapport à la valeur à saturation, égale à 100 %) de 40 % dans les 30 premiers centimètres en période estivale et en particulier lors de la troisième année de croissance durant laquelle cette sécheresse a duré de fin juillet à mi-septembre (où la valeur moyenne relative de teneur en eau du sol pour cette période sur les 50 premiers centimètres était de 20 %). L'effet de la sécheresse a probablement été accentué dans le mélange. En effet, les interactions biotiques (la compétition) peuvent accroître les effets d'une sécheresse sur certains sites (Baudis et al., 2014). L'alternance entre ennoyage et sécheresse est donc sans doute le principal facteur limitant la croissance et la production de biomasse de la plantation, l'ennoyage limitant la prospection racinaire et donc la réserve utile durant la saison de végétation.

3.2. Influence du mélange sur la croissance et la productivité des deux espèces

A l'échelle de la plantation, aucune différence entre traitements n'était visible statistiquement. Ceci est probablement dû au fait que nous ne disposions que de deux blocs, ce qui ne permet pas de réaliser des tests suffisamment robustes à cette échelle. En revanche, à l'échelle des individus, des différences significatives entre traitements ont pu être mises en évidence.

Un effet négatif du mélange apparaît au cours du temps diminuant la production de biomasse aérienne moyenne des robiniers à deux ans. Cet effet négatif disparaît à 2 ans et demi pour la biomasse aérienne moyenne mais apparaît sur la production de biomasse racinaire moyenne, la surface foliaire moyenne et la croissance en hauteur moyenne des robiniers à trois ans et demi. En revanche, la présence du robinier n'affecte pas la croissance ou la production de biomasse des peupliers. Ce type d'interaction, ayant un effet négatif pour l'une des espèces et n'ayant aucun effet sur l'autre espèce, est une interaction de type compétition (Vandermeer, 1992; Kelty, 1992). Cette compétition peut s'exercer au niveau aérien ; compétition pour la lumière, ou au niveau racinaire ; compétition pour l'eau et les nutriments (Bauhus et al., 2000). Pour les robiniers, la compétition interspécifique (en mélange avec le peuplier) semble être plus intense que la compétition intraspécifique (en monoculture). Le taux de mortalité, plus élevé pour les robiniers dans le mélange, renforce cette hypothèse (la mortalité à trois ans et demi était de 52 % pour les robiniers en mélange et de 17 % pour les robiniers en monoculture).

Les peupliers présentaient des hauteurs moyennes plus élevées que les robiniers dans le mélange dès la deuxième année de croissance. De plus, à trois ans et demi, les surfaces foliaires moyennes des peupliers étaient plus importantes que celles des robiniers dans le mélange. Or, le robinier est une espèce héliophile qui ne tolère pas l'ombrage ; tout comme le peuplier (Burns and Honkala, 1990). La productivité dans le mélange peut être accrue s'il existe une stratification des parties aériennes entre les deux espèces, menant à une diminution de la compétition interspécifique, avec une augmentation d'efficacité d'utilisation de la lumière (Bauhus et al., 2004; Forrester et al., 2006b). Cependant, pour assurer la probabilité de succès du mélange avec le robinier, il est recommandé d'utiliser une espèce tolérante à l'ombrage (Ashby et al., 1985), et dont la couronne se développerait en dessous, ce qui n'est pas le cas du peuplier. Dans la plantation encore jeune de Saint-Cyr-en-Val, les valeurs de LAI étaient très faibles dans le mélange et dans les monocultures. Il est donc peu probable qu'une compétition pour la lumière ait eu lieu (ou puisse avoir lieu avant

la fin de la première rotation). Par ailleurs, cet effet de stratification ne peut être bénéfique au mélange que si aucune autre ressource n'est limitante. Par exemple, le mélange *Eucalyptus* et *Acacia* peut se montrer moins productif, avec une compétition interspécifique accrue par rapport à la compétition intra-spécifique, et une diminution de l'efficacité d'utilisation de la lumière, malgré une stratification de houppier entre les deux espèces, si une autre ressource, comme par exemple l'eau, est limitante (Le Maire et al., 2013).

Dans le mélange, les peupliers ont un diamètre moyen et une surface foliaire moyenne plus élevés que les robiniers. Ces deux paramètres sont en étroite relation avec la transpiration ; les arbres ayant un diamètre et une surface foliaire plus élevée transpirent plus et donc prélèvent plus d'eau dans le sol (Vertessy et al., 1995). La compétition pour l'acquisition de l'eau est donc probablement accentuée dans le mélange en comparaison à la monoculture pour le robinier. A trois ans et demi, les robiniers du mélange présentaient des biomasses racinaires plus de deux fois plus petites que ceux des monocultures. De plus, leur biomasse racinaire se réduisait au cours du temps alors que ce n'était pas le cas de ceux en mélange ou des peupliers. Ceci est peut-être le signe d'une compétition intense au niveau racinaire dans le mélange en faveur du peuplier. Par ailleurs, la forte diminution des surfaces foliaires moyennes des robiniers dans le mélange à trois ans et demi suggère que ces derniers ont subi un fort stress hydrique. En effet, le phénomène d'abscission (perte des feuilles) est courant chez les robiniers soumis à un tel stress (DeGomez and Wagner, 2001). Une chute des litières était en effet dès le mois de juillet pour les deux espèces (cf. partie 2, 2.2.), mais on peut noter également que les robiniers du mélange produisaient très peu de feuilles (donc très peu de litières) en comparaison à ceux de la monoculture. Ce phénomène de diminution des surfaces foliaires n'était pas observable pour les robiniers des monocultures ou pour les peupliers qui ont probablement moins souffert de la sécheresse. De plus, dans le mélange, les robiniers présentaient au début de la deuxième année de croissance un ratio entre leur biomasse aérienne et racinaire inférieur à celui des robiniers en monoculture, ce qui signifie qu'ils allouaient plus de biomasse aux racines qu'aux parties aériennes. Ce phénomène de modification de l'allocation de biomasse vers les parties racinaires au détriment des parties aériennes s'observe couramment en cas de compétition pour l'eau ou les nutriments du sol (Giardina et al., 2003; Körner, 2013). Mantovani et al. (2015) ont observé de tels changements sur des robiniers exposés à la sécheresse en comparaison à des robiniers irrigués. Cependant, les mesures des potentiels hydriques foliaires de base ne révélaient pas de différence entre les robiniers du mélange et ceux des monocultures.

Les potentiels de base les plus bas étaient compris entre 0 et -0.5 MPa, lorsque la teneur en eau volumique du sol était située entre 30 et 35% dans les 30 premiers centimètres de sol (correspondant à une valeur relative de 90%). Les valeurs les plus basses (enregistrées le 6 septembre 2012) étaient comprises entre -1 et -2 MPa, pour une teneur en eau relative volumique dans les 30 premiers centimètres du sol de 18%. Ces valeurs étaient néanmoins, à plusieurs reprises, dans le mélange, inférieures pour les robiniers en comparaison avec les peupliers. En septembre 2013, seuls les robiniers semblaient souffrir d'un stress hydrique. Les robiniers ont donc probablement subi, dans le mélange, une compétition avec le peuplier pour une autre ressource souterraine que l'eau. Une compétition souterraine pour les nutriments comme par exemple le phosphore, a pu s'exercer entre les deux espèces. Le phosphore est un élément essentiel pour l'espèce fixatrice pour assurer le bon fonctionnement de l'activité nitrogénase des nodules (Pereira and Bliss, 1989). Dans un mélange eucalyptus / falcataria, une compétition pour le phosphore était observée (Boyden et al., 2005). La compétition était plus intense lorsque l'azote du sol n'était pas limitant. En revanche une interaction positive entre les deux espèces était observée avec une disponibilité élevée en phosphore mais faible en azote car l'eucalyptus était moins compétitif. A l'inverse, la compétition interspécifique pour le peuplier était moins importante que la compétition intra-spécifique. Ces derniers ont alloué plus de biomasse vers les parties aériennes. Cependant, une telle modification dans l'allocation de biomasse n'apparaissait plus par la suite pour les deux espèces. Peut-être était-ce dû au fait que les racines des robiniers étaient de plus en plus touchées par les inondations répétées, et/ou parce que le peuplier a exclu par la suite le robinier des couches riches en nutriments et/ou en eau dans le mélange.

La présence d'une stratification racinaire entre deux espèces dans un mélange peut amener à une diminution de la compétition interspécifique, comme cela fût observé dans des plantations mixtes d'*Eucalyptus* et *Acacia* (Forrester et al., 2006b; Khanna, 1997a). Si au contraire les deux espèces présentent une architecture racinaire similaire, cette dernière peut être modifiée dû à la compétition : une des deux espèces peut être exclue par l'autre espèce des couches du sol qui contiennent le plus d'eau ou de nutriments (Bolte and Villanueva, 2006; Da Silva et al., 2009; Hendriks and Bianchi, 1995; Laclau et al., 2013). Dans le mélange, le robinier a pu subir, en plus de la destruction d'une partie de ses racines en raison de l'ennoyage, une exclusion de la part du peuplier et a dû ainsi se restreindre aux couches superficielles pour son enracinement. Lors des périodes de sécheresse en été, et notamment lors de la sécheresse de 2013, les peupliers ont pu

aisément prélever les ressources (eau et nutriments) dans les horizons plus profonds, tandis que les robiniers n'avaient plus accès à cette ressource et ont donc souffert d'avantage de la compétition dans le mélange. Cependant, il est important de noter que les données présentées ici sont celles des biomasses racinaires des grosses et moyennes racines essentiellement ($> 2\text{mm}$), les racines fines ne pouvant être récoltées dans leur totalité via la méthode utilisée (Drénou, 2006), en raison de la texture du sol. Or, le prélèvement de l'eau et des nutriments ne se fait que via les racines fines. Ces hypothèses sont donc valables uniquement si l'on considère que la biomasse des racines fines est proportionnelle à la biomasse racinaire totale, or ce n'est pas toujours le cas (Richards et al., 2010).

3.3. Flux de carbone dans les monocultures de peuplier et robinier et dans le mélange

Sur le site de Saint-Cyr en val, les valeurs de production primaire nette aérienne (ANPP) étaient faibles dans le mélange et les monocultures de robinier. ANPP des peupliers était inférieur aux données de la littérature pour des taillis à courte rotation de peupliers (entre 4.1 et $13.4 \text{ Mg C ha}^{-1} \text{ an}^{-1}$ à deux et trois ans respectivement, Gielen et al., 2005; Verlinden et al., 2013). Le flux de carbone vers le compartiment souterrain (TBCF) était comparable aux données de la littérature, correspondant à de jeunes plantations d'arbres à croissance rapide, (entre 1.04 pour une plantation d'*Eucalyptus* de 5 ans et $2.35 \text{ Mg C m}^{-2} \text{ an}^{-1}$ pour une plantation d'*Eucalyptus* de deux ans, (Litton et al., 2007 ; Tab. 1.VIII). Ce flux élevé est dû en majeure partie au flux de CO_2 à la surface du sol (F_s), composant principal du TBCF (Giardina and Ryan, 2002). Des études ont montré que F_s diminuait au cours d'une rotation dans des plantations de peupliers (Yan et al., 2011; Zhang et al., 2010). Comme nous sommes dans des plantations encore jeunes, il est donc probable que ces flux de CO_2 diminuent au cours des prochaines années.

Le TBCF mesuré à Saint-Cyr-en-Val incluait le flux de CO_2 à la surface du sol (F_s) des racines herbacées, provenant de leur respiration autotrophe ainsi que de la décomposition de leurs racines. Les herbacées couvraient abondamment le sol, malgré plusieurs tentatives de désherbage chimique et mécanique. La respiration associée à ces herbacées devait contribuer de manière importante à F_s et donc conduire à une surestimation du TBCF de la plantation. En effet, il a été montré que F_s variait en fonction du type de végétation : des prairies, (composées uniquement d'espèces herbacées) présentaient des F_s 20 % supérieurs à ceux des forêts (composées majoritairement d'arbres) situées dans des conditions pédoclimatiques comparables (Raich and Tufekciogul, 2000). Les auteurs expliquent que cette différence est probablement due au fait que les herbacées,

contrairement aux arbres, n'allouent pas de carbone pour la production de bois et peuvent donc allouer plus de carbone vers le compartiment souterrain. Les valeurs d'ANPP n'ont donc pas pu être comparées aux valeurs de TBCF dans la plantation de Saint-Cyr-en-Val car l'ANPP ne prenait en compte que les arbres alors que TBCF prenait en compte une partie du flux de C (F_s) des herbacées.

Aucun effet du mélange n'était visible sur les flux de carbone (ANPP, TBCF) dans la plantation de Saint-Cyr-en-Val. Ces paramètres sont mesurés à l'échelle de la plantation. Leur analyse, tout comme celle des valeurs de production de biomasse ligneuse à l'hectare et par an, est limitée par le dispositif qui ne comporte que deux blocs, ce qui explique sans doute pourquoi aucune différence significative ne ressort entre les différents traitements, malgré des différences importantes et des valeurs d'interactions très négatives pour les robiniers (pour l'ANPP) et des modifications à l'échelle des individus (de croissance, de rapport entre biomasse aérienne et racinaire, etc.). Des études ont montré que le mélange pouvait présenter des valeurs d'ANPP plus élevées, ou plus faibles, et également modifier l'allocation du carbone entre les compartiments souterrains et aériens selon si l'interaction dominante entre les espèces était positive (complémentarité, diminution de la compétition ou facilitation) ou négative (compétition ; Tab. 1.VIII).

Une diminution du carbone alloué vers le compartiment souterrain dans le mélange peut s'expliquer par l'augmentation de la disponibilité en nutriments (N et P, Forrester et al., 2004). De la même manière, de tels changements dans l'allocation du carbone ont pu être observés dans des plantations fertilisées en comparaison avec des plantations non fertilisées (Giardina et al., 2003; Keith et al., 1997). ANPP peut être améliorée dans le mélange du fait d'une meilleure disponibilité en nutriments dans le sol, notamment en azote, ou d'une amélioration du recyclage de ces nutriments. Ainsi, les capacités photosynthétiques, mais également la surface foliaire et l'interception du rayonnement de l'espèce non fixatrice sont augmentées dans le mélange (Forrester et al., 2012). A l'inverse, si une compétition apparaît dans le mélange entre les deux espèces (si l'azote n'est pas la principale ressource limitante), ANPP n'augmentera pas. Dans le cas du mélange entre *Eucalyptus* et *Acacia* au Brésil, l'eau était la principale ressource limitante, ce qui a conduit à une compétition au niveau racinaire pour la ressource en eau et une diminution du ratio ANPP : TBCF dans le mélange (Nouvellon et al., 2012).

Tableau 1.VIII. Production primaire nette aérienne (ANPP), flux de carbone vers le compartiment souterrain (TBCF), ratio ANPP : TBCF et production primaire brute (GPP) dans des monocultures et plantations mélangées, données de la littérature. Pour chaque paramètre, des lettres différentes indiquent les différences significatives à $p < .05$ entre les traitements (monocultures et mélange).

Espèce(s)	Lieu	Age	ANPP (Mg ha ⁻¹ an ⁻¹)	TBCF (Mg ha ⁻¹ an ⁻¹)	ANPP : TBCF	GPP (Mg ha ⁻¹ an ⁻¹)	Référence
<i>Eucalyptus grandis</i>	Itatinga (Brésil)	4-6 ans	16.2 b	11.0 b	14.8 b	41.6 b	(Nouvellon et al., 2012)
<i>Acacia mangium</i>			12.8 a	7.8 a	16.4 b	32.0 a	
<i>E. grandis</i> / <i>A. mangium</i>			12.7 a	11.3 b	11.2 a	35.3 ab	
<i>E. urophylla</i> × <i>grandis</i>	Kissoko (Congo)	7 ans	9.7 ab	18.0 b	5.4		(Epron et al., 2013)
<i>A. mangium</i>			8.6 a	10.7 a	8.0		
<i>E. urophylla</i> × <i>grandis</i> / <i>A. mangium</i>			12.9 b	15.1 ab	8.5		
<i>E. globulus</i>	Victoria (Australie)	8.5-10.5 ans	4.4 a	13.6 a	3.2 a		(Forrester et al., 2006a)
<i>A. mearnsii</i>			4.3 a	16.2 a	2.8 a		
<i>E. globulus</i>			6.4 b	17.3 a	4.1 b		

Plusieurs flux, pouvant représenter une fraction du TBCF n'ont pas été pris en compte dans cette étude. Le flux de carbone sortant via les phénomènes d'érosion ou de lessivage est souvent considéré comme négligeable sous un couvert clos (Forrester et al., 2006a; Giardina and Ryan, 2002; Raich and Nadelhoffer, 1989), ce qui n'était probablement pas le cas dans notre jeune plantation, compte tenu des valeurs de LAI très faibles. Le flux de méthane au niveau du sol aurait pu également être estimé, en particulier du fait que la parcelle est inondée, le méthane se formant dans des conditions anaérobies (Cicerone and Oremland, 1988). Néanmoins, ces flux devaient être bien inférieurs (de l'ordre du kg ha⁻¹ an⁻¹ ; Mosier et al., 1991; Verchot et al., 2000; Bowden et al., 1998) à ceux du flux de CO₂ à la surface du sol (de l'ordre du Mg ha⁻¹ an⁻¹). Au niveau aérien, une part du carbone peut servir à la production de composés organiques volatiles (Kesselmeier and Staudt, 1999). Ce flux n'a pas été pris en compte pour estimer ANPP. Pourtant, ces émissions

peuvent être importantes pour les espèces à croissance rapide, comme par exemple avec le saule dont les émissions d'isoprène peuvent atteindre $10 \text{ g ha}^{-1} \text{ h}^{-1}$ (Copeland et al., 2012). Cependant, cela ne représente que quelques dizaines de grammes de C $\text{ha}^{-1} \text{ an}^{-1}$ sur une année et donc ces émissions restent négligeables en comparaison avec les quantités de carbone assimilées par la photosynthèse qui sont de l'ordre du kilogramme de C $\text{ha}^{-1} \text{ an}^{-1}$.

4. Conclusion

Les plantations d'espèces en mélange peuvent-être plus productives que les monocultures lorsque les interactions positives (diminution de compétition et/ou facilitation) prédominent au sein du mélange. Dans la plantation de Saint-Cyr-en-Val, nous avons étudié l'impact du mélange entre l'espèce fixatrice *Robinia pseudoacacia* et la non fixatrice *Populus × euramericana* sur la croissance, la production de biomasse et l'allocation de carbone de chaque espèce. La croissance, la production de biomasse et les surfaces foliaire des individus ont été mesurées. A l'échelle de la plantation, la production de biomasse ligneuse, la production primaire nette aérienne (ANPP) et le flux de carbone vers le compartiment souterrain ont été estimés. Aucun effet positif du mélange n'apparaissait pour tous les paramètres mesurés quatre ans après l'installation de la plantation. Les conditions pédoclimatiques très mauvaises sur le site de Saint-Cyr-en-Val, avec l'alternance entre périodes d'inondation et de sécheresse ont eu un impact négatif sur la croissance et la production de biomasse des deux espèces, en particuliers pour le robinier. Cet effet négatif semblait plus marqué pour le robinier dans le mélange où la compétition interspécifique pouvait être plus forte que la compétition intra-spécifique.

Partie 2 : Effets du mélange peuplier / robinier sur la nutrition azotée des deux espèces

1. Introduction

Dans les plantations mélangées d'espèces fixatrice et non fixatrice d'azote, la productivité des parcelles peut être accrue (Binkley, 1992; Forrester et al., 2006b). Ceci peut être attribué à un effet de facilitation dû à la présence de l'espèce fixatrice, dont les litières aériennes et racinaires sont riches en azote (Forrester et al., 2004). Ainsi, leur décomposition et minéralisation améliore le statut azoté du sol (Boyden et al., 2005; Binkley, 1992). Le recyclage des nutriments dans le mélange en comparaison avec les monocultures de l'espèce non fixatrice peut également être accéléré (Parrotta, 1999). Dans le mélange peuplier / robinier, le peuplier pourrait ainsi bénéficier de l'azote fixé par le robinier par transfert indirect.

Nos hypothèses sont les suivantes : une augmentation du stock d'azote dans le milieu résulte de la fixation d'azote par rhizobium associé au robinier et au retour au sol des litières de robinier riches en azote, dont le peuplier bénéficie par transfert indirect. De ce fait, la compétition interspécifique est moins intense pour le peuplier que la compétition intra-spécifique car il bénéficie de la facilitation par le robinier, mais elle augmente pour le robinier pour l'acquisition de l'azote du sol, ce qui conduit à une augmentation de la fixation d'azote atmosphérique.

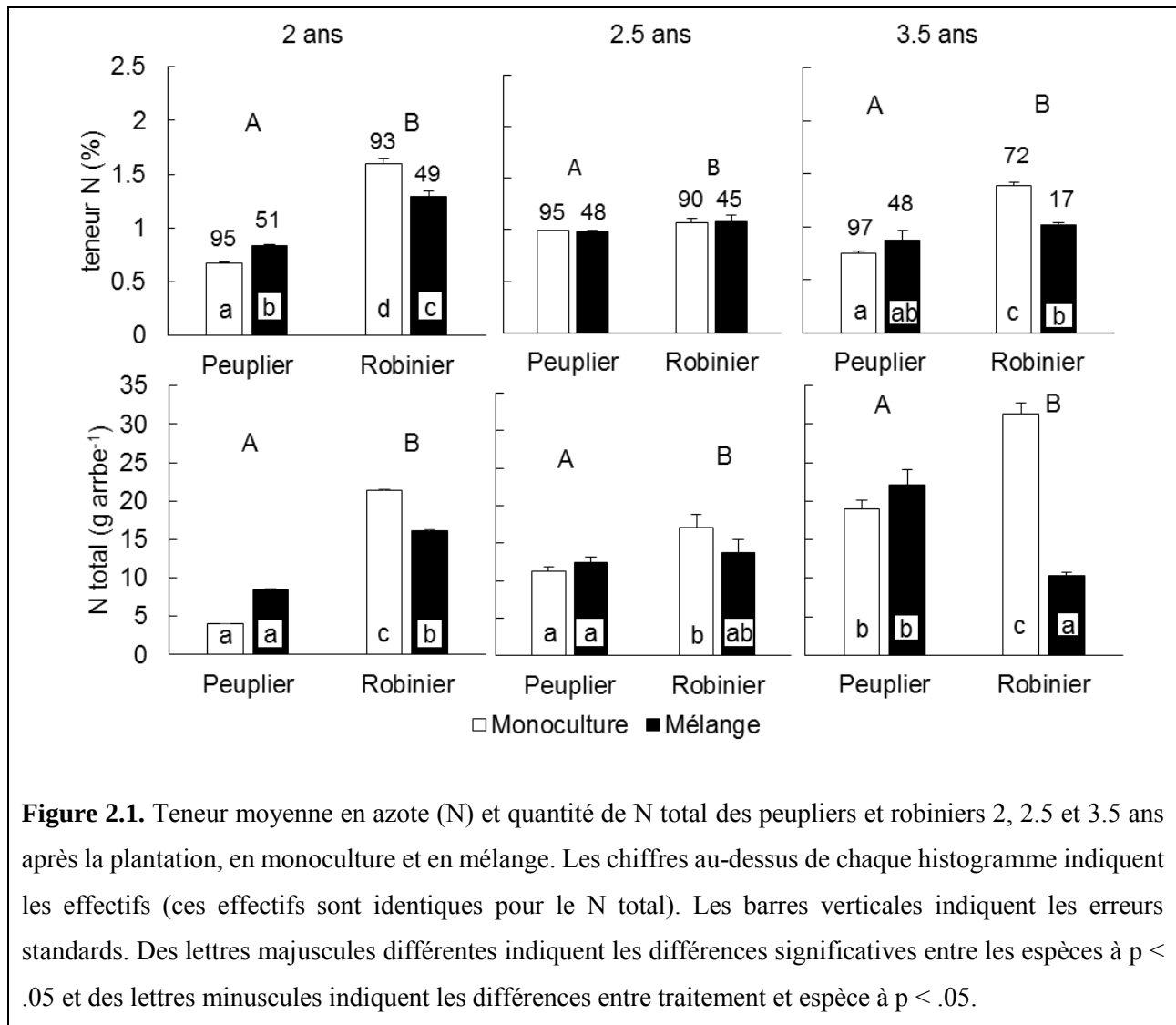
Les teneurs en azote des litières, des plants et du sol ont été estimées au cours de la rotation. La fixation de l'azote atmosphérique a été déterminée par deux méthodes isotopiques : par abondance naturelle et par dilution isotopique. Les transferts d'azote de l'espèce fixatrice vers l'espèce non fixatrice ont également été calculés avec les deux méthodes isotopiques.

2. Résultats

2.1. Azote dans la biomasse sur pied

Les teneurs en azote (N) par arbre correspondent à la concentration moyenne en N pondérée par la biomasse de chaque organe. Pour les trois dates de prélèvement (à 2 ans, 2.5 ans et 3.5 ans), la teneur en N de l'espèce fixatrice était supérieure à celle de la non-fixatrice (systématiquement supérieure à 1 % chez les robiniers et inférieure à 1 % chez les peupliers, Figure 2.1). Les peupliers du mélange avaient une teneur en N légèrement plus élevée que ceux de la monoculture à 2 ans (0.67 % en monoculture et 0.83 % dans le mélange). Cette différence disparaît à 2.5 et 3.5 ans. La teneur en N des robiniers dans le mélange était inférieure à celle des monocultures à 2 ans (1.29 % en mélange et 1.60 % en monoculture) et 3.5 ans (1.01 % en mélange et 1.39 % en monoculture).

La quantité de N dans les plants de l'espèce fixatrice était supérieure à celle contenue dans les plants de l'espèce non fixatrice à 2 ans (2 à 5 fois supérieure, Fig. 2.1.). Quelle que soit la date, aucun effet du mélange sur la quantité de N des peupliers n'apparaissait. A 2 ans et 3.5 ans, les robiniers du mélange étaient moins riches en N que les robiniers de la monoculture (quantités 1.3 fois plus faibles à 2 ans et 3 fois plus faible à 3.5 ans). La quantité d'azote des robiniers de la monoculture diminuait entre 2 et 2.5 ans puis augmentait entre 2.5 et 3.5 ans. Celle des robiniers du mélange diminuait entre 2 et 2.5 et entre 2.5 et 3.5 ans. Celle des peupliers en revanche, augmentait constamment en monoculture comme en mélange.



2.2. Chutes de litières

L'évolution temporelle des chutes de litières dans les différentes plantations montre que lors de la troisième année de croissance (en 2013), les feuilles des arbres commençaient à tomber dès la fin du mois de mai alors que pour la quatrième année de croissance (en 2014), cette chute commençait plus tard, à la fin du mois de juin (Fig. 2.2). Aucune différence significative n'a été mise en évidence sur la quantité de litière dans les différents traitements (moyenne sur les deux blocs), malgré des différences importantes entre les peupliers et les robiniers à la fin de l'année 2014. Les peupliers avaient en effet une quantité de litière supérieure à celle des robiniers dans le mélange et en monoculture. La quantité d'azote retournant au sol via les chutes de litières augmentait chaque année pour les peupliers (Tab. 2.I). Celles de robiniers était comparable entre 2012 (deuxième année de croissance) et 2013 (troisième année de croissance) mais augmentait légèrement en 2014 (quatrième année de croissance) pour les robiniers en monoculture et restait comparable aux années précédentes pour les robiniers du mélange. Pour chaque année, aucune différence statistique entre les traitements n'a pu être mise en évidence compte tenu du nombre de répétition limité à deux blocs. Cependant, des interactions négatives importantes étaient observables, notamment pour les robiniers dont l'interaction est toujours inférieure à -40 % et atteint même -54 % à 4 ans. Pour les peupliers, l'interaction est inférieure à -40 % à 2 ans mais elle est moins négative à 3 et 4 ans (-27 et -26 %, respectivement).

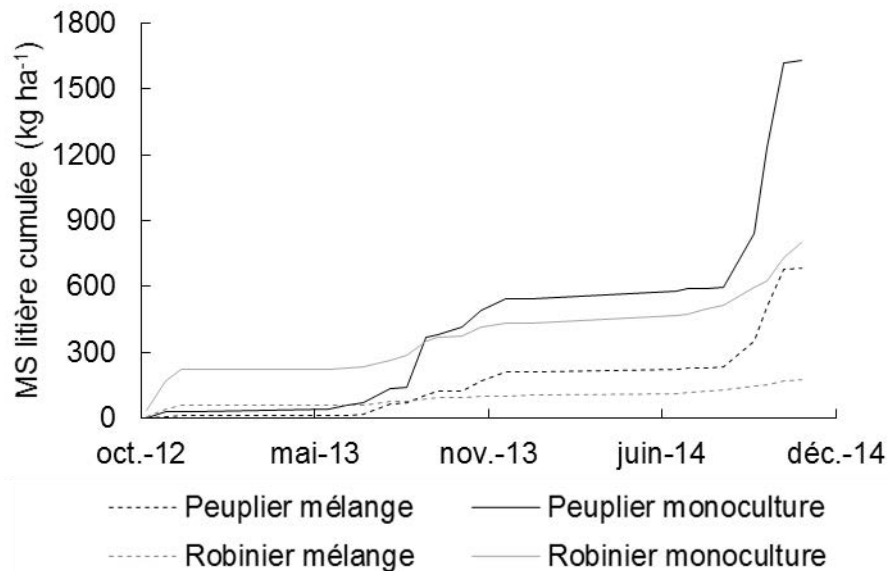


Figure 2.2. Cumul de la masse sèche (MS) des chutes de litières d'octobre 2012 à décembre 2014.

2.3. Absorption nette d'azote

L'absorption nette d'azote n'était pas différente entre les deux espèces et traitements pour chaque date (Tab. 2.II). Ces valeurs étaient comprises entre 1.3 et 7.1 kg ha⁻¹ an⁻¹ à 3 ans et 1.6 et 13.2 kg ha⁻¹ an⁻¹ à 4 ans (fin 2014). L'absorption nette de N des peupliers avait presque doublé entre 3 et 4 ans dans le mélange et la monoculture (passant de 7.1 à 13.2 kg ha⁻¹ an⁻¹ dans la monoculture et de 2.6 à 4.9 kg ha⁻¹ an⁻¹ dans le mélange). Cette augmentation était beaucoup moins marquée pour les robiniers, passant de 4.3 à 6.9 kg ha⁻¹ an⁻¹ dans la monoculture et de 1.3 à 1.6 kg ha⁻¹ an⁻¹ dans le mélange. L'effet d'interaction entre le mélange et la monoculture était systématiquement négatif pour les deux espèces et pour chaque date.

Tableau 2.I. Quantité d'azote des chutes de litières dans les monocultures et le mélange des peupliers et robiniers (moyenne des deux blocs ± erreur standard) de 2 à 4 ans (2012 à 2014). Pour chaque date, les résultats du test de Kruskal Wallis n'indiquent aucun effet du traitement.

Age de la plantation		N kg ha ⁻¹		
		Monoculture	Mélange	interaction
2 ans	Peuplier	0.46 (± 0.06)	0.13 (± 0.02)	-43 %
	Robinier	4.98 (± 0.74)	1.36 (± 0.28)	-46 %
	Moyenne/somme	2.72 (± 0.40)	1.49 (± 0.25)	-45 %
3 ans	Peuplier	7.04 (± 1.04)	2.56 (± 0.52)	-27 %
	Robinier	4.30 (± 1.68)	1.27 (± 0.34)	-41 %
	Moyenne/somme	5.67 (± 0.32)	3.83 (± 0.18)	-32 %
4 ans	Peuplier	13.20 (± 1.32)	4.86 (± 1.32)	-26 %
	Robinier	6.91 (± 4.63)	1.58 (± 0.22)	-54 %
	Moyenne/somme	10.05 (± 2.98)	6.44 (± 1.10)	-36 %

Tableau 2.II. Absorption nette d'azote au cours des années 2013 (3 ans) et 2014 (4 ans) dans les monocultures et le mélange de peupliers et robiniers (moyenne des deux blocs $\pm$ erreur standard). Pour chaque date, les résultats du test de Kruskal Wallis n'indiquent aucun effet du traitement. La moyenne de N assimilé est calculée pour les monocultures et la somme pour le mélange.

N assimilé (kg ha ⁻¹ an ⁻¹)	3 ans			4 ans		
	Monoculture	Mélange	Interaction	Monoculture	Mélange	Interaction
Peuplier	7.05 ($\pm$ 1.04)	2.57 ($\pm$ 0.52)	-27 %	13.22 ($\pm$ 1.33)	4.87 ($\pm$ 1.32)	-26 %
Robinier	4.31 ($\pm$ 1.69)	1.27 ($\pm$ 0.34)	-41 %	6.92 ($\pm$ 4.65)	1.58 ($\pm$ 0.22)	-54 %
Moyenne/somme	5.68 ($\pm$ 1.13)	3.83 ($\pm$ 0.18)	-32 %	10.07 ($\pm$ 3.79)	6.45 ($\pm$ 1.11)	-36 %

2.4. Fixation atmosphérique de l'azote

2.4.1. Enrichi

Pour chaque date, les valeurs de $\delta^{15}\text{N}$ moyen des peupliers étaient 2 à 5 fois supérieures à celles des robiniers, sauf pour les peupliers en monoculture à 3.5 ans qui avaient un $\delta^{15}\text{N}$ moyen comparable à celui des robiniers en monoculture et en mélange (Tab. 2.III). Aucun effet du traitement (mélange ou monoculture) n'apparaissait sur les $\delta^{15}\text{N}$ moyen des deux espèces.

Tableau 2.III. $\delta^{15}\text{N}$ moyen ($\pm$ erreur standard) des peupliers et robiniers en mélange et monoculture abattus à 2 ans (janvier 2013), à 2.5 ans (juin 2013) et à 3.5 ans (juin 2014). Pour chaque date, des lettres différentes indiquent les différences significatives entre les modalités à $p < .05$.

Age de la plantation	Dilution isotopique				Abondance naturelle			
	$\delta^{15}\text{N}$ peupliers		$\delta^{15}\text{N}$ robiniers		$\delta^{15}\text{N}$ peupliers		$\delta^{15}\text{N}$ robiniers	
	Monoculture	Mélange	Monoculture	Mélange	Monoculture	Mélange	Monoculture	Mélange
2 ans	202 (± 37) b	209 (± 34) b	47 (± 11) a	41 (± 6) a	3.67 (± 0.15) c	2.29 (± 0.13) b	-0.19 (± 0.25) a	-0.26 (± 0.08) a
2.5 ans	129 (± 27) b	102 (± 32) b	41 (± 16) a	45 (± 13) a	-	-	-	-
3.5 ans	55 (± 14) ab	79 (± 9) b	21 (± 6) a	30 (± 15) a	3.95 (± 0.81) b	3.00 (± 0.24) b	-0.25 (± 0.03) a	-0.89 (± 0.66) a

Dans les deux traitements (monoculture et mélange), Ndfa (Nitrogen derived from atmosphere, le pourcentage de l'azote dérivé de la fixation de N_2) représentait plus de la moitié du N contenu dans les robiniers, sauf pour ceux du mélange à 3.5 ans (juin 2014) où Ndfa était inférieur à 50 % (Tab. 2.IV). Pour les robiniers en monoculture, Ndfa diminuait de 18 % entre 2 et 3.5 ans. Dans le mélange, Ndfa diminuait de 15 % entre 2 et à 2.5 ans et chutait de 25 % entre 2.5 et 3.5 ans. Ndfa était similaire (moins de 5 % de différence) entre les deux traitements à 2 et 2.5 ans puis était considérablement plus faible dans le mélange qu'en monoculture à 3.5 ans.

La quantité de N fixé par hectare était toujours supérieure dans la monoculture par rapport au mélange (Tab. 2.IV). Cependant, si le fait que le nombre de robiniers est deux fois plus important dans la monoculture est pris en compte, la quantité de N fixé par hectare était supérieure dans le mélange (d'un facteur 1.5) à 2 et 2.5 ans. Elle demeurait deux fois plus faible à 3.5 ans.

Tableau 2.IV. Pourcentage d'azote dérivé de la fixation du N₂ estimé pour les robiniers en monoculture et en mélange par les méthodes d'abondance naturelle et de dilution isotopique et quantité d'azote fixé dans la biomasse sur pied à 2 ans, 2.5 ans et 3.5 ans.

Age de la plantation	Dilution isotopique				Abondance naturelle			
	% Ndfa		N fixé dans la biomasse sur pied (kg ha ⁻¹)		% Ndfa		N fixé dans la biomasse sur pied (kg ha ⁻¹)	
	Monoculture	Mélange	Monoculture	Mélange	Monoculture	Mélange	Monoculture	Mélange
2 ans	76.3	79.4	23.5	17.7	76.0	77.3	22.0	12.8
2.5 ans	67.4	64.7	15.6	10.6	-	-	-	-
3.5 ans	58.6	39.8	20.0	1.9	78.4	90.3	26.6	4.2

2.4.2. Abondance naturelle

L'évolution temporelle des valeurs de B , correspondant à la valeur de $\delta^{15}\text{N}$ (abondance en ^{15}N) de l'espèce fixatrice poussant dans un milieu sans azote (dont la nutrition azotée dépend uniquement de l'air) montre que celui-ci augmentait au cours du temps (Fig. 2.3). Sa valeur passe de -3 ‰ à 12 semaines à -1.4 ‰ à 19 semaines. La valeur utilisée pour le calcul de Ndfa était la dernière obtenue, soit -1.4 ‰.

Pour chaque date, les valeurs de $\delta^{15}\text{N}$ moyen des peupliers étaient 2 à 3 fois supérieures à celles des robiniers. Un effet du traitement apparaissait sur les $\delta^{15}\text{N}$ moyen des peupliers âgés de 2 ans ; ces derniers présentaient des valeurs de $\delta^{15}\text{N}$ inférieurs dans le mélange. Cette différence n'était plus visible à 3.5 ans.

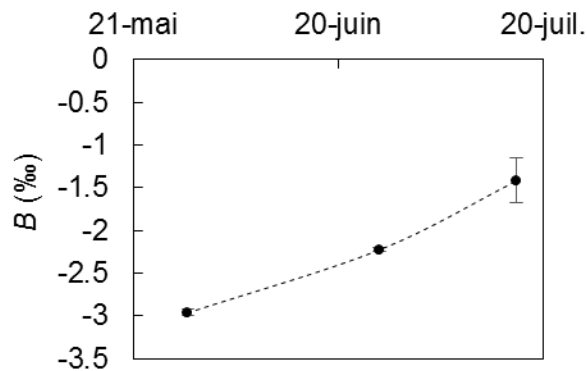


Figure 2.3. Evolution temporelle de la valeur moyenne du B calculé à l'échelle de la plante entière des robiniers du 29/05/2015 (à 12 semaines) au 16/07/2015 (à 19 semaines)

Ndfa a été estimé à partir des données d'abondance naturelle à deux dates : en janvier 2013, à 2 ans et en juin 2014, à 3.5 ans (Tab. 2.IV). Les valeurs de Ndfa estimées avec la méthode d'abondance naturelle étaient très élevées (supérieures à 75 %). Ces valeurs étaient plus élevées à 3.5 ans qu'à 2 ans dans le mélange (77.3 % à 2 ans et 90.3 % à 3.5 ans) et restaient stables dans la monoculture (76.0 % à 2 ans et 78.4 % à 3.5 ans).

La quantité de N fixé par hectare était supérieure dans la monoculture par rapport au mélange. Cependant, si le fait que le nombre de robiniers est deux fois plus important dans la monoculture est pris en compte, la quantité de N fixé par hectare était supérieure dans le mélange (d'un facteur 1.2) à 2 ans, mais plus faible (d'un facteur 1.3) à 3.5 ans.

2.4.3. Comparaison des deux méthodes pour estimer Ndfa

A 2 ans, Ndfa estimé à partir de la méthode d'abondance naturelle était très proche de celui estimé avec la méthode de dilution isotopique (moins de 5 % de différence). A 3.5 ans, les valeurs de Ndfa estimées avec la méthode d'abondance naturelle étaient supérieures à celles estimées avec la méthode de dilution isotopique (20 % de différence dans la monoculture et 50 % en mélange).

2.5. Azote dans le sol

Pour chaque date, les teneurs en N du sol n'étaient pas différentes entre les différents traitements et profondeurs (Tab. 2.V). Le sol des parcelles de peupliers et du mélange conservaient une teneur en azote comparable entre les deux dates (à l'établissement de la plantation et à 4 ans). Au contraire, le sol des parcelles de robinier en monoculture était enrichi en azote à 4 ans (pour tous les horizons), en comparaison avec les valeurs initiales (entre 0.7 et 0.8 kg ha⁻¹ à l'établissement de la plantation et entre 0.8 et 1.4 kg ha⁻¹ à 4 ans).

Tableau 2.V. Quantité d'azote dans le sol (g kg^{-1}) dans les parcelles de peuplier et robinier en monoculture et en mélange (moyenne des deux blocs) au moment de l'établissement de la plantation et 4 ans après. Pour chaque date, les résultats du test de Kruskal Wallis n'indiquent aucun effet du traitement ou de la profondeur. Pour chaque traitement, des lettres différentes indiquent les différences significatives entre dates à $p < .05$.

	Peuplier	Robinier	Mélange
<i>initial</i>	a	a	a
0-5 cm	0.85 (± 0.27)	0.76 (± 0.09)	0.94 (± 0.02)
5-10 cm	0.83 (± 0.24)	0.82 (± 0.19)	1.03 (± 0.02)
10-15 cm	0.58 (± 0.02)	0.85 (± 0.15)	0.71 (± 0.08)
15-30 cm	0.85 (± 0.14)	0.73 (± 0.02)	0.75 (± 0.17)
 <i>4 ans</i>	 a	 b	 a
0-5 cm	0.73 (± 0.13)	1.45 (± 0.05)	0.98 (± 0.18)
5-10 cm	1.25 (± 0.25)	1.33 (± 0.18)	1.23 (± 0.03)
10-15 cm	0.85 (± 0.05)	1.08 (± 0.23)	0.90 (± 0.20)
15-30 cm	1.03 (± 0.18)	0.78 (± 0.13)	0.93 (± 0.08)

2.6. Transferts d'azote de l'espèce fixatrice vers la non-fixatrice

Le transfert d'azote de l'espèce fixatrice vers la non-fixatrice ($P_{\text{non-leg}(\leftrightarrow \text{atm})}$) correspond à la teneur en N dans les peupliers du mélange provenant de la fixation de N_2 . Ce transfert a été estimé pour les plants de la zone marquée et non marquée au ^{15}N . Pour les plants situés dans la zone marquée, $P_{\text{non-leg}(\leftrightarrow \text{atm})}$ était négatif à 2 et 3.5 ans et atteignait environ 20 % à 2.5 ans. $P_{\text{non-leg}(\leftrightarrow \text{atm})}$ des plants de la zone non marquée étaient positifs aux deux dates et plus élevés à 2 ans (27 %) qu'à 3.5 ans (18 % ; Tab. 2.VI). Les valeurs de $P_{\text{non-leg}(\leftrightarrow \text{atm})}$ estimées par les deux méthodes (dilution isotopique et abondance naturelle) aux mêmes dates (à 2 ans et à 3.5 ans) n'étaient pas comparables (négatives dans un cas et positives dans l'autre).

Tableau 2.VI. Pourcentage d'azote des peupliers provenant de la fixation du N₂ par le robinier (transfert) estimé par les méthodes d'abondance naturelle et de dilution isotopique.

Age de la plantation	P _{non-leg(↔atm)}	
	Dilution isotopique	Abondance naturelle
2 ans	-4 %	27 %
2.5 ans	22 %	-
3.5 ans	-5 %	18 %

3. Discussion

3.1. Evolution temporelle et effets du mélange sur Ndfa

De nombreuses études traitant de la comparaison entre les deux méthodes d'analyses isotopiques, abondance naturelle et dilution isotopique, pour estimer la quantité d'azote dérivé de la fixation de l'azote atmosphérique (Ndfa) existent (Bremer and van Kessel, 1990; Stevenson et al., 1995; Brendel et al., 1997; Burchill et al., 2014; Høgh-Jensen and Schjoerring, 1994). Cependant, beaucoup de ces études ont été réalisées sur des herbacées annuelles ; très peu se sont intéressées aux espèces ligneuses pérennes (Domenach et al., 1989; Bouillet et al., 2008).

A 2 ans, Ndfa estimé avec les deux méthodes (abondance naturelle et dilution isotopique) donnaient des résultats très proches. Plusieurs valeurs de B ont été testées pour essayer de faire converger les valeurs de Ndfa en abondance naturelle et par dilution isotopique. Un B de 1.33 ‰ conduisait à une différence minimale de Ndfa d'environ 1 ‰ entre les deux méthodes (pour les robiniers en monoculture et en mélange). Or, le B que nous avons estimé était très proche de cette valeur (1.4 ‰). A 3.5 ans en revanche, aucune valeur ne permettait de faire converger les valeurs de Ndfa des deux méthodes. Ndfa estimé avec la méthode d'abondance naturelle dans la plantation de Saint-Cyr-en-Val augmentait entre 2 ans et 3.5 ans mais diminuait au cours du temps avec la méthode de dilution isotopique. Ndfa peut diminuer pour les espèces fixatrices avec l'âge, mais dans des plantations de robiniers bien plus âgées, de 17 à 38 ans (Boring and Swank, 1984). Une autre étude a montré que Ndfa restait constant pour une espèce d'arbre fixatrice d'azote (*Casuarina equisetifolia*) entre 1 et 3.5 ans tandis qu'il diminuait pour une autre espèce (*Leucaena*

leucocephala), passant de 98 % à 1 an à 38 % à 3.5 ans, dû au fait qu'elle prélevait plus d'azote du sol à 3.5 ans (Parrotta et al., 1996). En effet, la fixation atmosphérique de l'azote diminue suite à une augmentation de la disponibilité de l'azote du sol (Dommergues, 1995). Dans la plantation de Saint-Cyr-en-Val, les conditions extrêmes alternant ennoyage et sécheresse pouvaient être problématique pour les nodules et la fixation de l'azote et expliquer cette diminution de Ndfa. En effet, le site était inondé chaque année sur une période relativement longue (d'octobre à mars ou avril). Or, un sol inondé limite la disponibilité en oxygène et diminue les capacités à fixer l'azote atmosphérique via l'activité nitrogénase (Ndoye and Dreyfus, 1988) ainsi que la quantité de nodules (Minchin and Summerfield, 1976). En revanche, en été, le sol pouvait devenir très sec sur une période assez longue comme en 2013 où les teneurs en eau volumique étaient de 5 % dans les 30 premiers centimètres de fin juillet à mi-septembre. La sécheresse peut également réduire l'activité nitrogénase des nodules et leur quantité (Ramos et al., 2003). Une valeur de Ndfa de 90 % semble donc très élevée sur un site avec d'aussi mauvaises conditions pour les nodules. Par ailleurs, les quantités d'azote (en g arbre⁻¹) des robiniers diminuaient dans le mélange de 2.5 à 3.5 ans mais augmentaient en monoculture. De plus, le contenu en azote total et la teneur en azote des robiniers en monoculture étaient comparables à ceux du mélange à 2.5 ans, mais supérieurs à 3.5 ans. Il est donc plus probable que Ndfa entre 2.5 et 3.5 ans diminue fortement dans le mélange et que Ndfa en monoculture soit supérieur à celui en mélange à 3.5 ans. Les robiniers du mélange avaient également des surfaces foliaires réduites de plus de moitié à 3.5 ans par rapport à 2.5 ans. Or, les nodules ont besoin en grande quantité des composés carbonés assimilés par les arbres (via le mécanisme de la photosynthèse) pour fixer l'azote atmosphérique. En effet, il faut en moyenne 6 à 7 mg de carbone pour réduire 1 mg de N en NH₄⁺ (Vance, 2008). Des arbres ne disposant que de très peu de feuilles ne peuvent donc probablement pas fabriquer suffisamment de composés carbonés pour alimenter leurs nodules. Ces conditions sont d'autant plus marquées pour les robiniers dans le mélange qui subissent une compétition pour l'eau (plus intense que la compétition intra-spécifique) lors des périodes de sécheresse. Néanmoins, l'espèce fixatrice en mélange peut présenter une valeur de Ndfa supérieure à la monoculture en raison d'une compétition interspécifique pour le N du sol plus intense que la compétition intra-spécifique (Baker et al., 1994). Ceci pourrait expliquer pourquoi le Ndfa à 2 ans estimé par les deux méthodes et celui à 3.5 ans estimé par la méthode d'abondance naturelle étaient plus élevés pour les robiniers en mélange avec les peupliers.

3.2. Les limites des deux méthodes (abondance naturelle et dilution isotopique) pour estimer

Ndfa

Pour les deux méthodes, il est recommandé de prendre plusieurs espèces de référence (Högberg, 1997; Peoples et al., 2009), ou d'utiliser une espèce de référence ayant des caractéristiques (phénologie, profondeur d'enracinement) similaires à la fixatrice (Unkovich et al., 2008). Néanmoins, les échanges d'azote via un réseau mycorhizien commun entre les deux espèces peuvent s'effectuer de l'espèce fixatrice vers la non fixatrice et inversement et prédominer sur les transferts indirects (Carlsson and Huss-Danell, 2013). Dans la plantation de Saint-Cyr-en-Val, une seule espèce de référence a été utilisée : le peuplier. Le peuplier possède des caractéristiques similaires au robinier : c'est un arbre à croissance rapide et à feuillage caduque. D'après les courbes de croissance de la première année, les deux espèces ont une dynamique de croissance en hauteur similaire (cf. partie 1, 2.2.). Cependant, des différences existent concernant leur enracinement : le peuplier a une architecture racinaire de surface très peu ramifiée contrairement au robinier (Drénou, 2006).

Un des problèmes majeur de la méthode de dilution isotopique est la dispersion temporelle et spatiale du marquage dans le sol. Par exemple, l'engrais marqué peut se disperser uniquement en surface alors que les plantes peuvent prélever plus profondément l'azote du sol (Peoples et al., 1989; Unkovich et al., 2008). L'analyse de sol de la plantation de Saint-Cyr-en-Val trois mois après le marquage indique que celui-ci n'était pas réparti de façon homogène dans les différents horizons du sol (cf. Matériel et méthodes, Fig. 9). En effet, les cinq premiers centimètres étaient très marqués mais le signal diminuait ensuite pour atteindre des valeurs proches de celles en abondance naturelle, inférieures à 6 ‰ dans les horizons 10-15 et 15-30. Le signal ^{15}N peut également diminuer dans le temps et cela engendre des erreurs dans l'estimation de *Ndfa* si l'espèce de référence et la fixatrice ne présentent pas la même dynamique saisonnière de prélèvement de l'azote (Boddey et al., 1995; Danso et al., 1992). Les deux espèces doivent en effet présenter la même constante de croissance ainsi qu'un temps identique pour arriver à la moitié du maximum de la quantité de N de la plante au cours d'une saison de croissance (Witty, 1983). Comme il est difficile de suivre ces paramètres, il est conseillé de réitérer l'étape de marquage si l'on souhaite suivre *Ndfa* sur le long terme ou d'utiliser un engrais marqué avec un faible taux de relargage qui diffuserait progressivement au cours du temps. Une étude a montré que *Ndfa* estimé était inférieur en utilisant un engrais

inorganique marqué au ^{15}N en comparaison avec un engrais organique marqué (Papastylianou and Danso, 1991). Dans le cas de la plantation de Saint-Cyr-en-Val, malgré une dynamique de croissance similaire chez les deux espèces lors de la première année de croissance, on ne peut pas certifier qu'elles présentent une dynamique saisonnière de prélèvement de l'azote identique. De plus, il est possible qu'une stratification racinaire existe entre les deux espèces : d'une part, en raison des épisodes d'ennoyage qui peuvent détruire les racines, en particulier celles du robinier plus sensible à l'ennoyage ; d'autre part, due à une possible exclusion du robinier par le peuplier en mélange dans les couches riches en nutriments et/ou en eau (cf. partie 1, 3.2.). Par ailleurs, même si les deux espèces présentaient la même dynamique d'absorption de l'azote en monoculture, celle-ci peut être modifiée dans le mélange (Vallis et al., 1977). Il est donc probable que Nd_{fa} estimé dans la plantation de Saint-Cyr-en-Val par la méthode de dilution isotopique soit malgré tout sous-estimé.

Pour pouvoir appliquer la méthode de l'abondance naturelle, il est recommandé d'avoir un $\delta^{15}\text{N}$ du sol d'environ 6 ‰. En dessous de cette valeur, la précision dans l'estimation de Nd_{fa} diminue (Peoples et al., 1989). Or, dans la plantation de Saint-Cyr-en-Val, les valeurs de $\delta^{15}\text{N}$ du sol en abondance naturelle variaient entre 4 et 5 ‰. La différence entre cette valeur et celle de l'air est donc faible et cela peut engendrer des erreurs dans l'estimation de Nd_{fa} . Par ailleurs, le $\delta^{15}\text{N}$ du sol doit être uniforme spatialement, notamment entre les parcelles de l'espèce fixatrice d'azote et l'espèce de référence (Peoples et al., 2009). Il doit également être uniforme entre les différentes profondeurs du sol, si les deux espèces n'ont pas des profondeurs d'enracinement identiques (Danso et al., 1992; Shearer and Kohl, 1986). Dans la plantation de Saint-Cyr-en-Val, les données de $\delta^{15}\text{N}$ du sol variaient peu entre les différents traitements (peuplier, robinier et mélange) et profondeurs, (cf. Matériel et méthodes, Fig. 9).

La détermination du B est une étape importante pour estimer ensuite la fixation de l'azote via la méthode d'abondance naturelle. Si la différence d'abondance en ^{15}N entre les espèces (référence et fixatrice) est supérieure à 5 ‰ ou inférieure à -5 ‰, alors les erreurs dans l'estimation de la valeur du B n'ont pas beaucoup d'influence sur l'estimation finale de Nd_{fa} (Boddey et al., 2000), de même si Nd_{fa} est faible (Unkovich et al., 2008). En revanche, si la différence d'abondance entre les deux espèces est faible, ou que Nd_{fa} est élevé, alors il est nécessaire de déterminer précisément B pour éviter toute erreur dans l'estimation finale de Nd_{fa} . Cependant, de nombreuses erreurs peuvent être faites dans cette estimation et il est nécessaire de prendre certaines précautions afin de les éviter. Il

est important que les plants utilisés pour la détermination de *B* soient inoculés par la même souche de bactérie que celles que l'on retrouve sur le site expérimental (Boddey et al., 2000; Unkovich et al., 2008). Il est recommandé d'utiliser une valeur de *B* obtenue pour des plants matures, car elle peut varier et n'atteint un équilibre qu'au bout de plusieurs semaines chez de jeunes plants (Bergersen et al., 1988; Boddey et al., 2000; Nguloo et al., 2002). Les valeurs de *B* obtenues lors de notre expérimentation n'avaient pas atteint cet équilibre (il augmentait au cours du temps) et les plants étaient encore jeunes. Il est donc possible que la valeur du *B* obtenue dans le cadre de cette étude ne soit pas similaire à celle d'un plant mature et puisse donc fausser ensuite l'estimation de *Ndfa* en abondance naturelle. Aucune valeur de *B* n'a été trouvée dans la littérature pour le robinier mais nos valeurs étaient du même ordre de grandeur que celles trouvées pour d'autres espèces, soit entre -4.6 ‰ (pour *Macroptilium sp.*) et 1.9 ‰, (pour du soja, Boddey et al., 2000).

3.3. Effet du mélange sur la nutrition azotée de chaque espèce

Les teneurs en azote du sol dans la monoculture de peupliers et dans le mélange étaient comparables lors de l'établissement de la plantation et 4 ans. Au contraire, le sol des monocultures de robinier à quatre ans était enrichi en azote dans les horizons de surface (de 0 à 30 cm). Cependant, le fait qu'aucun changement dans la quantité d'azote du sol n'a été mis en évidence dans le mélange ne signifie pas nécessairement qu'il n'y a eu aucun effet bénéfique du robinier. En effet, les peupliers ont pu prélever cet azote au fur et à mesure de sa disponibilité, en particulier lors des 2 premières années où l'on constate qu'ils ont des teneurs en N plus élevées dans le mélange (cf. ci-après). Dans les taillis à courte rotation de peuplier, il est courant de voir le sol s'appauvrir en azote au cours du temps mais ce déclin s'observe généralement entre deux rotations (Tuskan, 1998). A l'inverse, une augmentation des teneurs en azote du sol est souvent observée dans des plantations de robinier (Berthelot et al., 2000). Cette augmentation est probablement due à un recyclage plus rapide de l'azote contenu dans les litières du robinier plus concentrées en azote que celles du peuplier (Tateno et al., 2007), et plus particulièrement des litières souterraines (racines fines et nodules). Dans les mélanges d'espèce fixatrice et non fixatrice d'azote, la fertilité du sol peut être augmentée par une amélioration du statut azoté du sol (Khanna, 1997a; Koutika et al., 2014) ou par une accélération du recyclage des nutriments (Binkley, 1992; Voigtlaender et al., 2011). Par exemple, le sol de plantation de 7.5 ans d'*Eucalyptus robusta* en mélange avec *Casuarina equisetifolia* ou *Leucaena leucocephala* présentait une teneur en azote deux fois plus élevée que la monoculture d'*Eucalyptus*

(Parrotta et al., 1996). La même tendance, moins marquée, était observée pour une plantation d'*Eucalyptus urograndis* en mélange avec *Acacia mangium* (Koutika et al., 2014).

Les teneurs en N supérieures aux peupliers pour les robiniers résultaient de la fixation du N atmosphérique. Seuls les robiniers du mélange ne présentaient pas des teneurs ou concentrations en N très élevées en comparaison avec les robiniers de la monoculture. Cela était en particulier le cas à 3.5 ans, dû à la diminution de Ndfa.

Pour les peupliers, un effet du mélange sur la teneur en N dans la biomasse n'était visible qu'à 2 ans. Les peupliers du mélange avaient une teneur en azote légèrement supérieure aux peupliers de la monoculture. La teneur en N des peupliers pourrait être améliorée du fait que ceux-ci ont accès à un plus large pool de N disponible (diminution de compétition) ou du fait d'une amélioration du statut azoté du sol en présence du robinier (facilitation). Cependant cette différence ne se retrouvait pas dans la quantité d'azote contenue dans la biomasse sur pied. Les espèces non fixatrices d'azote en mélange avec des espèces fixatrices d'azote peuvent présenter des teneurs en azote plus élevées dans leurs feuilles (Forrester et al., 2012) ou leurs racines fines (Bauhus et al., 2000). Cependant, nous n'avons pas pu vérifier si c'était le cas dans notre étude car nous n'avons pas réussi à établir de relations allométriques pour la minéralomasse azotée foliaire. De plus, seule une partie des racines fines a pu être récoltée par la méthode d'extraction du système racinaire employée. Leur quantité à l'échelle des individus ou de la plantation n'a pas pu être estimée de manière fiable. Les valeurs d'absorption nette annuelle d'azote n'étaient pas significativement différentes entre les traitements. Cependant, l'assimilation a probablement été sous-estimée. En effet, ces valeurs ne prenaient pas en compte une des composantes très importante : les racines fines et leur turnover (Cole and Rapp, 1981; Johnson et al., 2004). En effet, les racines fines représentent un pool non négligeable d'azote et leur turnover peut être élevé. Bien souvent, le turnover des racines fines représente un apport bien plus important d'azote que celui des litières dans des jeunes plantations mélangées (Khanna, 1997b).

Nos calculs de transfert d'azote du robinier vers le peuplier ($P_{\text{non-leg}(\nrightarrow\text{atm})}$) avec la méthode de dilution isotopique indiquaient qu'il n'existait pas de transfert à 2 et 3.5 ans ; ces valeurs étaient même négatives. Des valeurs négatives de transfert se retrouvent également dans la littérature, lorsque le $\delta^{15}\text{N}$ de l'espèce non fixatrice était supérieur dans le mélange par rapport à la monoculture (Nygren and Leblanc, 2008; Snoeck et al., 2000). Il a été montré que $P_{\text{non-leg}(\nrightarrow\text{atm})}$ augmentait au cours du temps puis diminuait ensuite (Jayasundara et al., 1997). Le même schéma a été observé

dans notre étude avec la méthode de dilution isotopique. $P_{\text{non-leg}(\leftarrow \text{atm})}$ augmentait entre 2 et 2.5 ans puis diminuait entre 2.5 et 3.5 ans. Une diminution était aussi observée entre 2 et 3.5 ans avec la méthode d'abondance naturelle. Une autre étude a montré qu'un transfert se produisait dans le mélange uniquement après la mort de l'espèce fixatrice, et que ce transfert était dû à la décomposition de ses racines (Trannin et al., 2000). L'augmentation de $P_{\text{non-leg}(\leftarrow \text{atm})}$ dans le mélange à Saint-Cyr-en-Val n'a cependant pas augmenté suite à la mortalité importante des robiniers lors de la quatrième année de croissance. Ces estimations de transfert, quelle que soit la méthode utilisée, sont sujets à de nombreuses erreurs. En effet, les mêmes biais que pour l'estimation du N_{dfa} existent (Peoples et al., 2015). Bien que les peupliers du mélange présentaient un $\delta^{15}\text{N}$ moyen plus faible, en abondance naturelle, à l'âge de 2 ans, et que ceux-ci avaient également une teneur en N plus élevée que ceux en monoculture, cela ne signifiait pas qu'il existait un potentiel transfert d'azote entre les deux espèces. En effet, cela peut être dû au fait que le peuplier dans le mélange avait accès à un pool d'azote plus large du fait de la diminution de compétition (Peoples et al., 2015). Ces transferts entre l'espèce fixatrice et non fixatrice peuvent être indirects (comme expliqué précédemment, via le retour au sol des litières et le turnover racinaire) ou directs, via les mycorhizes. De telles échanges ont pu être mis en évidence entre deux espèces d'arbres, *Eucalyptus maculata* et *Casuarina cunninghamiana* (He et al., 2004), entre un arbre et une herbacée, *Gliricidia sepium* et *Dichantium aristatum* ou entre deux herbacées, *Glycine max* et *Zea mays* (Bethlenfalvay et al., 1991). De tels échanges pourraient exister dans le mélange peuplier / robinier. En effet, une étude a montré que ces deux espèces, pouvaient partager un réseau mycorrhizien commun avec des champignons du genre *Glomus* (He et al., 2003).

4. Conclusion

L'objectif était d'estimer si le statut azoté du sol et la nutrition azotée du peuplier pouvaient être amélioré par l'introduction du robinier, dans la plantation de Saint-Cyr-en-Val. Les teneurs en azote du sol, des litières et des plants ont été analysées. Aucun impact du robinier sur l'azote du sol, l'assimilation et la teneur en azote des peupliers n'a été mis en évidence dans le mélange. Deux méthodes nous ont permis de mettre en évidence la présence d'une fixation de l'azote atmosphérique par le robinier : l'abondance naturelle et la dilution isotopique. Comme chacune des deux méthodes présente ses limites, nous ne pouvons pas certifier laquelle permet d'estimer la valeur la plus réaliste de N_{dfa} . Cependant, plusieurs éléments nous suggèrent que la méthode de dilution isotopique, bien que biaisée, reflète probablement plus la réalité que la méthode de

l'abondance naturelle. Les mauvaises conditions sur le site de Saint-Cyr-en-Val (avec alternance entre inondations et sécheresses) ont pu empêcher le fonctionnement optimal des nodules et la fixation atmosphérique du robinier.

Discussion générale

Les objectifs de cette thèse étaient d'évaluer l'impact du mélange peuplier / robinier sur la croissance, la production de biomasse et la surface foliaire à l'échelle des individus, la production de biomasse ligneuse, l'indice de surface foliaire et l'allocation du carbone à l'échelle de la plantation, ainsi que le statut azoté de la plantation et la nutrition azotée des deux espèces. Notre étude a été conduite sur une parcelle composée de monocultures de chacune des deux espèces et du mélange. Le dispositif comportait deux répétitions (deux blocs). Il était important de mener cette étude à l'échelle des individus afin de mieux comprendre les mécanismes existant à l'échelle de la plantation (Forrester and Pretzsch, 2015). Nos hypothèses initiales étaient les suivantes : (i) La présence du robinier améliore la croissance et la production de biomasse des peupliers, ainsi que leur surface foliaire. L'indice de surface foliaire (Leaf Area Index, LAI) est donc plus élevé ce qui permet une assimilation du carbone plus importante donc une augmentation de la production primaire nette aérienne (Aboveground Net Primary Production, ANPP) et de la production de biomasse ligneuse. Au contraire, le flux de carbone vers le compartiment souterrain (Total Belowground Carbon Flux, TBCF) diminue ou reste inchangé du fait de l'amélioration de la fertilité. (ii) Ceci est dû à une augmentation du stock d'azote (N) dans le milieu résultant de la fixation d'azote par rhizobium associé au robinier et au retour au sol des litières de robinier riches en azote, dont le peuplier bénéficie par transfert indirect. (iii) La compétition interspécifique est moins intense pour le peuplier que la compétition intra-spécifique car il bénéficie de la facilitation par le robinier, mais elle augmente pour le robinier pour l'acquisition de l'azote du sol, ce qui conduit à une augmentation de la fixation d'azote atmosphérique dans le mélange. La figure 10 renvoie aux hypothèses initiales et résume les principaux résultats de la thèse en termes d'effets du mélange observés aux cours des quatre premières années après la plantation (de début 2011 à fin 2014) sur la croissance, la production de biomasse, LAI, ANPP, TBCF, l'azote du sol et l'azote dérivé de la fixation (Ndfa).

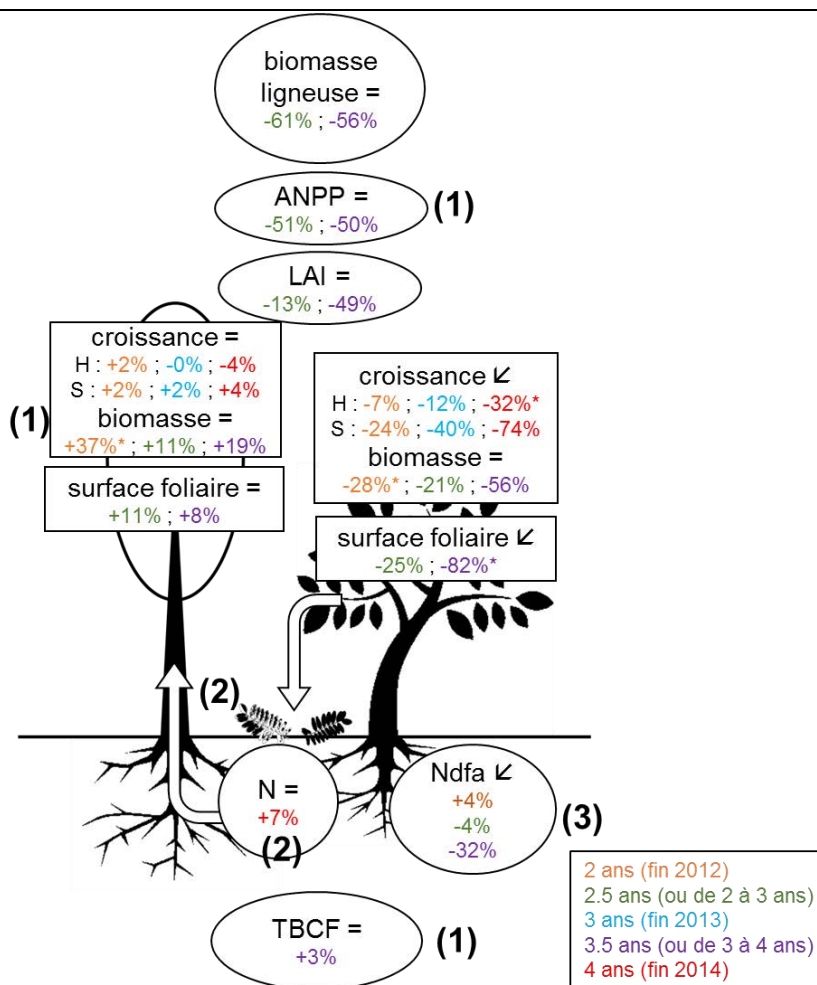


Figure 10. Schéma illustrant les modifications de croissance, production de biomasse, acquisition du carbone et de l'azote observées au sein du mélange peuplier / robinier à l'échelle des individus (rectangles) ou de la parcelle (cercles et ovales). Le signe "=" indique qu'il n'y avait pas de différence et "↓" indique une diminution dans le mélange par rapport à la monoculture. Les numéros entre parenthèses renvoient aux différentes hypothèses qui étaient formulées en fin d'introduction : (1) la croissance (en hauteur, H et surfaces de section de tige à 1.30 m, S) et la surface foliaire du peuplier étaient identiques dans le mélange, alors que celles du robinier diminuaient ; LAI (indice de surface foliaire), ANPP (production primaire nette aérienne) et TBCF (flux de carbone vers le compartiment souterrain) n'étaient pas significativement modifiés en mélange ; (2) le stock d'azote (N) dans le sol n'augmentait pas significativement dans le mélange ; la nutrition azotée du peuplier n'était pas modifiée ; (3) Ndfa (N dérivé de la fixation du N₂) diminuait. Les effets du mélange sont indiqués en % et ont été estimés par comparaison avec la monoculture de peuplier à l'échelle de la parcelle et par comparaison avec les monocultures de chaque espèce à l'échelle des individus. * indique un effet significatif du mélange à p<.05.

La présence des robiniers dans le mélange n'a pas permis d'augmenter la croissance, la surface foliaire et la production de biomasse des peupliers.

Durant les deux premières années suivant l'installation de la plantation, les peupliers semblaient bénéficier d'un effet positif du mélange. Ceux-ci présentaient en effet des hauteurs et une biomasse aérienne plus élevée (Fig. 10) et un ratio entre leur biomasse aérienne et racinaire supérieur dans le mélange. Ces résultats laissaient suggérer que la compétition interspécifique pour les peupliers était moins importante que la compétition intra-spécifique (Gana, 2014 ; Annexe 6). Cependant, cet effet positif du mélange pour les peupliers s'est dissipé au cours de la troisième saison de végétation. A l'inverse, les robiniers présentaient une biomasse aérienne plus faible et un ratio entre leur biomasse aérienne et racinaire inférieur dans le mélange par rapport à la monoculture à deux ans. Ceci est peut-être le signe d'une compétition intense au niveau racinaire dans le mélange en faveur du peuplier. Cette compétition semblait s'exercer principalement sur la ressource en nutriments plutôt que sur la ressource en eau, les potentiels foliaires hydriques de bases n'étant pas différents entre le mélange et la monoculture pour les deux espèces. Après deux ans, un effet du mélange impactait encore négativement la hauteur, les surfaces foliaires et la biomasse racinaire des robiniers. Compte tenu de ces effets négatifs du mélange, la compétition interspécifique devait donc être plus forte que la compétition intra-spécifique pour le robinier alors qu'à l'inverse pour le peuplier, la compétition était moins importante que la compétition intra-spécifique.

La faible croissance et la mortalité du robinier dans le mélange, non compensées par une plus forte croissance du peuplier, comme cela a pu être observé dans une plantation mixte d'eucalyptus et de *falcata* (Binkley et al., 2003a), explique qu'à l'échelle de la parcelle, des différences prononcées de LAI, de production de biomasse et d'ANPP étaient observées entre les monocultures et le mélange (Fig. 10). Ces différences n'étaient cependant pas significatives du fait que nous ne disposions que de deux blocs. La diminution importante de LAI dans le mélange contraste avec le résultat observé dans les plantations mixtes d'eucalyptus et d'acacia (Nouvellon et al., 2012 ; Epron et al., 2013) ou de douglas et d'aulne (Binkley, 1992), où une stratification verticale du couvert végétal permet une plus grande interception du rayonnement lumineux. Dans notre cas, la contribution du peuplier au LAI du mélange est celle prédite par la valeur obtenue en monoculture, alors que les eucalyptus doublent leur contribution à l'indice foliaire du peuplement mixte, dans un site où il n'y a pourtant pas non plus d'effet positif du mélange sur la production de biomasse (Nouvellon et al., 2012). De manière plus surprenante, le peuplier ne profite pas non plus de

l'espace libéré par la diminution de la densité d'arbre suite à la mortalité des robiniers, ce qui explique l'effet négatif du mélange sur le LAI. La diminution de la production de biomasse ligneuse et d'ANPP étant près de deux fois moins prononcée que la diminution de LAI, l'efficacité d'utilisation de la lumière est donc plus élevée dans le mélange, sans que cela compense la baisse de l'interception de la lumière liée à la diminution de l'indice foliaire. Le résultat obtenu sur notre site est donc différent de celui obtenu au Brésil dans une plantation mixte acacia / eucalyptus où l'augmentation d'interception de la lumière liée à l'augmentation de l'indice foliaire ne compense pas la diminution de l'efficacité d'utilisation de la lumière (Le Maire et al., 2013).

Il est délicat dans ce travail de comparer ANPP qui ne prend en compte que le compartiment arbre et le flux total de carbone vers le compartiment souterrain (TBCF) dont le calcul inclut aussi la contribution de la respiration et le renouvellement des racines des graminées. Cependant, le fait que TBCF soit très similaire dans le mélange et dans les monocultures alors que ANPP est très fortement réduit (Fig. 10) suggère une augmentation de l'allocation du carbone vers le compartiment souterrain dans le mélange. Cela indique que l'introduction du robinier dans cette plantation de peuplier n'a pas permis de réallouer la croissance vers les parties aériennes des arbres, mais a favorisé une allocation vers les organes souterrains, traduisant une augmentation de la compétition pour les ressources édaphiques (Litton et al., 2007 ; Epron et al., 2013), contraire à notre hypothèse initiale. Un tel résultat a été observé dans une plantation mixte d'eucalyptus et d'acacia au Brésil dans un site où l'eau a clairement été identifiée comme un facteur limitant (Nouvellon et al., 2012).

La fertilité du sol et l'acquisition de l'azote pour le peuplier n'étaient pas améliorées dans le mélange.

Une amélioration du statut azoté du sol du fait de la présence du robinier n'a pas pu être mise en évidence dans le mélange, contrairement à ce qui a pu être mis en évidence d'en d'autres systèmes (Khanna, 1997a; Koutika et al., 2014; Parrotta et al., 1996), et l'apport d'azote venant des litières aériennes était comparable à celui des monocultures. Les peupliers du mélange présentaient à deux ans des teneurs en azote supérieures à ceux des monocultures. Une amélioration de la nutrition azotée des espèces non fixatrices peut en effet s'observer en présence d'une espèce fixatrice (Küppers, 1996; Forrester et al., 2007). Cependant dès la troisième année, les peupliers ne présentaient plus d'amélioration de leurs teneurs en azote, et le stock de N dans la biomasse n'était pas différent. Les robiniers du mélange présentaient des teneurs en azote plus faibles. De plus, la

fixation de l'azote atmosphérique des robiniers était diminuée dans le mélange, contrairement à l'hypothèse d'une fixation plus élevée en mélange qu'en monoculture du fait de la compétition pour l'azote recyclé entre les deux espèces (Baker et al., 1994). Cette diminution de la fixation, et la mortalité des robiniers, contribuent sans doute à l'absence de transfert d'azote du robinier vers le peuplier. Pour qu'il puisse y avoir transfert d'azote, il faut que de l'azote soit fixé par l'espèce fixatrice et s'accumule dans ses tissus, qu'il y ait un retour au sol important par des chutes de litières et que cet azote organique soit minéralisé (Bouillet et al., 2008). La décomposition de la litière de l'espèce fixatrice d'azote n'était pas plus rapide que celle de l'espèce non fixatrice (résultats du WP3 Intens&Fix, B. Zeller) et, bien qu'en présence de l'espèce fixatrice d'azote la nitrification était augmentée (résultats du WP3 Intens&Fix, A. Robin), la quantité de nitrate dans le sol était inférieure dans le mélange en comparaison avec les monocultures de robinier (stage de Master 2 de J. Bello sous la direction de N. Marron et P. Priault). Il est possible que le transfert ne commence réellement qu'après plusieurs années, comme cela a été suggéré dans une plantation mixte d'acacia et d'eucalyptus (Bouillet et al., 2008). Dans notre cas néanmoins, la forte mortalité des robiniers et la diminution de la fixation ne devrait pas conduire à un transfert plus important dans le futur de la rotation.

Il est probable que les nodules aient souffert des périodes d'ennoyage prolongées sur le site, affectant leur activité (Ndoye and Dreyfus, 1988) et leur quantité (Minchin and Summerfield, 1976). Sans nodules efficaces, la nutrition azotée des robiniers devait donc dépendre d'avantage de l'azote du sol. Cependant, dans le mélange, le robinier était en compétition avec le peuplier pour prélever cet azote. Sans nutrition azotée suffisante, les robiniers n'ont donc pas pu se développer correctement. Leur surface foliaire était alors réduite, de même que leur acquisition du carbone par la photosynthèse, ce qui affectait négativement leur croissance et leur survie. Une compétition pour l'azote a d'ailleurs déjà été observée dans un mélange eucalyptus / acacia où l'azote des acacias provenant de l'atmosphère était faible (Pfautsch et al., 2009b; a). La compétition entre le peuplier et le robinier a également pu s'exercer pour une autre ressource comme par exemple le phosphore (Boyden et al., 2005). Ce nutriment est essentiel pour assurer le fonctionnement des nodules et la fixation du N_2 (Pereira and Bliss, 1989; Binkley et al., 2003b). Ainsi, il aurait été intéressant de suivre au cours des années la disponibilité en phosphore dans le sol ainsi que la teneur en phosphore dans les tissus des deux espèces.

Le mélange peuplier / robinier ne présentait pas d'intérêt sur le site de Saint-Cyr-en-Val.

Ce site était caractérisé par un pédoclimat très contraignant, avec une transition rapide entre sol ennoyé et sec, qui ne convenait pas aux exigences écologiques des deux espèces, en particulier à celles du robinier. La croissance et la productivité des espèces étaient faibles et la mortalité chez les robiniers à 4 ans était élevée, notamment dans le mélange. La hauteur de nappe dans la plantation de Saint-Cyr-en-Val n'a pas été déterminée. Nous avons néanmoins observé qu'elle affleurait pendant plusieurs mois en hiver. Son suivi aurait permis de vérifier si les racines des arbres souffraient d'anoxie en profondeur ou en surface. En effet, sur ce type de sol (Luvisols), l'eau de pluie s'infiltre difficilement en profondeur formant alors une nappe perchée en période hivernale (Mathieu, 2009). Ceci est dû à la présence d'un horizon limono-argileux qui gonfle lors des premières pluies et devient alors imperméable, créant un engorgement de surface. Dans la plantation de Saint-Cyr-en-Val, cet horizon se situait à environ 70-80 centimètres de profondeur. Ce sont donc probablement les racines de surface (là où se concentrent les nodules) qui ont souffert le plus de l'ennoyage. Il est difficile de distinguer les effets abiotiques (du pédoclimat) des effets biotiques (interactions entre espèces). Néanmoins, il est probable que la compétition avec le peuplier au niveau souterrain, pour l'eau et les nutriments, ait eu un impact négatif sur les robiniers dans le mélange, qui présentaient un taux de mortalité plus élevé qu'en monoculture. Le peuplier a pu exclure le robinier des couches du sol les plus riches en eau et/ou nutriments. C'est le cas par exemple d'un mélange eucalyptus / acacia, où les racines fines de l'acacia étaient exclues des couches les plus riches en ressources par l'eucalyptus (Laclau et al., 2013). Afin de vérifier cette hypothèse, il aurait été intéressant d'étudier le système racinaire plus en détail. En réalisant par exemple un profil racinaire, nous aurions pu vérifier si le robinier était exclu ou non par le peuplier de certains horizons (Maurice et al., 2010). Cependant, la distinction entre les racines des deux espèces et également celle des herbacées n'est pas toujours évidente. A plusieurs reprises, lors des abattages, des carottes de sol ont d'ailleurs été réalisées afin de déterminer la biomasse des racines fines en fonction de la profondeur. Mais il était impossible de discerner visuellement dans ces carottes les racines des diverses herbacées de celles des arbres. Une autre solution aurait été de réaliser des analyses au NIRS qui permettraient de déterminer la proportion de racines de chaque espèce prélevées à différentes profondeurs (Lei and Bauhus, 2010). Un marquage au deutérium, créant un profil vertical de répartition du deutérium dans le sol, aurait pu également nous permettre de définir la profondeur de prélèvement de l'eau des deux espèces et si celle-ci était modifiée dans

le mélange ou non (Grossiord et al., 2014). En parallèle à cette étude au champ, il aurait été intéressant de mener une étude en conditions contrôlées, en faisant varier les teneurs en eau et nutriments, de manière à vérifier si une stratification des parties racinaires peut se mettre en place entre les peupliers et les robiniers en mélange et si elle conduit ou non à une meilleure captation des ressources pouvant améliorer la croissance des plants.

Par ailleurs, notre étude ne s'est déroulée que sur une période limitée. Les interactions entre espèces prennent souvent du temps à se mettre en place. Il faut notamment que le couvert se ferme pour observer des interactions au niveau aérien. Les interactions peuvent également être modifiées au cours du temps (Forrester, 2014). Les effets bénéfiques de l'apport d'azote d'une espèce fixatrice (notamment l'enrichissement en azote du sol) peuvent mettre plusieurs années avant d'être observés. Par exemple, dans le mélange aulne / douglas, il faut entre 2 et 5 ans pour observer une augmentation des teneurs en azote du sol (Binkley, 1992) et donc sans doute bien plus longtemps pour observer un effet sur la productivité.

Il serait également intéressant d'étudier ce type de plantation sur plusieurs rotations avec une gestion en taillis. En effet, dans les taillis à courte rotation (TCR), la fertilisation est requise essentiellement pour éviter un déclin de production dans les rotations successives, après exportation des parties aériennes et non dès la première rotation (Heilman and Norby, 1998; Tuskan, 1998). L'apport d'azote venant de l'espèce fixatrice pourrait donc n'être intéressant qu'à partir de la deuxième rotation. Par ailleurs, les interactions entre espèces varient également en fonction de la proportion de chaque espèce dans le mélange (Binkley et al., 1992; Forrester, 2004). Seule la proportion 50:50 entre le peuplier et le robinier a été étudiée dans le cas présent. Il est probable que si la proportion de robiniers avait été supérieure dans le mélange, ces derniers auraient moins souffert de la compétition interspécifique avec le peuplier, réduisant ainsi la mortalité.

On ne peut pas conclure sur l'intérêt de ce mélange uniquement avec cette étude qui ne portait que sur un seul site. Il est très probable que les résultats aient été différents sur un autre site, avec un pédoclimat mieux adapté aux deux espèces. En effet, le mélange peuplier / robinier existe déjà dans certaines régions du monde, comme en Hongrie et se montre plus productif que les monocultures de chaque espèce (Rédei et al., 2006). Par ailleurs, le peuplier et le robinier sont deux espèces aux écologies très contrastées : le robinier préférant les sols bien drainés et le peuplier appréciant les sols plus humides. D'autres combinaisons d'espèces pourraient être testées, en remplaçant par exemple le robinier par l'aulne, également fixateur d'azote et dont les exigences pédoclimatiques

sont plus proches de celles du peuplier, les deux espèces étant fréquemment trouvées dans les ripisylves. Le mélange peuplier / aulne a déjà été étudié par le passé, parfois sans succès, l'aulne étant rapidement dominé par le peuplier (Teissier du Cros et al., 1984; Dawson and Hansen, 1983), parfois avec succès, le mélange étant plus productif que les monocultures (Harrington et al., 1980; DeBell and Radwan, 1979).

D'après l'hypothèse de gradient de stress, les effets positifs de complémentarité devraient dominer les effets négatifs de compétition en présence d'un niveau de stress abiotique très élevé (Bertness and Callaway, 1994). Il est également important que l'azote soit la principale ressource limitante sur le site, dans le cas d'un mélange entre espèce fixatrice et non fixatrice d'azote, pour que les interactions positives prédominent sur les interactions négatives. Par exemple, une étude de Epron et al. (2013) montre que le mélange eucalyptus / acacia était plus productif que les monocultures au Congo où l'azote était la principale ressource limitante. La facilitation entre les deux espèces était alors supérieure à la compétition. A l'inverse, ce même mélange était moins productif que les monocultures au Brésil, où l'eau était la principale ressource limitante : la compétition était alors supérieure à la facilitation entre les deux espèces. Selon Maestre and Cortina (2004), la compétition peut faire place à la facilitation lors d'un stress abiotique élevé si le niveau de la ressource la plus limitante est si basse que l'espèce facilitatrice ne peut subvenir à ses propres besoins pour cette ressource. Dans le mélange entre espèce fixatrice et non fixatrice, l'azote n'est jamais une ressource limitante pour l'espèce fixatrice. L'espèce non fixatrice doit donc jouer aussi un rôle facilitateur ou exercer une compétition plus faible que la compétition intra-spécifique pour l'espèce fixatrice pour que le mélange fonctionne. Piotto (2008) a réalisé une méta-analyse sur les mélanges entre espèces fixatrice et non fixatrice d'azote et montre que le plus souvent, le mélange n'est pas avantageux pour l'espèce fixatrice car cette dernière ne bénéficie d'aucun effet de facilitation ou de diminution de compétition.

Conclusion et perspectives

Sur le plan méthodologique, nous avons pu montrer que la méthode de dilution isotopique fournissait des valeurs plus fiables que la méthode d'abondance naturelle pour l'estimation de la fixation symbiotique de l'azote atmosphérique. Pour la première fois à notre connaissance, la valeur du fractionnement isotopique lors de la fixation symbiotique de l'azote atmosphérique a été déterminée en conditions contrôlées, et déduite au champ en ajustant cette valeur de manière à obtenir des résultats convergents avec les deux méthodes employées pour estimer la fixation. Ces résultats font l'objet d'une publication en préparation.

Toujours sur un plan méthodologique, nous nous sommes efforcés à caractériser les biais et les incertitudes résultant de l'utilisation de mesures ponctuelles pour l'estimation du flux annuel de CO₂ du sol, terme important pour l'estimation du flux de carbone vers le compartiment souterrain. En combinant des mesures manuelles sur toute la parcelle et des mesures automatiques, nous avons montré qu'il était possible de corriger le biais lié aux variations infra journalières du flux de CO₂ du sol, et validé la méthode d'interpolation retenue pour ce travail. Ces résultats font l'objet d'une publication en révision.

L'étude du mélange peuplier / robinier à Saint-Cyr-en-Val n'a malheureusement pas permis de valider les hypothèses initiales qui supposaient que des effets de facilitation et de diminution de compétition pourraient avoir lieu entre ces deux espèces. Les exigences écologiques des espèces et plus particulièrement celles du robinier n'étaient pas adaptées à ce site. Nos résultats confirment que les conditions pédoclimatiques jouent un rôle essentiel dans la croissance et la survie des individus et influent également sur les interactions entre espèces dans un mélange.

L'étude du cycle de l'azote dans les mélanges entre espèce fixatrice et non fixatrices d'azote permet de mieux comprendre les mécanismes d'acquisition et transfert entre les deux espèces. Les réserves azotées de l'espèce non fixatrice d'azote sont susceptibles d'être modifiées dans le mélange en raison d'une disponibilité en azote supérieure dans le milieu. En effet, une fertilisation azotée peut par exemple moduler l'expression de gènes impliqués dans la synthèse des protéines de réserve (Cooke et al., 2003). Dans la plantation de Saint-Cyr-en-Val, les composés non-structuraux (réserves potentielles) ont été analysés dans les organes des peupliers (étude menée par D. Gérant). Comme le statut azoté du sol n'était pas amélioré sur ce site, aucune différence n'apparaissait entre les traitements. Il serait donc intéressant de reconduire cette étude sur des mélanges plus performants, où un effet de facilitation apparaît.

La décomposition et minéralisation des litières, racines et nodules est considérée comme étant le principal mécanisme de transfert d'azote entre deux espèces dans un mélange entre espèces fixatrices et non fixatrices d'azote (Munroe and Isaac, 2013). Cependant ce type de transfert est long à mettre en place. Les transferts directs via un réseau mycorhizien commun entre les deux espèces (He et al., 2004) ou via les exsudats racinaires (Jalonen et al., 2009) pourraient représenter une fraction non négligeable d'azote présente dans l'espèce non fixatrice. Une étude récente dans un mélange eucalyptus / acacia a permis de mettre en évidence la rapidité de ce type de transfert (seulement cinq jours) en utilisant une technique de marquage par injection directe de ^{15}N dans le xylème de l'acacia (Paula et al., 2015). L'application de cette méthode sur d'autres types de mélanges pourrait se révéler intéressante pour améliorer la compréhension des transferts directs entre espèces.

Le robinier est une espèce originaire d'Amérique du Nord, introduite en Europe dans les années 1600. Il est considéré comme espèce invasive par la plupart des conservatoires botaniques nationaux. En effet, il peut être responsable de l'érosion de la biodiversité en particulier s'il est installé à proximité de milieux ouverts, qu'il aura tendance à envahir grâce à sa capacité à drageonner (Blanchard, 2011; Benesperi et al., 2012). De ce fait, il est préférable d'utiliser, notamment à proximité des milieux sensibles, des espèces endémiques et sans caractère invasif. L'introduction du robinier au sein des plantations à courte rotations n'est pas la seule solution pouvant être envisagée pour intensifier écologiquement la production des plantations de peupliers. D'autres espèces d'arbres fixateurs d'azote, comme l'aulne, pourraient être utilisées et s'avérer mieux adaptées aux milieux sujets à une hydromorphie importante. Cependant, la gestion de mélanges d'espèces ligneuses peut être compliquée en comparaison avec celle des monocultures (avec notamment des difficultés d'exploitation ou de commercialisation des produits) et des questionnements se posent encore sur les itinéraires sylvicoles à suivre (Sardin et al., 2008). L'espèce fixatrice peut également être introduite comme herbacée, en début de rotation. Cette alternative permet, en plus d'apporter de l'azote dans le système, de diminuer l'érosion des sols et les pertes d'azote par lessivage, contrôler la végétation herbacée et permet un maintien de l'humidité et de la matière organique à la surface du sol (Arevalo et al., 2005; Mc Laughlin et al., 1985).

L'appauvrissement du sol en azote dans les plantations à courte rotation étant attendus après plusieurs années, il est aussi envisageable de privilégier des rotations culturales d'espèces à croissance rapide suivie d'une espèce fixatrice d'azote, ligneuse ou herbacée, dans les situations

où la compétition interspécifique nuit à la croissance et à l'activité fixatrice de l'espèce à introduire. Cette rotation culturale, qui permettrait de restaurer régulièrement la fertilité azotée d'un site dédié aux TCR ou aux TTCR, n'a pas encore été testée.

Les bactéries fixatrices d'azote peuvent également exister sous forme libre dans le sol. Il est donc possible d'épandre des biofertilisants constitués de ces bactéries (Bhattacharjee et al., 2008). Des bactéries endophytes (vivant à l'intérieur des tissus d'une plante) peuvent également coloniser une plante hôte et lui procurer de l'azote. Des peupliers poussant naturellement sur des bords de rivière, très pauvres en azote sont ainsi colonisés par ces bactéries (Doty et al., 2009). La croissance de peupliers a pu être améliorée en les inoculant avec ces bactéries fixatrices d'azote, leur permettant ainsi de bénéficier de l'azote fixé (Knoth et al., 2014).

Grâce à ces innovations, les taillis à courte rotation pourraient rapidement devenir des systèmes pionniers servant de vitrine au développement de l'agroécologie en France et en Europe.

Bibliographie

- Alker, G., C. Bruton, and K. Richards. 2005. Assessment of technical and non-technical barriers. IEA Bioenergy Task 30: Short rotation crops for bioenergy systems. *In* Short Rotation Forestry, Short Rotation Coppice and perennial grasses in the European Union: Agro-environmental aspects, present use and perspectives. 19–21.
- Arevalo, C.B.M., J.S. Bhatti, S.X. Chang, and D. Sidders. 2011. Land use change effects on ecosystem carbon balance: From agricultural to hybrid poplar plantation. *Agric. Ecosyst. Environ.* 141:342–349. doi:10.1016/j.agee.2011.03.013.
- Arevalo, C.B.M., A.P. Drew, and T.A. Volk. 2005. The effect of common Dutch white clover (*Trifolium repens* L.), as a green manure, on biomass production, allometric growth and foliar nitrogen of two willow clones. *Biomass Bioenergy*. 29:22–31. doi:10.1016/j.biombioe.2005.02.003.
- Armstrong, A., C. Johns, and I. Tubby. 1999. Effects of spacing and cutting cycle on the yield of poplar grown as an energy crop. *Biomass Bioenergy*. 17:305–314. doi:10.1016/S0961-9534(99)00054-9.
- Ashby, C.W., W.G. Vogel, and N.F. Rogers. 1985. Black Locust in the Reclamation Equation. U.S. Department of Agriculture, Forest Service, Northeastern Forest Experiment Station, NE-105. 12 pp.
- Baker, D.D., D. Du, and M. Fried. 1994. Influence of combined nitrogen level and *Eucalyptus* competition on dinitrogen fixation in nodulated *Casuarina*. *Protoplasma*. 183:24–28. doi:10.1007/BF01276809.
- Baral, A., and G.S. Guha. 2004. Trees for carbon sequestration or fossil fuel substitution: the issue of cost vs. carbon benefit. *Biomass Bioenergy*. 27:41–55. doi:10.1016/j.biombioe.2003.11.004.
- Bastien, J.-C., A. Berthelot, F. Brignolas, N. Marron, S. Maury, G. Bodineau, J. Gauvin, J. Toillon, E. Dallé, A. Delaunay, F. Charnet, P. Maine, and D. Merzeau. 2015. Augmenter le niveau de production de biomasse des cultures ligneuses. Principaux enseignements du projet sylvabiom. *Rev. For. Fr.* 3.
- Bastien, J.-C., N. Marron, A. Berthelot, and A. Leplus. 2011. Les systèmes dédiés à la production de bois énergie en France. Travaux de recherche et projets en cours. *Rev. For. Fr.* 63:217–228.
- Baudis, M., R.H. Ellerbrock, K. Felsmann, A. Gessler, K. Gimbel, Z. Kayler, H. Puhlmann, A. Ulrich, M. Weiler, E. Welk, and H. Bruelheide. 2014. Intraspecific differences in responses to rainshelter-induced drought and competition of *Fagus sylvatica* L. across Germany. *For. Ecol. Manag.* 330:283–293. doi:10.1016/j.foreco.2014.07.012.
- Bauhus, J., P.K. Khanna, and N. Menden. 2000. Aboveground and belowground interactions in mixed plantations of *Eucalyptus globulus* and *Acacia mearnsii*. *Can. J. For. Res.* 30:1886–1894. doi:10.1139/x00-141.

- Bauhus, J., A.P. van Winden, and A.B. Nicotra. 2004. Aboveground interactions and productivity in mixed-species plantations of *Acacia mearnsii* and *Eucalyptus globulus*. *Can. J. For. Res.* 34:686–694. doi:10.1139/x03-243.
- Benesperi, R., C. Giuliani, S. Zanetti, M. Gennai, M.M. Lippi, T. Guidi, J. Nascimbene, and B. Foggi. 2012. Forest plant diversity is threatened by *Robinia pseudoacacia* (black-locust) invasion. *Biodivers. Conserv.* 21:3555–3568. doi:10.1007/s10531-012-0380-5.
- Benomar, L., A. DesRochers, and G.R. Larocque. 2011. Changes in specific leaf area and photosynthetic nitrogen-use efficiency associated with physiological acclimation of two hybrid poplar clones to intraclonal competition. *Can. J. For. Res.* 41:1465–1476. doi:10.1139/x11-073.
- Bergersen, F., M. Peoples, and G. Turner. 1988. Isotopic discriminations during the accumulation of nitrogen by soybeans. *Funct. Plant Biol.* 15:407–420.
- Berthelot, A., J. Ranger, and D. Gelhaye. 2000. Nutrient uptake and immobilization in a short-rotation coppice stand of hybrid poplars in north-west France. *For. Ecol. Manag.* 128:167–179. doi:10.1016/S0378-1127(99)00145-0.
- Bertness, M.D., and R. Callaway. 1994. Positive interactions in communities. *Trends Ecol. Evol.* 9:191–193. doi:10.1016/0169-5347(94)90088-4.
- Bethlenfalvay, G.J., M.G. Reyes-Solis, S.B. Camel, and R. Ferrera-Cerrato. 1991. Nutrient transfer between the root zones of soybean and maize plants connected by a common mycorrhizal mycelium. *Physiol. Plant.* 82:423–432. doi:10.1111/j.1399-3054.1991.tb02928.x.
- Bhattacharjee, R.B., A. Singh, and S.N. Mukhopadhyay. 2008. Use of nitrogen-fixing bacteria as biofertiliser for non-legumes: prospects and challenges. *Appl. Microbiol. Biotechnol.* 80:199–209. doi:10.1007/s00253-008-1567-2.
- Bini, D., C.A. dos Santos, J.-P. Bouillet, J.L. de M. Gonçalves, and E.J.B.N. Cardoso. 2013. *Eucalyptus grandis* and *Acacia mangium* in monoculture and intercropped plantations: Evolution of soil and litter microbial and chemical attributes during early stages of plant development. *Appl. Soil Ecol.* 63:57–66. doi:10.1016/j.apsoil.2012.09.012.
- Binkley, D. 1983. Ecosystem production in Douglas-fir plantations: Interaction of red alder and site fertility. *For. Ecol. Manag.* 5:215–227. doi:10.1016/0378-1127(83)90073-7.
- Binkley, D. 1992. Mixtures of nitrogen-fixing and non-nitrogen-fixing tree species. In *The Ecology of Mixed Species Stands of Trees*. M.G.R. Cannell, D.C. Malcolm, and P.A. Robertson, editors. Blackwell Scientific Publications, Oxford ; Boston. 99–123.
- Binkley, D., K.A. Dunkin, D. DeBell, and M.G. Ryan. 1992. Production and nutrient cycling in mixed plantations of *Eucalyptus* and *Albizia* in Hawaii. *For. Sci.* 38:393–408.
- Binkley, D., and C. Giardina. 1997. Nitrogen fixation in tropical forest plantations. In *Management of Soil, Nutrients and Water in Tropical Plantation Forests*. E.K.S. Nambiar and A. Brown, editors. CSIRO/ACIAR, Canberra, Australia. 297–337.

- Binkley, D., R. Senock, S. Bird, and T.G. Cole. 2003a. Twenty years of stand development in pure and mixed stands of *Eucalyptus saligna* and nitrogen-fixing *Facaltaria moluccana*. *For. Ecol. Manag.* 182:93–102. doi:10.1016/S0378-1127(03)00028-8.
- Binkley, D., R. Senock, and K. Cromack. 2003b. Phosphorus limitation on nitrogen fixation by *Facaltaria* seedlings. *For. Ecol. Manag.* 186:171–176. doi:10.1016/S0378-1127(03)00240-8.
- Biro, Y., C. Farcy, M. Gafo-Gomez-Zamalloa, A. Kleinschmit von Lengefeld, and C. Prins. 2015. Le secteur forêt-bois en Europe s'organise : objectifs, avancées, perspectives. Académie d'Agriculture de France.
- Blanchard, P. 2011. Liberté surveillée pour le Robinier. *Bois For. En Pays Loire*. 104:4–5.
- Boddey, R.M., O.C. de Oliveira, B.J.R. Alves, and S. Urquiaga. 1995. Field application of the ^{15}N isotope dilution technique for the reliable quantification of plant-associated biological nitrogen fixation. In *Nitrogen Economy in Tropical Soils*. N. Ahmad, editor. Springer Netherlands. 77–87.
- Boddey, R.M., M.B. Peoples, B. Palmer, and P.J. Dart. 2000. Use of the ^{15}N natural abundance technique to quantify biological nitrogen fixation by woody perennials. *Nutr. Cycl. Agroecosystems*. 57:235–270. doi:10.1023/A:1009890514844.
- Boehmel, C., I. Lewandowski, and W. Claupein. 2008. Comparing annual and perennial energy cropping systems with different management intensities. *Agric. Syst.* 96:224–236. doi:10.1016/j.agry.2007.08.004.
- Bohanek, J.R., and J.W. Groninger. 2005. Productivity of European black alder (*Alnus glutinosa*) interplanted with black walnut (*Juglans nigra*) in illinois, U.S.A. *Agrofor. Syst.* 64:99–106. doi:10.1007/s10457-004-0523-0.
- Bolte, A., and I. Villanueva. 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. For. Res.* 125:15–26. doi:10.1007/s10342-005-0075-5.
- Boring, L.R., and W.T. Swank. 1984. The role of black locust (*Robinia pseudoacacia*) in forest succession. *J. Ecol.* 72:749–766. doi:10.2307/2259529.
- Börjesson, P., and L.M. Tufvesson. 2011. Agricultural crop-based biofuels – resource efficiency and environmental performance including direct land use changes. *J. Clean. Prod.* 19:108–120. doi:10.1016/j.jclepro.2010.01.001.
- Bouillet, J.P., J.P. Laclau, J.L.M. Gonçalves, M.Z. Moreira, P.C.O. Trivelin, C. Jourdan, E.V. Silva, M.C. Piccolo, S.M. Tsai, and A. Galiana. 2008. Mixed-species plantations of *Acacia mangium* and *Eucalyptus grandis* in Brazil: 2: Nitrogen accumulation in the stands and biological N_2 fixation. *For. Ecol. Manag.* 255:3918–3930. doi:10.1016/j.foreco.2007.10.050.

- Bound, J.P., and N. Voulvoulis. 2004. Pharmaceuticals in the aquatic environment—a comparison of risk assessment strategies. *Chemosphere*. 56:1143–1155. doi:10.1016/j.chemosphere.2004.05.010.
- Bowden, R.D., K.M. Newkirk, and G.M. Rullo. 1998. Carbon dioxide and methane fluxes by a forest soil under laboratory-controlled moisture and temperature conditions. *Soil Biol. Biochem.* 30:1591–1597. doi:10.1016/S0038-0717(97)00228-9.
- Boyden, S., D. Binkley, and R. Senock. 2005. Competition and facilitation between *Eucalyptus* and nitrogen-fixing *Falcataria* in relation to soil fertility. *Ecology*. 86:992–1001. doi:10.1890/04-0430.
- Brignolas, F., C. Thierry, G. Guerrier, and É. Boudouresque. 2000. Compared water deficit response of two *Populus x euramericana* clones, Luisa Avanzo and Dorskamp. *Ann. For. Sci.* 57:261–266. doi:10.1051/forest:2000117.
- Burns, R.M., and B.H. Honkala. 1990. Silvics of North America: Volume 2. Hardwoods. Agriculture Handbook 654. U.S. Department of Agriculture, Forest Service, Washington, DC. 877 pp.
- Callaway, R.M., and L.R. Walker. 1997. Competition and facilitation: a synthetic approach to interactions in plant communities. *Ecology*. 78:1958–1965. doi:10.1890/0012-9658(1997)078[1958:CAFASA]2.0.CO;2.
- Carlsson, G., and K. Huss-Danell. 2013. Does nitrogen transfer between plants confound ¹⁵N-based quantifications of N₂ fixation? *Plant Soil*. 374:345–358. doi:10.1007/s11104-013-1802-1.
- Ceulemans, R., and W. Deraedt. 1999. Production physiology and growth potential of poplars under short-rotation forestry culture. *For. Ecol. Manag.* 121:9–23. doi:10.1016/S0378-1127(98)00564-7.
- Chambre d’agriculture des Alpes de Haute Provence. 2009. Potentiel de développement du robinier faux acacia (*Robinia pseudoacacia*).
- Chapman, A.G. 1935. The effects of black locust on associated species with special reference to forest trees. *Ecol. Monogr.* 5:37–60. doi:10.2307/1943097.
- Christersson, L., and K. Verma. 2006. Short-rotation forestry - a complement to “conventional” forestry. *Unasylva Engl. Ed.* 57:34–39.
- Cicerone, R.J., and R.S. Oremland. 1988. Biogeochemical aspects of atmospheric methane. *Glob. Biogeochem. Cycles*. 2:229–327.
- Cole, D.W., and M. Rapp. 1981. Elemental cycling in forest ecosystems. In *Dynamic Properties of Forest Ecosystems*. D.E. Reichle, editor. Cambridge University Press, England. 341–409.
- Colin, F., Y. Brunet, I. Vinkler, and J.-F. Dhôte. 2008. Résistance aux vents forts des peuplements forestiers, et notamment des mélanges d’espèces. *Rev. For. Fr.* doi:10.4267/2042/18143.

- Cooke, J.E.K., K.A. Brown, R. Wu, and J.M. Davis. 2003. Gene expression associated with N-induced shifts in resource allocation in poplar. *Plant Cell Environ.* 26:757–770. doi:10.1046/j.1365-3040.2003.01012.x.
- Copeland, N., J.N. Cape, and M.R. Heal. 2012. Volatile organic compound emissions from *Miscanthus* and short rotation coppice willow bioenergy crops. *Atmos. Environ.* 60:327–335. doi:10.1016/j.atmosenv.2012.06.065.
- Coté, B., and C. Camire. 1984. Growth, nitrogen accumulation, and symbiotic dinitrogen fixation in pure and mixed plantings of hybrid poplar and black alder. *Plant Soil.* 78:209–220. doi:10.1007/BF02277852.
- Danso, S.K.A., G.D. Bowen, and N. Sanginga. 1992. Biological nitrogen fixation in trees in agroecosystems. *Plant Soil.* 141:177–196. doi:10.1007/BF00011316.
- Danso, S.K.A., F. Zapata, and K.O. Awonaike. 1995. Measurement of biological N₂ fixation in field-grown *Robinia pseudoacacia* L. *Soil Biol. Biochem.* 27:415–419. doi:10.1016/0038-0717(95)98612-R.
- Da Silva, J.L. de M. Gonçalves, S.R. de F. Coelho, R.M. e Moreira, S.L. de M. Mello, J.-P. Bouillet, C. Jourdan, and J.-P. Laclau. 2009. Dynamics of fine root distribution after establishment of monospecific and mixed-species plantations of *Eucalyptus grandis* and *Acacia mangium*. *Plant Soil.* 325:305–318. doi:10.1007/s11104-009-9980-6.
- Dawson, J.O., and E.A. Hansen. 1983. Effect of *Alnus glutinosa* on hybrid *populus* growth and soil nitrogen concentration in a mixed plantation. In *Intensive Plantation Culture: 12 years research*. J.O. Hansen and A. Edward, editors. St. Paul, MN: U.S. Department of Agriculture, Forest Service, North Central Forest Experiment Station. 29–34.
- DeBell, D.S., and L. Alford. 1972. Sprouting characteristics and cutting practices evaluated for Cottonwood. *Tree Plant. Notes.* 23:1–3.
- DeBell, D.S., and M.A. Radwan. 1979. Growth and Nitrogen Relations of Coppiced Black Cottonwood and Red Alder in Pure and Mixed Plantings. *Bot. Gaz.* 140:S97–S101.
- DeBell, D.S., C.D. Whitesell, and T.H. Schubert. 1989. Using N₂-fixing *Albizia* to increase growth of *Eucalyptus* plantations in Hawaii. *For. Sci.* 35:64–75.
- DeGomez, T., and M.R. Wagner. 2001. Culture and use of black locust. *HortTechnology.* 11:279–288.
- Delwiche, C.C., and P.L. Steyn. 1970. Nitrogen isotope fractionation in soils and microbial reactions. *Environ. Sci. Technol.* 4:929–935. doi:10.1021/es60046a004.
- Dillen, S.Y., S.N. Djomo, N. Al Afas, S. Vanbeverem, and R. Ceulemans. 2013. Biomass yield and energy balance of a short-rotation poplar coppice with multiple clones on degraded land during 16 years. *Biomass Bioenergy.* 56:157–165. doi:10.1016/j.biombioe.2013.04.019.

- Dillen, S.Y., N. Marron, C. Bastien, L. Ricciotti, F. Salani, M. Sabatti, M.P.C. Pinel, A.M. Rae, G. Taylor, and R. Ceulemans. 2007. Effects of environment and progeny on biomass estimations of five hybrid poplar families grown at three contrasting sites across Europe. *For. Ecol. Manag.* 252:12–23. doi:10.1016/j.foreco.2007.06.003.
- Domenach, A.M., F. Kurdali, and R. Bardin. 1989. Estimation of symbiotic dinitrogen fixation in alder forest by the method based on natural ^{15}N abundance. *Plant Soil.* 118:51–59. doi:10.1007/BF02232790.
- Dommergues, Y.R. 1995. Nitrogen fixation by trees in relation to soil nitrogen economy. *Fertil. Res.* 42:215–230. doi:10.1007/BF00750516.
- Doty, S.L., B. Oakley, G. Xin, J.W. Kang, G. Singleton, Z. Khan, A. Vajzovic, and J.T. Staley. 2009. Diazotrophic endophytes of native black cottonwood and willow. *Symbiosis.* 47:23–33. doi:10.1007/BF03179967.
- Drénou, C. 2006. Les Racines: Face Cachée des Arbres. Forêt privée française. 340 pp.
- Epron, D., Y. Nouvellon, L. Mareschal, R.M. e Moreira, L.-S. Koutika, B. Geneste, J.S. Delgado-Rojas, J.-P. Laclau, G. Sola, J.L. de M. Gonçalves, and J.-P. Bouillet. 2013. Partitioning of net primary production in *Eucalyptus* and *Acacia* stands and in mixed-species plantations: Two case-studies in contrasting tropical environments. *For. Ecol. Manag.* 301:102–111. doi:10.1016/j.foreco.2012.10.034.
- Ericsson, T. 1994. Nutrient cycling in energy forest plantations. *Biomass Bioenergy.* 6:115–121. doi:10.1016/0961-9534(94)90090-6.
- Evans, J.R. 1989. Photosynthesis and nitrogen relationships in leaves of C_3 plants. *Oecologia.* 78:9–19. doi:10.1007/BF00377192.
- Facciotto, G., S. Bergante, G. Mughini, G.R.A.. De Los Angeles, and G. M-Nervo. 2009. Biomass production with fast growing woody plants for energy purposes in Italy. In *Proceedings: Forestry in Achieving Millennium Goals*. Novi Sad, Serbia. 105–110.
- Field, C.B., and H.A. Mooney. 1986. The photosynthesis-nitrogen relationship in wild plants. In *The Economy of Plant Form and Function*. T.J. Givnish, editor. Cambridge University Press. 25–55.
- Forrester, D.I. 2004. Mixed-species plantations of nitrogen-fixing and non-nitrogen-fixing trees. The Australian National University, Canberra. 214 pp.
- Forrester, D.I. 2014. The spatial and temporal dynamics of species interactions in mixed-species forests: From pattern to process. *For. Ecol. Manag.* 312:282–292. doi:10.1016/j.foreco.2013.10.003.
- Forrester, D.I., J. Bauhus, and A.L. Cowie. 2005. On the success and failure of mixed-species tree plantations: lessons learned from a model system of *Eucalyptus globulus* and *Acacia mearnsii*. *For. Ecol. Manag.* 209:147–155. doi:10.1016/j.foreco.2005.01.012.

- Forrester, D.I., J. Bauhus, and A.L. Cowie. 2006a. Carbon allocation in a mixed-species plantation of *Eucalyptus globulus* and *Acacia mearnsii*. *For. Ecol. Manag.* 233:275–284. doi:10.1016/j.foreco.2006.05.018.
- Forrester, D.I., J. Bauhus, A.L. Cowie, and J.K. Vanclay. 2006b. Mixed-species plantations of *Eucalyptus* with nitrogen-fixing trees: A review. *For. Ecol. Manag.* 233:211–230. doi:10.1016/j.foreco.2006.05.012.
- Forrester, D.I., J. Bauhus, and P.K. Khanna. 2004. Growth dynamics in a mixed-species plantation of *Eucalyptus globulus* and *Acacia mearnsii*. *For. Ecol. Manag.* 193:81–95. doi:10.1016/j.foreco.2004.01.024.
- Forrester, D.I., K. Lancaster, J.J. Collopy, C.R. Warren, and M. Tausz. 2012. Photosynthetic capacity of *Eucalyptus globulus* is higher when grown in mixture with *Acacia mearnsii*. *Trees*. 26:1203–1213. doi:10.1007/s00468-012-0696-5.
- Forrester, D.I., and H. Pretzsch. 2015. Tamm Review: On the strength of evidence when comparing ecosystem functions of mixtures with monocultures. *For. Ecol. Manag.* doi:10.1016/j.foreco.2015.08.016.
- Forrester, D.I., M. Schortemeyer, W.D. Stock, J. Bauhus, P.K. Khanna, and A.L. Cowie. 2007. Assessing nitrogen fixation in mixed- and single-species plantations of *Eucalyptus globulus* and *Acacia mearnsii*. *Tree Physiol.* 27:1319–1328.
- Forrester, D.I., S. Theiveyanathan, J.J. Collopy, and N.E. Marcar. 2010. Enhanced water use efficiency in a mixed *Eucalyptus globulus* and *Acacia mearnsii* plantation. *For. Ecol. Manag.* 259:1761–1770. doi:10.1016/j.foreco.2009.07.036.
- Fried, M., and H. Broeshart. 1975. An independent measurement of the amount of nitrogen fixed by a legume crop. *Plant Soil*. 43:707–711. doi:10.1007/BF01928534.
- Fried, M., and V. Middelboe. 1977. Measurement of amount of nitrogen fixed by a legume crop. *Plant Soil*. 47:713–715. doi:10.1007/BF00011042.
- Gana, C. 2014. Introducing nitrogen-fixing species in short rotation coppice. *Rev. For. Fr.* 599–604. doi:10.4267/2042/56280.
- Gartner, T.B., and Z.G. Cardon. 2004. Decomposition dynamics in mixed-species leaf litter. *Oikos*. 104:230–246. doi:10.1111/j.0030-1299.2004.12738.x.
- George, L.O., and F.A. Bazzaz. 2003. The herbaceous layer as a filter determining spatial pattern in forest tree regeneration. In *The Herbaceous Layer in Forests of Eastern North America*. Oxford University Press, USA. 263–282.
- Geyer, W.A. 2006. Biomass production in the Central Great Plains USA under various coppice regimes. *Biomass Bioenergy*. 30:778–783. doi:10.1016/j.biombioe.2005.08.002.

- Giardina, C.P., and M.G. Ryan. 2002. Total belowground carbon allocation in a fast-growing *Eucalyptus* plantation estimated using a carbon balance approach. *Ecosystems*. 5:487–499. doi:10.1007/s10021-002-0130-8.
- Giardina, C.P., M.G. Ryan, D. Binkley, and J.H. Fownes. 2003. Primary production and carbon allocation in relation to nutrient supply in a tropical experimental forest. *Glob. Change Biol.* 9:1438–1450. doi:10.1046/j.1365-2486.2003.00558.x.
- Gielen, B., C. Calfapietra, M. Lukac, V.E. Wittig, P.D. Angelis, I.A. Janssens, M.C. Moscatelli, S. Grego, M.F. Cotrufo, D.L. Godbold, M.R. Hoosbeek, S.P. Long, F. Miglietta, A. Polle, C.J. Bernacchi, P.A. Davey, R. Ceulemans, and G.E. Scarascia-Mugnozza. 2005. Net carbon storage in a poplar plantation (POPFACE) after three years of free-air CO₂ enrichment. *Tree Physiol.* 25:1399–1408. doi:10.1093/treephys/25.11.1399.
- Gilliam, F.S. 2007. The ecological significance of the herbaceous layer in temperate forest ecosystems. *BioScience*. 57:845–858. doi:10.1641/B571007.
- Groninger, J.W., S.M. Zedaker, and T.S. Fredericksen. 1997. Stand characteristics of inter-cropped loblolly pine and black locust. *For. Ecol. Manag.* 91:221–227. doi:10.1016/S0378-1127(96)03863-7.
- Grossiord, C., A. Gessler, A. Granier, S. Berger, C. Bréchet, R. Hentschel, R. Hommel, M. Scherer-Lorenzen, and D. Bonal. 2014. Impact of interspecific interactions on the soil water uptake depth in a young temperate mixed species plantation. *J. Hydrol.* 519, Part D:3511–3519. doi:10.1016/j.jhydrol.2014.11.011.
- Grossiord, C., A. Granier, A. Gessler, M. Pollastrini, and D. Bonal. 2013. The influence of tree species mixture on ecosystem-level carbon accumulation and water use in a mixed boreal plantation. *For. Ecol. Manag.* 298:82–92. doi:10.1016/j.foreco.2013.03.001.
- Grünwald, H., C. Böhm, A. Quinkenstein, P. Grundmann, J. Eberts, and G. von Wühlisch. 2009. *Robinia pseudoacacia* L.: A lesser known tree species for biomass production. *BioEnergy Res.* 2:123–133. doi:10.1007/s12155-009-9038-x.
- Grünwald, H., B.K.V. Brandt, B.U. Schneider, O. Bens, G. Kendzia, and R.F. Hüttl. 2007. Agroforestry systems for the production of woody biomass for energy transformation purposes. *Ecol. Eng.* 29:319–328. doi:10.1016/j.ecoleng.2006.09.012.
- Guinto, D.F., Z. Xu, A.P. House, and P.G. Saffigna. 2000. Assessment of N₂ fixation by understorey acacias in recurrently burnt eucalypt forests of subtropical Australia using ¹⁵N isotope dilution techniques. *Can. J. For. Res.* 30:112–121. doi:10.1139/x99-183.
- Hall, D.O. 1997. Biomass energy in industrialised countries—a view of the future. *For. Ecol. Manag.* 91:17–45. doi:10.1016/S0378-1127(96)03883-2.
- Hansen, E.A. 1991. Poplar woody biomass yields: A look to the future. *Biomass Bioenergy*. 1:1–7. doi:10.1016/0961-9534(91)90046-F.

- Harrington, C.A., D.S. DeBell, and R.F. Strand. 1980. An experiment in biomass production: results from three consecutive harvests of cottonwood and alder. 363–366.
- Haynes, R.J., and K.M. Goh. 1978. Ammonium and nitrate nutrition of plants. *Biol. Rev.* 53:465–510. doi:10.1111/j.1469-185X.1978.tb00862.x.
- Hector, A. 2006. Overyielding and stable species coexistence. *New Phytol.* 172:1–3.
- Heilman, P.E., and R.F. Stettler. 1986. Nutritional concerns in selection of black cottonwood and hybrid clones for short rotation. *Can. J. For. Res.* 16:860–863. doi:10.1139/x86-151.
- Heilman, P., and R.J. Norby. 1998. Nutrient cycling and fertility management in temperate short rotation forest systems. *Biomass Bioenergy.* 14:361–370. doi:10.1016/S0961-9534(97)10072-1.
- Hendriks, C.M.A., and F.J.J.A. Bianchi. 1995. Root density and root biomass in pure and mixed forest stands of Douglas-fir and Beech. *NJAS Wagening. J. Life Sci.* 43:321–331.
- He, W., L. Jia, B. Hao, X. Wen, and M. Zhai. 2003. Phosphorus transfer between mixed poplar and black locust seedlings. *Ying Yong Sheng Tai Xue Bao J. Appl. Ecol. Zhongguo Sheng Tai Xue Xue Hui Zhongguo Ke Xue Yuan Shenyang Ying Yong Sheng Tai Yan Jiu Suo Zhu Ban.* 14:481–486.
- He, X., C. Critchley, H. Ng, and C. Bledsoe. 2004. Reciprocal N ($^{15}\text{NH}_4^+$ or $^{15}\text{NO}_3^-$) transfer between non N_2 -Fixing *Eucalyptus maculata* and N_2 -Fixing *Casuarina cunninghamiana* linked by the ectomycorrhizal fungus *Pisolithus sp.* *New Phytol.* 163:629–640.
- He, X., C. Critchley, H. Ng, and C. Bledsoe. 2005. Nodulated N_2 -fixing *Casuarina cunninghamiana* is the sink for net N transfer from non- N_2 -fixing *Eucalyptus maculata* via an ectomycorrhizal fungus *Pisolithus sp.* using $^{15}\text{NH}_4^+$ or $^{15}\text{NO}_3^-$ supplied as ammonium nitrate. *New Phytol.* 167:897–912. doi:10.1111/j.1469-8137.2005.01437.x.
- Högberg, P. 1997. Tansley Review No. 95 ^{15}N natural abundance in soil-plant systems. *New Phytol.* 137:179–203. doi:10.1046/j.1469-8137.1997.00808.x.
- Högberg, P., T. Näsholm, L. Högbom, and L. Ståhl. 1994. Use of ^{15}N labelling and ^{15}N natural abundance to quantify the role of mycorrhizas in N uptake by plants: importance of seed N and of changes in the ^{15}N labelling of available N. *New Phytol.* 127:515–519. doi:10.1111/j.1469-8137.1994.tb03969.x.
- Jactel, H., E. Brockerhoff, and D. Piou. 2008. Le risque sanitaire dans les forêts mélangées. *Rev. For. Fr.* doi:10.4267/2042/18141.
- Jalonen, R., P. Nygren, and J. Sierra. 2009. Transfer of nitrogen from a tropical legume tree to an associated fodder grass via root exudation and common mycelial networks. *Plant Cell Environ.* 32:1366–1376. doi:10.1111/j.1365-3040.2009.02004.x.

- Jayasundara, H.P.S., M.D. Dennett, and U.R. Sangakkara. 1997. Biological nitrogen fixation in *Gliricidia sepium* and *Leucaena leucocephala* and transfert of fixed nitrogen to an associated grass. *Trop. Grassl.* 31:529–537.
- Johnson, D.W., W. Cheng, J.D. Joslin, R.J. Norby, N.T. Edwards, and D.E. Todd. 2004. Effects of elevated CO₂ on nutrient cycling in a sweetgum plantation. *Biogeochemistry*. 69:379–403. doi:10.1023/B:BIOG.0000031054.19158.7c.
- Jose, S., R. Williams, and D. Zamora. 2006. Belowground ecological interactions in mixed-species forest plantations. *For. Ecol. Manag.* 233:231–239. doi:10.1016/j.foreco.2006.05.014.
- Kanzler, M., C. Böhm, and D. Freese. 2015. Impact of P fertilisation on the growth performance of black locust (*Robinia pseudoacacia* L.) in a lignite post-mining area in Germany. *Ann. For. Res.* 58:1. doi:10.15287/afr.2015.303.
- Karp, A., and I. Shield. 2008. Bioenergy from plants and the sustainable yield challenge. *New Phytol.* 179:15–32. doi:10.1111/j.1469-8137.2008.02432.x.
- Keith, H., R.J. Raison, and K.L. Jacobsen. 1997. Allocation of carbon in a mature eucalypt forest and some effects of soil phosphorus availability. *Plant Soil.* 196:81–99. doi:10.1023/A:1004286030345.
- Kelty, M.J. 1992. Comparative productivity of monocultures and mixed-species stands. In *The Ecology and Silviculture of Mixed-Species Forests*. M.J. Kelty, B.C. Larson, and C.D. Oliver, editors. Springer Netherlands. 125–141.
- Kelty, M.J. 2006. The role of species mixtures in plantation forestry. *For. Ecol. Manag.* 233:195–204. doi:10.1016/j.foreco.2006.05.011.
- Kelty, M.J., and I.R. Cameron. 1995. Plot designs for the analysis of species interactions in mixed stands. *Commonw. For. Rev.* 74:322–332.
- Keresztesi, B. 1980. The black locust. *Unasytva.* 32:23–33.
- Keresztesi, B. 1983. Breeding and cultivation of black locust, *Robinia pseudoacacia*, in Hungary. *For. Ecol. Manag.* 6:217–244. doi:10.1016/S0378-1127(83)80004-8.
- Kesselmeier, J., and M. Staudt. 1999. Biogenic Volatile Organic Compounds (VOC): An overview on emission, physiology and ecology. *J. Atm. Chem.* 33:23–88. doi:10.1023/A:1006127516791.
- Khanna, P.K. 1997a. Comparison of growth and nutrition of young monocultures and mixed stands of *Eucalyptus globulus* and *Acacia mearnsii*. *For. Ecol. Manag.* 94:105–113. doi:10.1016/S0378-1127(96)03971-0.
- Khanna, P.K. 1997b. Nutrient cycling under mixed-species tree systems in southeast Asia. *Agrofor. Syst.* 38:99–120. doi:10.1023/A:1005952410569.

- Kimmins, J.P. 1974. Sustained yield, timber mining, and the concept of ecological rotation; a British Columbian view. *For. Chron.* 50:27–31.
- Knapp, C.W., J. Dolfing, P.A.I. Ehlert, and D.W. Graham. 2010. Evidence of increasing antibiotic resistance gene abundances in archived soils since 1940. *Environ. Sci. Technol.* 44:580–587. doi:10.1021/es901221x.
- Knoth, J.L., S.-H. Kim, G.J. Ettl, and S.L. Doty. 2014. Biological nitrogen fixation and biomass accumulation within poplar clones as a result of inoculations with diazotrophic endophyte consortia. *New Phytol.* 201:599–609. doi:10.1111/nph.12536.
- Kopp, R.F., L.P. Abrahamson, E.H. White, T.A. Volk, C.A. Nowak, and R.C. Fillhart. 2001. Willow biomass production during ten successive annual harvests. *Biomass Bioenergy*. 20:1–7. doi:10.1016/S0961-9534(00)00063-5.
- Körner, C. 2013. Plant-environment interactions. In Strasburger's Plant Sciences. A. Bresinsky, C. Körner, J.W. Kardereit, G. Neuhaus, and U. Sonnewald, editors. Springer-Verlag, Berlin Heidelberg. 1065–1166.
- Koupar, S.A.M., S.M. Hosseini, M. Tabari, A. Modirrahmati, A. Golchin, F.H. Rad, and others. 2011. Effects of pure and mixed plantations of *Populus deltoides* with *Alnus glutinosa* on growth and soil properties: A case study of Foman Region, Iran. *Afr. J. Agric. Res.* 6:5261–5265.
- Koutika, L.-S., D. Epron, J.-P. Bouillet, and L. Mareschal. 2014. Changes in N and C concentrations, soil acidity and P availability in tropical mixed acacia and eucalypt plantations on a nutrient-poor sandy soil. *Plant Soil*. 379:205–216. doi:10.1007/s11104-014-2047-3.
- Kunert, N., and A.M. Cárdenas. 2015. Are mixed tropical tree plantations more resistant to drought than monocultures? *Forests*. 6:2029–2046. doi:10.3390/f6062029.
- Kunert, N., L. Schwendenmann, C. Potvin, and D. Hölscher. 2012. Tree diversity enhances tree transpiration in a Panamanian forest plantation. *J. Appl. Ecol.* 49:135–144. doi:10.1111/j.1365-2664.2011.02065.x.
- Küppers, B.I.L. 1996. Nitrogen and rubisco contents in eucalypt canopies as affected by acacia neighbourhood. In *Plant physiology and biochemistry*. Elsevier. 753–760.
- Laclau, J.-P., J.-P. Bouillet, J.L.M. Gonçalves, E.V. Silva, C. Jourdan, M.C.S. Cunha, M.R. Moreira, L. Saint-André, V. Maquère, Y. Nouvellon, and J. Ranger. 2008. Mixed-species plantations of *Acacia mangium* and *Eucalyptus grandis* in Brazil: 1. Growth dynamics and aboveground net primary production. *For. Ecol. Manag.* 255:3905–3917. doi:10.1016/j.foreco.2007.10.049.
- Laclau, J.-P., J. Levillain, P. Deleporte, J. d. D. Nzila, J.-P. Bouillet, L. Saint-André, A. Versini, L. Mareschal, Y. Nouvellon, A. Thongo M'Bou, and J. Ranger. 2010. Organic residue mass at planting is an excellent predictor of tree growth in *Eucalyptus* plantations established on a sandy tropical soil. *For. Ecol. Manag.* 260:2148–2159.

- Laclau, J.-P., Y. Nouvellon, C. Reine, J.L. de M. Gonçalves, A.V. Krushe, C. Jourdan, G. le Maire, and J.-P. Bouillet. 2013. Mixing *Eucalyptus* and *Acacia* trees leads to fine root overyielding and vertical segregation between species. *Oecologia*. 172:903–913. doi:10.1007/s00442-012-2526-2.
- Laclau, J.-P., J. Ranger, P. Deleporte, Y. Nouvellon, L. Saint-André, S. Marlet, and J.-P. Bouillet. 2005. Nutrient cycling in a clonal stand of *Eucalyptus* and an adjacent savanna ecosystem in Congo. 3. Input-output budgets and consequences for the sustainability of the plantations. *For. Ecol. Manag.* 210:375–391.
- Laureysens, I., W. Deraedt, T. Indeherberge, and R. Ceulemans. 2003. Population dynamics in a 6-year old coppice culture of poplar. I. Clonal differences in stool mortality, shoot dynamics and shoot diameter distribution in relation to biomass production. *Biomass Bioenergy*. 24:81–95. doi:10.1016/S0961-9534(02)00105-8.
- Lebrun, C. 1966. Prétraitement des graines de robinier. *Rev. For. Fr.* 515. doi:10.4267/2042/24834.
- Lei, P., and J. Bauhus. 2010. Use of near-infrared reflectance spectroscopy to predict species composition in tree fine-root mixtures. *Plant Soil*. 333:93–103. doi:10.1007/s11104-010-0325-2.
- Le Maire, G., Y. Nouvellon, M. Christina, F.J. Ponzoni, J.L.M. Gonçalves, J.-P. Bouillet, and J.-P. Laclau. 2013. Tree and stand light use efficiencies over a full rotation of single- and mixed-species *Eucalyptus grandis* and *Acacia mangium* plantations. *For. Ecol. Manag.* 288:31–42. doi:10.1016/j.foreco.2012.03.005.
- Lewandowski, I., J.C. Clifton-Brown, J.M.O. Scurlock, and W. Huisman. 2000. Miscanthus: European experience with a novel energy crop. *Biomass Bioenergy*. 19:209–227. doi:10.1016/S0961-9534(00)00032-5.
- Litton, C.M., J.W. Raich, and M.G. Ryan. 2007. Carbon allocation in forest ecosystems. *Glob. Change Biol.* 13:2089–2109. doi:10.1111/j.1365-2486.2007.01420.x.
- Loreau, M., and A. Hector. 2001. Partitioning selection and complementarity in biodiversity experiments. *Nature*. 412:72–76. doi:10.1038/35083573.
- Maestre, F.T., and J. Cortina. 2004. Do positive interactions increase with abiotic stress? A test from a semi-arid steppe. *Proc. R. Soc. Lond. B Biol. Sci.* 271:S331–S333. doi:10.1098/rsbl.2004.0181.
- Mafongoya, P.L., K.E. Giller, and C.A. Palm. 1997. Decomposition and nitrogen release patterns of tree prunings and litter. *Agrofor. Syst.* 38:77–97. doi:10.1023/A:1005978101429.
- Mantovani, D., M. Veste, K. Boldt-Burisch, S. Fritsch, L.A. Koning, and D. Freese. 2015. Carbon allocation, nodulation, and biological nitrogen fixation of black locust (*Robinia pseudoacacia* L.) under soil water limitation. *Ann. For. Res.* 58:1–16. doi:10.15287/afr.2015.420.

- Mantovani, D., M. Veste, and D. Freese. 2014. Effects of drought frequency on growth performance and transpiration of young black locust (*Robinia pseudoacacia* L.). *Int. J. For. Res.* 2014:e821891. doi:10.1155/2014/821891.
- Mariotti, A. 1983. Atmospheric nitrogen is a reliable standard for natural ^{15}N abundance measurements. *Nature*. 303:685–687. doi:10.1038/303685a0.
- Marks, M.J., and A. Clarke. 1995. The response of Bramley's seedling apple trees to soil and foliar applied nitrogen. *Acta Hortic.* 421–428. doi:10.17660/ActaHortic.1995.383.45.
- Marron, N. 2011. Réduction des coûts et amélioration de l'efficacité de la filière taillis à courte rotation: le projet franco-allemand «CREFF». *Rev. For. Fr.* LXIII:229–234. doi:10.4267/2042/45208.
- Marron, N. 2015. Agronomic and environmental effects of land application of residues in short-rotation tree plantations: A literature review. *Biomass Bioenergy*. 81:378–400. doi:10.1016/j.biombioe.2015.07.025.
- Marron, N., E. Dreyer, E. Boudouresque, D. Delay, J.-M. Petit, F.M. Delmotte, and F. Brignolas. 2003. Impact of successive drought and re-watering cycles on growth and specific leaf area of two *Populus × canadensis* (Moench) clones, “Dorskamp” and “Luisa_Avanzo.” *Tree Physiol.* 23:1225–1235. doi:10.1093/treephys/23.18.1225.
- Maurice, J., J.-P. Laclau, D.S. Re, J.L. de M. Gonçalves, Y. Nouvellon, J.-P. Bouillet, J.L. Stape, J. Ranger, M. Behling, and J.-L. Chopart. 2010. Fine root isotropy in Eucalyptus grandis plantations. Towards the prediction of root length densities from root counts on trench walls. *Plant Soil.* 334:261–275. doi:10.1007/s11104-010-0380-8.
- McCray Batzli, J., W.R. Graves, and P. van Berkum. 1992. Diversity among *Rhizobia effective with Robinia pseudoacacia* L. *Appl. Environ. Microbiol.* 58:2137–2143.
- Mc Laughlin, R.A., P.E. Pope, and E.A. Hansen. 1985. Nitrogen fertilization and ground cover in a hybrid poplar plantation: Effects on nitrate leaching. *J. Environ. Qual.* 14:241. doi:10.2134/jeq1985.00472425001400020017x.
- Mendham, D.S., A.M. O'Connell, T.S. Grove, and S.J. Rance. 2003. Residue management effects on soil carbon and nutrient contents and growth of second rotation eucalypts. *For. Ecol. Manag.* 181:357–372.
- Minchin, F.R., and R.J. Summerfield. 1976. Symbiotic nitrogen fixation and vegetative growth of cowpea (*Vigna unguiculata* (L.) Walp.) in waterlogged conditions. *Plant Soil.* 45:113–127.
- Moffat, A.J., A.T. Armstrong, and J. Ockleston. 2001. The optimization of sewage sludge and effluent disposal on energy crops of short rotation hybrid poplar. *Biomass Bioenergy*. 20:161–169. doi:10.1016/S0961-9534(00)00073-8.
- Moore, G.W., B.J. Bond, and J.A. Jones. 2011. A comparison of annual transpiration and productivity in monoculture and mixed-species Douglas-fir and red alder stands. *For. Ecol. Manag.* 262:2263–2270. doi:10.1016/j.foreco.2011.08.018.

- Mosier, A., D. Schimel, D. Valentine, K. Bronson, and W. Parton. 1991. Methane and nitrous oxide fluxes in native, fertilized and cultivated grasslands. *Nature*. 350.
- Moukoudi, J., R.E. Farrell, K.J.C.V. Rees, R.K. Hynes, and N. Bélanger. 2012. Intercropping *Caragana arborescens* with *Salix miyabeana* to satisfy nitrogen demand and maximize growth. *BioEnergy Res.* 5:719–732. doi:10.1007/s12155-012-9181-7.
- Munroe, J.W., and M.E. Isaac. 2013. N₂-fixing trees and the transfer of fixed-N for sustainable agroforestry: a review. *Agron. Sustain. Dev.* 34:417–427. doi:10.1007/s13593-013-0190-5.
- Nambiar, E.K.S., and R. Sands. 1993. Competition for water and nutrients in forests. *Can. J. For. Res.* 23:1955–1968. doi:10.1139/x93-247.
- Ndoye, I., and B. Dreyfus. 1988. N₂ fixation by *Sesbania rostrata* and *Sesbania sesban* estimated using ¹⁵N and total N difference methods. *Soil Biol. Biochem.* 20:209–213. doi:10.1016/0038-0717(88)90038-7.
- Ngululu, S.N., M.E. Probert, R.L. McCown, R.J.K. Myers, and S.A. Waring. 2002. Isotopic discrimination associated with symbiotic nitrogen fixation in stylo (*Stylosanthes hamata* L.) and cowpea (*Vigna unguiculata* L.). *Nutr. Cycl. Agroecosystems*. 62:11–14.
- Njakou Djomo, S., A. Ac, T. Zenone, T. De Groote, S. Bergante, G. Facciotto, H. Sixto, P. Ciria Ciria, J. Weger, and R. Ceulemans. 2015. Energy performances of intensive and extensive short rotation cropping systems for woody biomass production in the EU. *Renew. Sustain. Energy Rev.* 41:845–854. doi:10.1016/j.rser.2014.08.058.
- Nouvellon, Y., J.-P. Laclau, D. Epron, G. Le Maire, J.-M. Bonnefond, J.L.M. Goncalves, and J.-P. Bouillet. 2012. Production and carbon allocation in monocultures and mixed-species plantations of *Eucalyptus grandis* and *Acacia mangium* in Brazil. *Tree Physiol.* 32:680–695. doi:10.1093/treephys/tps041.
- Nygren, P., and H.A. Leblanc. 2008. Natural abundance of ¹⁵N in two cacao plantations with legume and non-legume shade trees. *Agrofor. Syst.* 76:303–315. doi:10.1007/s10457-008-9160-3.
- Oaks, A. 1992. A re-evaluation of nitrogen assimilation in roots. *BioScience*. 42:103–111. doi:10.2307/1311651.
- Papastylianou, I., and S.K.A. Danso. 1991. Nitrogen fixation and transfer in vetch and vetch-oats mixtures. *Soil Biol. Biochem.* 23:447–452. doi:10.1016/0038-0717(91)90008-8.
- Paquette, A., and C. Messier. 2010. The role of plantations in managing the world's forests in the Anthropocene. *Front. Ecol. Environ.* 8:27–34. doi:10.1890/080116.
- Paquette, A., and C. Messier. 2011. The effect of biodiversity on tree productivity: from temperate to boreal forests. *Glob. Ecol. Biogeogr.* 20:170–180. doi:10.1111/j.1466-8238.2010.00592.x.

- Parrotta, J.A. 1999. Productivity, nutrient cycling, and succession in single- and mixed-species plantations of *Casuarina equisetifolia*, *Eucalyptus robusta*, and *Leucaena leucocephala* in Puerto Rico. *For. Ecol. Manag.* 124:45–77.
- Parrotta, J.A., D.D. Baker, and M. Fried. 1996. Changes in dinitrogen fixation in maturing stands of *Casuarina equisetifolia* and *Leucaena leucocephala*. *Can. J. For. Res.* 26:1684–1691. doi:10.1139/x26-190.
- Paula, R.R., J.-P. Bouillet, P.C. Ocheuze Trivelin, B. Zeller, J. Leonardo de Moraes Gonçalves, Y. Nouvellon, J.-M. Bouvet, C. Plassard, and J.-P. Laclau. 2015. Evidence of short-term belowground transfer of nitrogen from *Acacia mangium* to *Eucalyptus grandis* trees in a tropical planted forest. *Soil Biol. Biochem.* 91:99–108. doi:10.1016/j.soilbio.2015.08.017.
- Pearcy, R.W., O. Björkman, M.M. Caldwell, J.E. Keeley, R.K. Monson, and B.R. Strain. 1987. Carbon gain by plants in natural environments. Carbon assimilation analysis provides an understanding of how plants function in diverse environments. *BioScience.* 37:21–29. doi:10.2307/1310174.
- Peoples, M.B., P.M. Chalk, M.J. Unkovich, and R.M. Boddey. 2015. Can differences in ¹⁵N natural abundance be used to quantify the transfer of nitrogen from legumes to neighbouring non-legume plant species? *Soil Biol. Biochem.* 87:97–109. doi:10.1016/j.soilbio.2015.04.010.
- Peoples, M.B., A.W. Faizah, B. Rerkasem, and D.F. Herridge. 1989. Methods for evaluating nitrogen fixation by nodulated legumes in the field. Australian Centre for International Agricultural Research, Canberra. 76 pp.
- Peoples, M.B., M.J. Unkovich, and D.F. Herridge. 2009. Measuring symbiotic nitrogen fixation by legumes. In *Nitrogen Fixation in Crop Production*. D.W. Emerich and H.B. Krishnan, editors. ASA-CSSA-SSSA, Madison. 125–170.
- Pereira, J.S., M.M. Chaves, F. Fonseca, M. Araújo, and F. Torres. 1992. Photosynthetic capacity of leaves of *Eucalyptus globulus* (Labill.) growing in the field with different nutrient and water supplies. *Tree Physiol.* 11:381–389.
- Pereira, P. a. A., and F.A. Bliss. 1989. Selection of common bean (*Phaseolus vulgaris* L.) for N₂ fixation at different levels of available phosphorus under field and environmentally-controlled conditions. *Plant Soil.* 115:75–82. doi:10.1007/BF02220696.
- Petersen, J.E. 2007. EEA Specific Contract No 2 3604/B2006/EEA.52793 - Deliverable Task 2b: Background report on current SRF/SRC cropping patterns in Europe.
- Pfautsch, S., A. Gessler, M.A. Adams, and H. Rennenberg. 2009a. Using amino-nitrogen pools and fluxes to identify contributions of understory *Acacia* spp. to overstory *Eucalyptus regnans* and stand nitrogen uptake in temperate Australia. *New Phytol.* 183:1097–1113. doi:10.1111/j.1469-8137.2009.02909.x.
- Pfautsch, S., H. Rennenberg, T.L. Bell, and M.A. Adams. 2009b. Nitrogen uptake by *Eucalyptus regnans* and *Acacia* spp. - preferences, resource overlap and energetic costs. *Tree Physiol.* 29:389–399. doi:10.1093/treephys/tpn033.

- Piotto, D. 2008. A meta-analysis comparing tree growth in monocultures and mixed plantations. *For. Ecol. Manag.* 255:781–786. doi:10.1016/j.foreco.2007.09.065.
- Pretzsch, H. 2013. Facilitation and competition in mixed-species forests analysed along an ecological gradient. *Nova Acta Leopoldina NF.* 114:159–174.
- Quinkenstein, A., D. Pape, D. Freese, B.U. Schneider, R.F. Hüttl, A. Quinkenstein, D. Pape, D. Freese, B.U. Schneider, and R.F. Hüttl. 2012. Biomass, carbon and nitrogen distribution in living woody plant parts of *Robinia pseudoacacia* L. growing on reclamation sites in the mining region of Lower Lusatia (Northeast Germany). *Int. J. For. Res. Int. J. For. Res.* 2012, 2012:e891798. doi:10.1155/2012/891798, 10.1155/2012/891798.
- Raich, J.W., and K.J. Nadelhoffer. 1989. Belowground carbon allocation in forest ecosystems: global trends. *Ecology.* 70:1346–1354. doi:10.2307/1938194.
- Raich, J.W., and A. Tufekciogul. 2000. Vegetation and soil respiration: Correlations and controls. *Biogeochemistry.* 48:71–90. doi:10.1023/A:1006112000616.
- Ramos, M.L.G., R. Parsons, J.I. Sprent, and E.K. James. 2003. Effect of water stress on nitrogen fixation and nodule structure of common bean. *Pesqui. Agropecuária Bras.* 38:339–347. doi:10.1590/S0100-204X2003000300002.
- Rasband, W. 2014. ImageJ. National Institute of Health, Bethesda, Maryland, USA.
- R Core Team. 2014. R: A Language and Environment for Statistical Computing. R Foundation for Statistical Computing, Vienna, Austria.
- Rédei, K.M., I. Csiha, and Z. Keszthelyi. 2011. Black locust (*Robinia pseudoacacia* L.) short-rotation crops under marginal site conditions. *Acta Silv. Lignaria Hung.* 7:125–132.
- Rédei, K., I. Veperdi, and H. Meilby. 2006. Stand structure and growth of mixed White Poplar (*Populus alba* L.) and Black Locust (*Robinia pseudoacacia* L.) plantations in Hungary. *Acta Silv. Lignaria Hung.*
- Richards, A.E., D.I. Forrester, J. Bauhus, and M. Scherer-Lorenzen. 2010. The influence of mixed tree plantations on the nutrition of individual species: a review. *Tree Physiol.* 30:1192–1208. doi:10.1093/treephys/tpq035.
- Rockwood, D.L., C.V. Naidu, D.R. Carter, M. Rahmani, T.A. Spriggs, C. Lin, G.R. Alker, J.G. Isebrands, and S.A. Segrest. 2004. Short-rotation woody crops and phytoremediation: Opportunities for agroforestry? *Agrofor. Syst.* 61-62:51–63. doi:10.1023/B:AGFO.0000028989.72186.e6.
- Sardin, T., J. Bock, and J. Becquey. 2008. Les peuplements mélangés : enjeux et interrogations des gestionnaires. *Rev. For. Fr.* 60:121–128. doi:10.4267/2042/18133.
- Sauvaigo, É. 1913. Les Cultures sur le Littoral de la Méditerranée : Provence, Ligurie, Algérie. J.-B. Baillière et fils (Paris). 466 pp.

- Scarascia-Mugnozza, G.E., R. Ceulemans, P.E. Heilman, J.G. Isebrands, R.F. Stettler, and T.M. Hinckley. 1997. Production physiology and morphology of *Populus* species and their hybrids grown under short rotation. II. Biomass components and harvest index of hybrid and parental species clones. *Can. J. For. Res.* 27:285 – 294. doi:10.1139/x96-180.
- Schulze, E.-D., F.S. Chapin III, and G. Gebauer. 1994. Nitrogen nutrition and isotope differences among life forms at the Northern Treeline of Alaska. *Oecologia*. 100:406–412.
- Sennerby-Forsse, L., A. Ferm, and A. Kauppi. 1992. Coppicing ability and sustainability. In *Ecophysiology of short rotation forest crops*. C.P. Mitchell, T.M. Hinckley, L. Sennerby-Forsse, and J.B. Ford-Robertson, editors. Elsevier, London. 146–184.
- Shearer, G., J. Duffy, D.H. Kohl, and B. Commoner. 1974. A steady-state model of isotopic fractionation accompanying nitrogen transformations in soil. *Soil Sci. Soc. Am. J.* 38:315. doi:10.2136/sssaj1974.03615995003800020030x.
- Shearer, G., and D. Kohl. 1986. N₂-fixation in field settings: estimations based on natural ¹⁵N abundance. *Funct. Plant Biol.* 13:699–756.
- Sitters, J., P.J. Edwards, and H.O. Venterink. 2013. Increases of Soil C, N, and P Pools Along an Acacia Tree Density Gradient and Their Effects on Trees and Grasses. *Ecosystems*. 16:347–357. doi:10.1007/s10021-012-9621-4.
- Smil, V. 2004. *Enriching the Earth: Fritz Haber, Carl Bosch, and the Transformation of World Food Production*. MIT Press, Cambridge, MA. 366 pp.
- Snoeck, D., F. Zapata, and A.M. Domenach. 2000. Isotopic evidence of the transfer of nitrogen fixed by legumes to coffee. *Biotechnol. Agron. Société Environ.* 4:95–100.
- Tao, G., T.A. Lestander, P. Geladi, and S. Xiong. 2012. Biomass properties in association with plant species and assortments I: A synthesis based on literature data of energy properties. *Renew. Sustain. Energy Rev.* 16:3481–3506. doi:10.1016/j.rser.2012.02.039.
- Tateno, R., N. Tokuchi, N. Yamanaka, S. Du, K. Otsuki, T. Shimamura, Z. Xue, S. Wang, and Q. Hou. 2007. Comparison of litterfall production and leaf litter decomposition between an exotic black locust plantation and an indigenous oak forest near Yan'an on the Loess Plateau, China. *For. Ecol. Manag.* 241:84–90. doi:10.1016/j.foreco.2006.12.026.
- Teissier du Cros, E., G. Jung, and M. Bariteau. 1984. Alder—Frankia interaction and alder—poplar association for biomass production. In *Frankia Symbioses*. A.D.L. Akkermans, D. Baker, K. Huss-Danell, and J.D. Tjepkema, editors. Springer Netherlands. 235–243.
- Toïgo, M., P. Vallet, T. Perot, J.-D. Bontemps, C. Piedallu, and B. Courbaud. 2015. Overyielding in mixed forests decreases with site productivity. *J. Ecol.* 103:502–512.
- Toillon, J., R. Fichot, E. Dallé, A. Berthelot, F. Brignolas, and N. Marron. 2013. Planting density affects growth and water-use efficiency depending on site in *Populus deltoides* × *P. nigra*. *For. Ecol. Manag.* 304:345–354. doi:10.1016/j.foreco.2013.05.017.

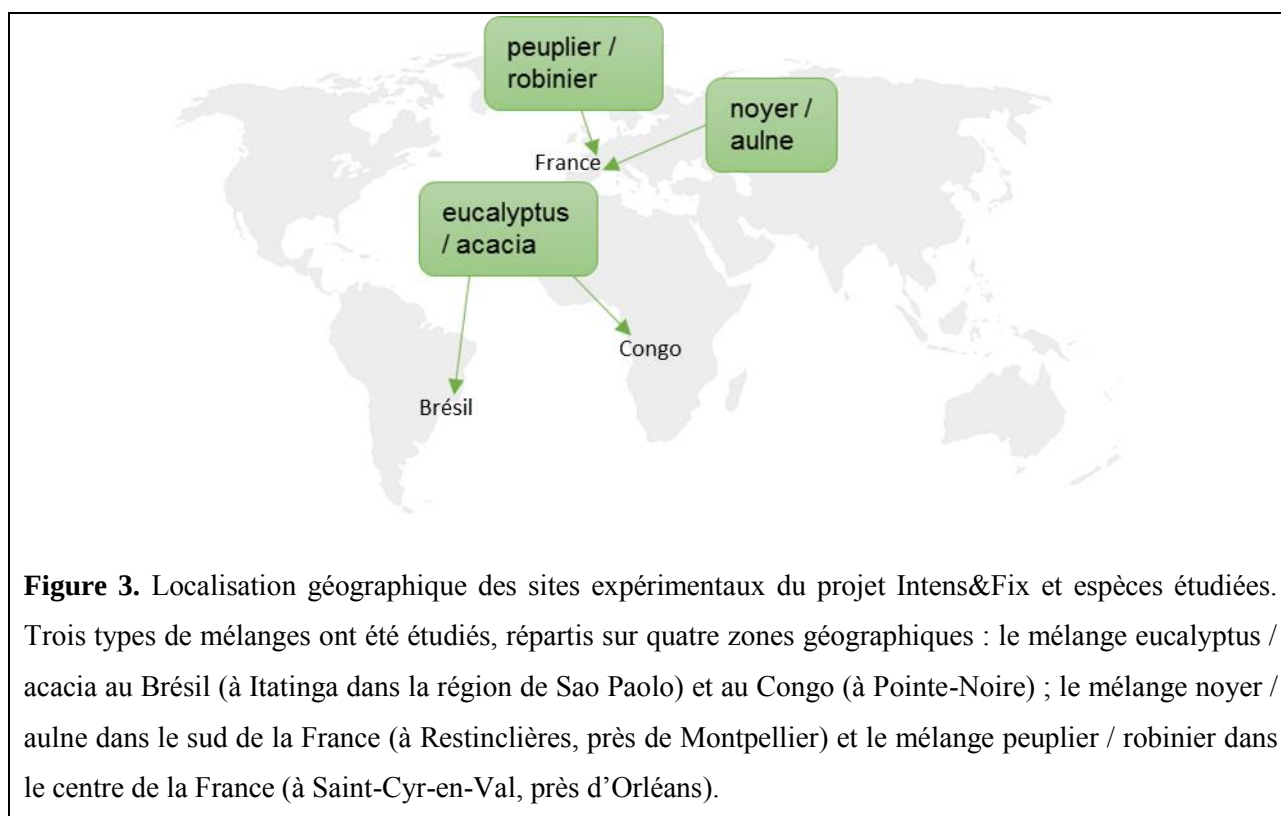
- Trannin, W.S., S. Urquiaga, G. Guerra, J. Ibijbjen, and G. Cadisch. 2000. Interspecies competition and N transfer in a tropical grass-legume mixture. *Biol. Fertil. Soils*. 32:441–448. doi:10.1007/s003740000271.
- Tuskan, G.A. 1998. Short-rotation woody crop supply systems in the United States: what do we know and what do we need to know? *Biomass Bioenergy*. 14:307–315. doi:10.1016/S0961-9534(97)10065-4.
- Ulrich, A., and I. Zaspel. 2000. Phylogenetic diversity of rhizobial strains nodulating *Robinia pseudoacacia* L. *Microbiol. Read. Engl.* 146 (Pt 11):2997–3005. doi:10.1099/00221287-146-11-2997.
- Unkovich, M. 2013. Isotope discrimination provides new insight into biological nitrogen fixation. *New Phytol.* 198:643–646. doi:10.1111/nph.12227.
- Unkovich, M., D. Herridge, M. Peoples, G. Cadish, B. Boddey, K. Giller, B. Alves, and P. Chalk. 2008. Measuring Plant-Associated Nitrogen Fixation in Agricultural Systems. Australian Centre for International Agricultural Research, Canberra, ACT. 259 pp.
- Vallis, I., K. Haydock, P. Ross, and E. Henzell. 1967. Isotopic studies on the uptake of nitrogen by pasture plants. III. The uptake of small additions of ¹⁵N-labelled fertilizer by Rhodes grass and Townsville lucerne. *Aust. J. Agric. Res.* 18:865–877.
- Vallis, I., E. Henzell, and T. Evans. 1977. Uptake of soil nitrogen by legumes in mixed swards. *Aust. J. Agric. Res.* 28:413–425.
- Vance, C.P. 2008. Carbon and nitrogen metabolism in legume nodules. In *Nitrogen-fixing Leguminous Symbioses*. M.J. Dilworth, E.K. James, J.I. Sprent, and W.E. Newton, editors. Springer Netherlands. 293–320.
- Vandermeer, J.H. 1992. *The Ecology of Intercropping*. Cambridge University Press. 254 pp.
- Verchot, L.V., E.A. Davidson, J.H. Cattânio, and I.L. Ackerman. 2000. Land-Use Change and Biogeochemical Controls of Methane Fluxes in Soils of Eastern Amazonia. *Ecosystems*. 3:41–56. doi:10.1007/s100210000009.
- Verlinden, M.S., L.S. Broeckx, D. Zona, G. Berhongaray, T. De Groote, M. Camino Serrano, I.A. Janssens, and R. Ceulemans. 2013. Net ecosystem production and carbon balance of an SRC poplar plantation during its first rotation. *Biomass Bioenergy*. 56:412–422. doi:10.1016/j.biombioe.2013.05.033.
- Vertessy, R.A., R.G. Benyon, S.K. O’Sullivan, and P.R. Gribben. 1995. Relationships between stem diameter, sapwood area, leaf area and transpiration in a young mountain ash forest. *Tree Physiol.* 15:559–567. doi:10.1093/treephys/15.9.559.
- Vincent, G., A. Shahriari, E. Lucot, P. Badot, and D. Epron. 2006. Spatial and seasonal variations in soil respiration in a temperate deciduous forest with fluctuating water table. *Soil Biol. Biochem.* 38:2527–2535. doi:10.1016/j.soilbio.2006.03.009.

- Voigtlaender, M., J.-P. Laclau, J.L. de M. Gonçalves, M. de C. Piccolo, M.Z. Moreira, Y. Nouvellon, J. Ranger, and J.-P. Bouillet. 2011. Introducing *Acacia mangium* trees in *Eucalyptus grandis* plantations: consequences for soil organic matter stocks and nitrogen mineralization. *Plant Soil*. 352:99–111. doi:10.1007/s11104-011-0982-9.
- Watt, M.S., P.W. Clinton, D. Whitehead, B. Richardson, E.G. Mason, and A.C. Leckie. 2003. Above-ground biomass accumulation and nitrogen fixation of broom (*Cytisus scoparius* L.) growing with juvenile *Pinus radiata* on a dryland site. *For. Ecol. Manag.* 184:93–104. doi:10.1016/S0378-1127(03)00151-8.
- Witty, J.F. 1983. Estimating N₂-fixation in the field using ¹⁵N-labelled fertilizer: Some problems and solutions. *Soil Biol. Biochem.* 15:631–639. doi:10.1016/0038-0717(83)90026-3.
- Yang, F., Y. Wang, J. Wang, W. Deng, L. Liao, and M. Li. 2011. Different eco-physiological responses between male and female *Populus deltoides* clones to waterlogging stress. *For. Ecol. Manag.* 262:1963–1971. doi:10.1016/j.foreco.2011.08.039.
- Yan, M., X. Zhang, G. Zhou, J. Gong, and X. You. 2011. Temporal and spatial variation in soil respiration of poplar plantations at different developmental stages in Xinjiang, China. *J. Arid Environ.* 75:51–57. doi:10.1016/j.jaridenv.2010.09.005.
- Yoneyama, T., T. Uchiyama, and J. Yazaki. 1991. Ontogenic change of nitrogen accumulation and natural ¹⁵N abundance in pea and faba bean with special reference to estimate of N₂ fixation and ¹⁵N enrichment of nodules. *J. Mass Spectrom. Soc. Jpn.* 39:267–276. doi:10.5702/massspec.39.267.
- Zatylny, A.M., and R.G. St-Pierre. 2006. Nitrogen Uptake, Leaf Nitrogen Concentration, and Growth of Saskatoons in Response to Soil Nitrogen Fertility. *J. Plant Nutr.* 29:209–218. doi:10.1080/01904160500468738.
- Zhai, M., S. Jiang, and L. Jia. 2006. Nutrient dynamics of fine roots in the mixed plantation of Poplar and Black Locust. *Front. For. China*. 1:70–75. doi:10.1007/s11461-005-0008-y.
- Zhang, J., T. Shangguan, and Z. Meng. 2010. Changes in soil carbon flux and carbon stock over a rotation of poplar plantations in northwest China. *Ecol. Res.* 26:153–161. doi:10.1007/s11284-010-0772-5.

Annexes

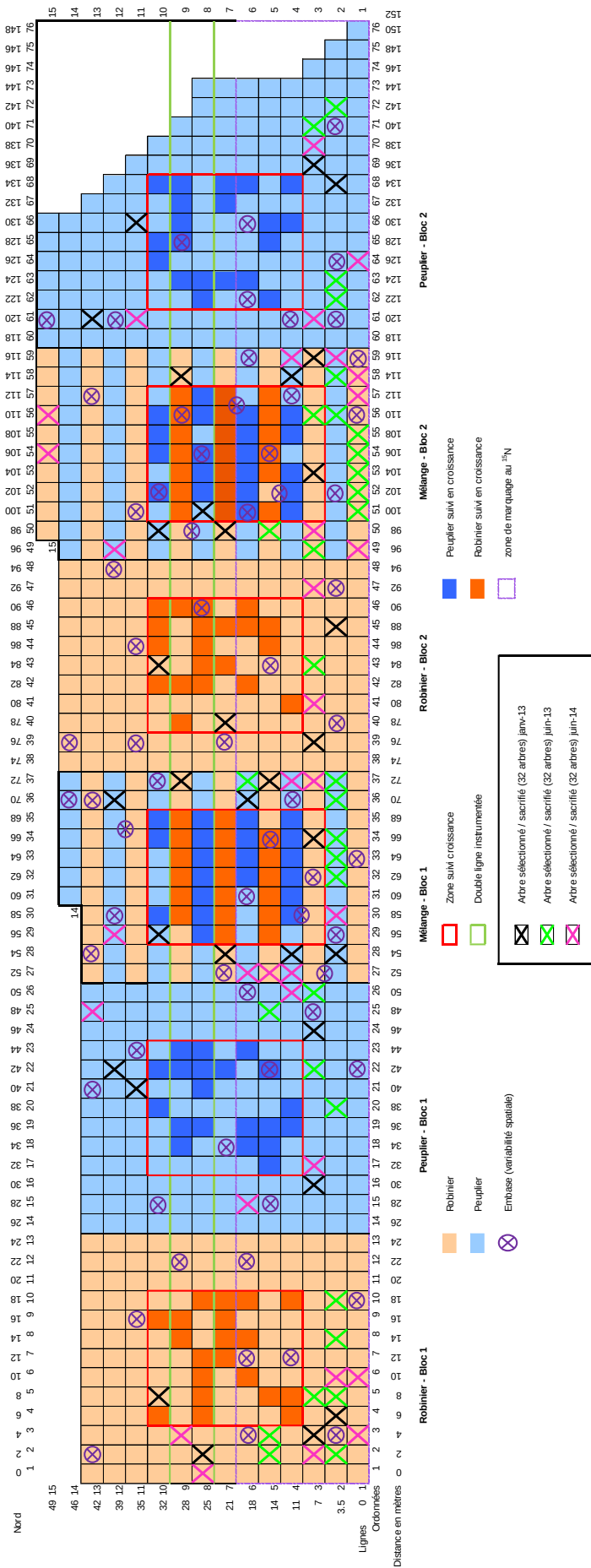
Annexe 1. Le projet Intens&Fix

Cette thèse a été réalisée dans le cadre d'un projet financé par l'ANR (Agence Nationale de la Recherche) : Intens&Fix (Intensification écologique des écosystèmes de plantations forestières ; modélisation biophysique et évaluation socio-économique de l'association d'espèces fixatrices d'azote) orienté vers la production de biomasse dans les plantations mixtes, démarré le 03/01/2011 pour une durée de 48 mois. Le projet est interinstitutionnel, porté par des équipes du Nord (l'Association Française d'AgroForesterie, le Centre de coopération Internationale en Recherche Agronomique pour le Développement, l'Institut National de la Recherche Agronomique, l'Institut de Recherche pour le Développement et l'Université de Lorraine) et du Sud (l'Université de Sao Paulo au Brésil et le Centre de Recherche sur la Durabilité et la productivité des Plantations Industrielles de Pointe-Noire, République du Congo). Il est coordonné par l'Unité mixte de recherche Eco&Sols. Quatre zones géographiques sont concernées par ces recherches : le Brésil (Itatinga), le Congo (Pointe-Noire), le Languedoc (Restinclières) et le Centre de la France (Saint-Cyr-en-Val ; Fig. 3).



Le projet Intens&Fix vise à l'intensification écologique des plantations forestières via l'association d'espèces fixatrices d'azote. L'objectif est de développer un modèle intégré adapté aux plantations

forestières en association avec des espèces fixatrices d'azote. L'approche visait à (i) quantifier les principales interactions biophysiques inter et intra-spécifiques au sein des plantations forestières en mélange avec des espèces fixatrices d'azote, en comparaison aux monocultures. (ii) Prendre explicitement en compte le contexte technique et socio-économique afin de proposer des systèmes de gestion novateurs. Le projet s'articulait autour cinq « Work Packages » (WP). L'objectif du WP1 était d'élaborer le modèle intégré. Le WP2 (dans lequel s'intégrait cette thèse) traitait des caractéristiques morphologiques des processus physiologiques et des schémas de répartition du carbone expliquant les modifications d'efficacité d'utilisation des ressources pour chaque espèce et la répartition des ressources selon les espèces. Le WP3 avait pour objectif d'évaluer comment l'introduction des espèces fixatrices d'azote dans les plantations forestières affecte le fonctionnement biologique du sol, la décomposition de la matière organique, la dynamique des nutriments du sol (particulièrement N et P) et la nutrition des plantes. Le WP4 avait pour objectif de comprendre (i) les paramètres socio-économiques des pratiques forestières actuelles et antérieures et les stratégies des propriétaires pour une intensification écologique des plantations forestières, (ii) d'évaluer les impacts socio-économiques des innovations sur la filière des produits issus de ces plantations.



Annexe 2. Schéma du dispositif expérimental.

Partie	Espèce	Traitement	Age (années)	Modèle	n	R ²	RMSE	Valeur moyenne
MS aérienne	peuplier	monoculture	2	$MS = 0.002213 Dv^2H + 160.2$	8	0.97	107.3	610.2
		mélange	2	$MS = 0.002373 Dv^2H + 240.7$	8			950.3
		mélange + monoculture	2.5	$MS = 0.002733 Dv^2H + 401.6$	16	0.85	289.4	1365.0
		mélange + monoculture	3.5	$MS = 0.3764 Dv^{2.3696}$	16	0.92	489.5	3591.6
	robinier	monoculture	2	$MS = 43.89 Dv + 60.4$	8	0.86	150.4	1128.6
		mélange	2	$MS = 44.86 Dv - 150.5$	7			719.8
		mélange + monoculture	2.5	$MS = 0.006212 Dv^2H + 92.3$	15	0.85	298.4	1161.2
		monoculture	3.5	$MS = 12.392 Dv + 1.474$	8	0.82	451.5	2212.1
		mélange	3.5	$MS = 22.933 Dv + 1.149$	8			829.4
MS racinaire	peuplier	mélange + monoculture	2	$MS = 0.0009597 Dv^2H + 114.1$	15	0.92	63.54	358.5
		mélange + monoculture	2.5	$MS = 0.0005875 Dv^2H + 123.5$	15	0.74	93.33	330.8
		mélange + monoculture	3.5	$MS = 0.0008378 D^2H + 212.6$	16	0.72	220.7	906.7
		mélange + monoculture						
	robinier	mélange + monoculture	2	$MS = 0.002419 Dv^2H + 184.2$	16	0.58	178.2	597.3
		mélange + monoculture	2.5	$MS = 0.002498 D^2H + 170.5$	14	0.77	172.4	379.5
		monoculture	3.5	$MS = 7.1335 Dv^{1.4746}$	8	0.82	171.8	895.8
		mélange	3.5	$MS = 37.8555 Dv^{0.7618}$	8			372.6
MS ligneuse	peuplier	mélange + monoculture	2.5	$MS = 0.002096 Dv^2H + 307.3$	16	0.88	201	1046.0
		mélange + monoculture	3.5	$MS = 0.3328 Dv^{2.3359}$	16			2782.9
		mélange + monoculture						
		mélange + monoculture						
	robinier	mélange + monoculture	2.5	$MS = 0.004772 Dv^2H + 112.4$	15	0.89	186	929
		monoculture	3.5	$MS = 5.462 Dv^{1.642}$	8	0.90	248.5	1773.1
		mélange	3.5	$MS = 16.7 Dv^{1.226}$	8			770.9
Surface foliaire	peuplier	mélange + monoculture	2.5	$SF = 0.08214 Dv^2H + 11190$	15	0.90	6471	38556
		monoculture	3.5	$SF = 20.013 Dv^{2.158}$	8	0.91	11971	84927
		mélange	3.5	$SF = 404.956 Dv^{1.355}$	8			78269
	robinier	mélange + monoculture	2.5	$SF = 0.373 D^{3.7472}$	15	0.93	8678	32231
		monoculture	3.5	$SF = 7.4951 Dv^{2.5952}$	8	0.72	23956	57655
		mélange	3.5	$SF = 1157.2757 Dv^{0.6673}$	8			9126

Annexe 3. Relations allométriques établies pour les peupliers et les robiniers en mélange et en monoculture et valeurs des R², RMSE obtenues lors de l'ajustement des équations sur chaque jeu de données. La moyenne des valeurs de chaque paramètre (moyenne réalisée sur les arbres abattus) est également indiquée.

Partie	Espèce	Traitement	Age (années)	Modèle	n	R ²	RMSE	Valeur moyenne
C aérien (bois)	peuplier	monoculture	2	$C = 0.00106 Dv^2H + 64.9$	8	0.96	53.16	280
		mélange	2	$C = 0.001097 Dv^2H + 115.2$	8			443
		mélange + monoculture	2.5	$C = 0.0009877 Dv^2H + 146.1$	16	0.88	93.77	494
		mélange + monoculture	3.5	$C = 0.1536 Dv^{2.3411}$	16	0.91	188.4	1311
	robinier	monoculture	2	$C = 24.34 Dv - 35.8$	8	0.81	88.4	557
		mélange	2	$C = 21.94 Dv - 61.07$	7			365
		mélange + monoculture	2.5	$C = 0.002227 Dv^2H + 51.6$	15	0.89	85.9	433
		monoculture	3.5	$C = 2.38 Dv^{1.66}$	8	0.91	111.1	824
		mélange	3.5	$C = 7.529 Dv^{1.234}$	8			357
C racinaire	peuplier	mélange + monoculture	2	$C = 0.0004275 Dv^2H + 48.3$	16	0.92	27.98	156
		mélange + monoculture	2.5	$C = 0.0002646 Dv^2H + 56.8$	15	0.76	39.12	150
		mélange + monoculture	3.5	$C = 0.0003858 D^2H + 95.4$	16	0.71	103.6	415
	robinier	mélange + monoculture	2	$C = 0.0009391 Dv^2H + 62.4$	16	0.57	73.85	206
		mélange + monoculture	2.5	$C = 0.001105 D^2H + 37.9$	14	0.80	37.1	182
		monoculture	3.5	$C = 2.5756 Dv^{1.5431}$	8	0.84	73.9	406
		mélange	3.5	$C = 15.6171 Dv^{0.7948}$	8			170
N total (bois)	peuplier	monoculture	2	$C = 0.00001613 Dv^2H + 2.687$	8	0.88	2.059	6.17
		mélange	2	$C = 0.0000221 Dv^2H + 3.221$	8			9.83
		mélange + monoculture	2.5	$C = 0.00002824 Dv^2H + 5.709$	16	0.85	3.126	8.08
		mélange + monoculture	3.5	$C = 0.00002071 Dv^2H + 5.356$	16	0.76	6.014	12.53
	robinier	monoculture	2	$C = 0.00007128 Dv^2H + 11$	8	0.84	3.631	23.95
		mélange	2	$C = 0.00008665 Dv^2H + 6.087$	7			20.17
		mélange + monoculture	2.5	$C = 0.0000481 D^2H^{1.10269}$	15	0.82	5.461	13.95
		monoculture	3.5	$C = 1.0467 D^{0.6915}$	8	0.75	9.612	24.51
		mélange	3.5	$C = 0.6915 D^{0.929}$	8			9.19

Annexe 3. (suite)

Annexe 4. Manuscrit soumis pour publication à la revue Agricultural and Forest Meteorology le 11/06/15, en cours de révision.

Sampling and interpolation strategies derived from the analysis of continuous soil CO₂ efflux measurements in temperate and tropical plantations.

Cécilia Gana^{a,b}, Yann Nouvellon^{c,d}, Nicolas Marron^{a,b}, Jose Luiz Stape^e, Daniel Epron^{a,b,c} *

^a Université de Lorraine, UMR 1137, Ecologie et Ecophysiologie Forestières, EEF, Faculté des Sciences et Technologies, F-54500 Vandoeuvre-les-Nancy, France ^b INRA, UMR 1137, Ecologie et Ecophysiologie Forestières, EEF, Centre de Nancy, F-54280 Champenoux, France

^c CIRAD, UMR 111, Ecologie Fonctionnelle et Biogéochimie des Sols et des Agro-écosystèmes, Eco&Sols, F-34060 Montpellier, France.

^d Universidade de São Paulo, Escola Superior de Agricultura "Luiz de Queiroz", ESALQ, Departamento de Ciências Florestais, Piracicaba, SP, Brazil.

^e North Carolina State University, Department Forestry and Environmental Resources, Raleigh, NC, USA

*Corresponding author: Daniel Epron, Université de Lorraine, UMR 1137, Ecologie et Ecophysiologie Forestières, Faculté des Sciences, F-54500 Vandoeuvre-les-Nancy, France. Tel +33 383 684 249, Fax +33 383 684 240. daniel.epron@univ-lorraine.fr

Abbreviations: F_s : soil CO₂ efflux; F_{sc} : cumulative soil CO₂ efflux; F_{sc-m} : cumulative soil CO₂ efflux obtained from complete datasets; F_{sc-g} : cumulative soil CO₂ efflux obtained from gapped datasets

Abstract

Soil CO₂ efflux (F_s), a major component of the terrestrial ecosystem carbon (C) budget, can be measured either manually or automatically. The two methods are used independently. While the manual method is well designed to capture the spatial variability of F_s the automatic method is able to capture temporal variability at fine time scales. The manual method is the most commonly used method to estimate annual C budget. However, such estimates can be biased depending on the frequency and the time the measurements are taken; the method used to interpolate F_s between two measurements can also create a bias. In this study, we have tested the effects of within-day measurement frequency and measurement time on the estimation of daily F_s . We also tested the effects of the sampling time step and of the interpolation method used to estimate cumulative F_s . We based our analyses on two complete data sets of automatic measurements (one 12-month and one 4-month) recorded in two contrasting ecosystems (a tropical eucalypt plantation and a temperate poplar plantation). We compared mean daily F_s estimates extrapolated from F_s recorded at different frequencies during the day and found that a low-frequency time step is sufficient to capture mean daily F_s accurately (one measurement every 360 min for the eucalypts and every 180 min for the poplar plantations). Furthermore, in the tropical eucalypt site with low daily variations in soil temperature, measurements averaged over any 6h period were strongly related to the daily flux. In the temperate site, however, biases were systematically observed. For cumulative F_s with two different sampling time steps of one measurement per week and one measurement every two weeks, a linear interpolation method performed better than one based on an empirical model relating F_s to both soil temperature and

soil water content; this was true at both sites. We conclude that both the manual and automatic methods should be combined to enhance the accuracy of estimated annual C budgets in forest plantations.

Keywords

Soil CO₂ efflux

Soil respiration

Carbon cycle

Automated system

Interpolation

Temporal variability

1. Introduction:

Soil CO₂ efflux (F_s) is the most important component of terrestrial ecosystem carbon (C) budgets after photosynthesis and represents a large fraction of ecosystem respiration (Giardina and Ryan, 2002; Hanson et al., 2000; Raich and Schlesinger, 1992). At the global scale, F_s is estimated to reach up to 80-100 Pg C per year (Bond-Lamberty and Thomson, 2010; Denman et al., 2007; Raich et al., 2002). By comparison, this exceeds the current rate of fossil fuel combustion by one order of magnitude (Boden et al., 2013; International Energy Agency, 2013). The quantification of this important flux is still highly uncertain, and there is a need to constrain these uncertainties for a better understanding of the C cycle at both the ecosystem and global scales. F_s results from the combined contribution of CO₂ produced in the soil by autotrophic (roots and root-associated microorganisms) and heterotrophic (soil macro- and microorganisms decomposing litter and soil organic matter) sources (Epron, 2009; Hanson et al., 2000; Ryan and Law, 2005). F_s is spatially and temporally variable. Whereas soil temperature (T_s) and soil water content (SWC) are generally good predictors of the temporal variation in F_s , they account poorly for its spatial variability (Epron et al., 2004). Soil composition and properties (total nitrogen content, bulk density, microbial biomass, organic matter content, soluble carbon pools, etc.), site topography, litter amount and root biomass seem to be better predictors of the spatial variation in F_s (Epron et al., 2006; Fang et al., 1998; Hanson et al., 1993; Scott-Denton et al., 2003; Xu and Qi, 2001), in ways that may differ among vegetation types (McCulley et al., 2007; Raich and Tufekcioglu, 2000; Vargas et al., 2010).

F_s and T_s are usually exponentially related and their relationship is affected by SWC (Jassal et al., 2008; Xu and Qi, 2001). F_s decreases under low SWC due to a decrease in the number and activity of microbes (Atkin and Tjoelker, 2003; Cook and Orchard, 2008; Epron et al., 1999;

Grant and Rochette, 1994; Lloyd and Taylor, 1994), and because the diffusion of soluble substrates is more limited under such conditions (Davidson et al., 2012). The negative correlation between F_s and SWC at high SWC may be related to lower O_2 availability in the soil pore-space, which negatively affects microbial activity (Linn and Doran, 1984; Skopp et al., 1990; Xu and Qi, 2001). Photosynthesis, phenology and root dynamics also play a role in modulating seasonal F_s (Bahn et al., 2010; Baldocchi et al., 2006; Burton et al., 1998; Curiel yuste et al., 2004; DeForest et al., 2006; Vargas et al., 2010).

Two approaches are commonly used to measure F_s . For the ‘manual’ method, a fixed collar is set into the top layer of the soil to hold a portable chamber, which, once installed, is connected to an infra-red gas analyzer (IRGA). The number of collars on a site can be relatively high and can cover a large spatial variability. This method is time-consuming and measurements cannot be repeated extensively and the time between measurements is typically more than a week. The ‘automatic’ method differs from the manual method in that the chamber remains on the collars. Each chamber can be programmed to close automatically at frequent regular intervals thanks to pneumatic cylinders or an electric motor. With several measurements per day, this method provides a detailed description of the temporal variability in F_s . However, technical constraints associated with sharing the gas analyzer (only one IRGA is connected to all the chambers), limit the number of chambers and their spatial distribution (Rochette and Hutchinson, 2005). In most studies, the manual approach is used to determine cumulative soil CO_2 efflux (F_{sc}) over several months or years and integrate spatial variability. F_s measurements taken over a short time period within a day, at intervals of several days, are thought to be representative of the mean daily flux. This may not be the case, because F_s may vary throughout the day (Jassal et al., 2012; Xu and Qi, 2001), particularly if T_s varies widely (Ruehr et al., 2010). At hourly and daily time scales, F_s has been shown to lag photosynthetic activity (Baldocchi et al., 2006). However,

because the sensitivity of the F_s response to photosynthesis is relatively weak, the aforementioned time lag and the correlation between F_s and photosynthesis are often masked by more sensitive drivers such as T_s or SWC (Davidson et al., 1998; Ruehr et al., 2010; Tang et al., 2005). In addition, measurements are rarely performed every day; there is more likely to be one measurement every two to three weeks, sometimes even less frequently. In order to estimate cumulative soil CO₂ efflux (F_{sc}), F_s has to be interpolated between two measurements. Interpolation can be carried out with simple algorithms (e.g. linear or cubic interpolation, Epron et al., 2012; Nouvellon et al., 2012b; Ryan et al., 2010; Savage and Davidson, 2003), or by predicting missing values based on the relationship between F_s and other known variables (e.g. T_s , SWC , Gomez-Casanovas et al., 2013; Keith et al., 1997). Both of these interpolation methods generate uncertain F_{sc} estimates that appear to vary with day-to-day variations in T_s and/or SWC .

The general objective of this study was to highlight the effects of sampling frequency and sampling time on the estimation of F_{sc} . Firstly, datasets of recorded F_s with high and low within-day measurement frequencies were compared. Secondly, we compared the mean values of continuous automatic measurements, taken over the time period typically used for manual measurements in the field (one to two weeks) with the mean values over each 24-hour period (for the same automatic data set). We hypothesized that, when variations in T_s were low during a given day, F_s fluctuations should be negligible and measurements collected at any time during that day would be representative of the whole 24h period. Inversely, if variations in temperature were large for a given day, we assumed that one short measurement period during the day would not necessarily be representative of the mean daily flux. Thirdly, we introduced artificial gaps of several days into the continuous data sets of automatic measurements to obtain subsets with different time lags between two measurements, similar to those that can be observed in manual measurement data sets. We used different methods to interpolate F_s within the gaps (either

linear interpolations or empirical relationships between F_s , T_s and SWC), then tested the effect of the different measurement time steps on the resulting F_{sc} estimates. We then evaluated the biases related to the different interpolation methods. We postulated that the best interpolation strategy and its related biases would depend on seasonal variations in temperature. We based our study on F_s data obtained from automatic chambers at two contrasted sites: a eucalypt plantation in Brazil characterized by a tropical climate, and a poplar plantation in France with a temperate climate. Two data sets of automatic F_s measurements with no missing data were used: a 12-month set for the eucalypt plantation, and a 4-month set for the poplar plantation. Both periods included a wide range of T_s and SWC , and encompassed several rain events.

2. Material and Methods

2.1. Eucalypt plantation

The eucalypt plantation is located in Brazil (22°58'04"S, 48°43'40"W, 750m asl) in São Paulo State. The climate is tropical (Table 1). Soils are deep Ferralsols developed on cretaceous sandstone (da Silva et al., 2011). The plantation was established in November 2009. Fertilizer was spread following a common practice in commercial forest plantations in Brazil (Campoe et al., 2012; Gonçalves et al., 2013). Soil CO₂ efflux was measured continuously with a closed dynamic soil CO₂ flux system (Li-Cor 8100, Li-Cor, Inc., Lincoln, NE, USA) with four automatic chambers (LiCor 8100-104, 20 cm diameter) connected to a multiplexer (Li-8150). CO₂ accumulation inside each chamber was measured every 30 minutes. The chambers were installed in June 2013 on collars inserted 2 cm into the soil, located within a 15-m radius of the gas analyzer. In the vicinity of each chamber, SWC and T_s were monitored continuously (one measurement every 30 minutes) with eight soil moisture probes (ECH2O-5, Decagon devices,

Inc., Pullman, WA, USA) inserted to a depth of 2.5 cm and eight home-made thermocouples inserted to a depth of 8 cm.

Table 1. Main characteristics of the two experimental sites.

	Eucalypt plantation (Brazil)	Poplar plantation (France)
Annual precipitation (mm)	1360	620
Mean annual temperature (°C)	19	11
Soil (WRB classification)	Deep Ferralsol	Gleyic Luvisol
Clay:silt:sand (%) ^a	17:3:80	9:22:69
C/N	17.9	11.8
pH	4.5	5.5
Species	<i>Eucalyptus grandis</i>	<i>Populus x euramericana</i>
Tree density (tree.ha) ⁻¹	1666	1428
Previous land use	Two rotations of <i>E. grandis</i>	10 years of fallow land

^aSoil characteristics are for the 0-50 cm soil layer.

2.2 Poplar plantation

The studied poplar plantation is located in northern France (Loiret, 47°48'25.5"N, 1°58'36.1"E, 110 m asl) at Saint-Cyr-en-Val. The climate is temperate (Table 1). Soils are shallow gleyic luvisols developed on the Loire river alluvium. The plantation was established in March 2011. No fertilizer was applied. Four home-made automatic chambers (20x20x20 cm made of acrylic resin) were installed in June 2011 on 5-cm high bases inserted into the top soil to a depth of 2 cm. They were connected to an IRGA (Li-840, Li-Cor, Inc., Lincoln, NE, USA) and a pump circulated the air, switching from one chamber to the next by means of solenoid valves. The chambers were covered by a lid that could be opened and closed with pneumatic cylinders controlled by solenoid valves. CO₂ accumulation in each chamber was recorded for 5 minutes every 90 minutes; this timing ensured that a minimum of 50 ppm of CO₂ had accumulated in the chamber. In the vicinity of the chambers, *SWC* and *T_s* were monitored continuously (one measurement every 5 minutes) with two water content reflectometers (CS616, Campbell

scientific, Inc., Logan, UT, USA) and two homemade copper-constantan thermocouples, inserted 10 cm into the soil. CO₂ accumulation, *SWC* and *T_s* were recorded and stored on the data logger (CR3000, Campbell Scientific, Logan, UK, USA) that was also used to control all the solenoid valves. The slopes of the linear increase in CO₂ concentrations over time inside the chamber were used to calculate *F_s*, when R² was above 0.97.

2.3 Comparison between soil CO₂ effluxes recorded at high and low frequencies within a day

In order to highlight the influence of measurement frequency within a day on the estimation of mean daily *F_s*, we compared different *F_s* datasets, recorded in the eucalypt plantation from June 19, 2013 to July 14, 2014, and in the poplar plantation from July 1 to November 2, 2013. The eucalypt dataset had the higher measurement frequency: automatic measurements were recorded every 30 minutes in the eucalypt plantation and every 90 minutes in the poplar plantation. We then artificially built six other data subsets from the eucalypt measurement every 60, 90, 120, 180, 240 and 360 minutes, and two other data subsets from the poplar measurement every 180 and 360 minutes. Mean daily *F_s* was calculated by averaging all *F_s* values for each day and each dataset and the resulting means were compared. We also established linear relationships between mean daily *F_s* obtained from the high frequency (30, 60, 90 and 120 min) and lower frequency datasets (180, 240 and 360 min). We used the R software (R Core Team, 2014) to test that the slopes and the intercepts were not significantly different from 1 and 0, respectively ($p = 0.05$).

2.4 Comparison between soil CO₂ efflux averaged over 24 h and over shorter time periods

In order to test if F_s measurements recorded at any time of the day were representative of the mean daily F_s , F_s was averaged for each chamber over shifting time slots of 6 hours (corresponding to the duration typically reported for extensive manual field samplings). The delay between two consecutive time slots was set to the frequency at which the automated measurements had been taken (30 min at the eucalypt site and 90 min at the poplar site) leading to 37 and 13 six-hour shifting time slots per day at the eucalypt and poplar plantation, respectively. The resulting mean values for each time slot were compared to mean daily F_s over a 365-day period (July 1, 2013 to June 30, 2014) for the eucalypt plantation and over a 125-day-long period (July 1 to November 2, 2013) for the poplar plantation. Linear relationships between 6-hour and mean daily values of F_s were established. We tested whether the slopes and intercepts were not significantly different from 1 and from 0, respectively ($p = 0.05$).

2.5 Comparison between cumulative soil CO₂ efflux obtained from complete datasets and F_{sc} from datasets with artificial gaps

To assess the effect on cumulative soil CO₂ efflux (F_{sc}) of different interpolation options, we first created gaps in the datasets with no missing data, from each automated chamber in order to mimic manual F_s datasets, where sampling is much less frequent. We retained two time steps: one measurement per week (7 days) and one measurement every 2 weeks (14 days). The artificially gapped daily F_s subsets covered a period of more than one year for the eucalypt plantation (June 19, 2013 to July 14, 2014), and a 4-month period for the poplar plantation (July 1 to November 2, 2013). Next, the artificial gaps were shifted 13 times at both gap frequencies, giving a total of 26 gapped datasets for each chamber (13 periods of 379 days for the eucalypt plantation, 13 periods of 113 days for the poplar plantation, at one-week and two-week gap frequencies). All gapped datasets covered the same period of 365 days from July 1, 2013 to

June 30, 2014 for the eucalypt plantation, and the period of 101 days from July 13 to October 21, 2013 for the poplar plantation. Two methods to interpolate the data missing within the gaps were then tested.

- The first method was based on the linear interpolation of F_s between two measurement dates, t_1 and t_2 :

$$F_s(t) = F_s(t_1) + (t - t_1) \frac{F_s(t_2) - F_s(t_1)}{t_2 - t_1} \quad [1]$$

where $F_s(t_1)$ and $F_s(t_2)$ are the F_s values measured for days t_1 and t_2 ($t_1 < t < t_2$).

- The second method was based on relationships between F_s , T_s and SWC . For the tropical eucalypt plantation, we used the equation proposed by Epron et al. (2004) for such plantations:

$$F_s = a \times [(T_s - 20)] \times [1 - (-(SWC - c))] \quad [2]$$

For the poplar plantation, we used the equation proposed by Vincent et al., (2006) for soil with periods of water logging:

$$F_s = a \times e^{[b(T_s - 10)]} \times e^{\left[-\left(\frac{\ln(SWC/c)}{d}\right)^2\right]} \quad [3]$$

For both equations, a , b , c , and d are regression factors; a corresponds to F_s at optimal SWC and mean annual temperature (20°C for the eucalypt plantation and 10°C for the poplar plantation); b is a temperature sensitivity factor; c the minimal SWC for F_s in Eqn. 2 and the optimum SWC for F_s in Eqn. 3; d describes the shape of the curve.

For both interpolation methods, we compared cumulative soil CO₂ efflux obtained by summing all interpolated F_s values during the period from July 1, 2013 to June 30, 2014 in the eucalypt

plantation and during the period from July 13 to October 21 in the poplar plantation (F_{sc-g}), to the F_{sc} calculated by summing all measured daily F_s (F_{sc-m}) recorded during the same period. We used the non-linear least squares method in R (R Core Team, 2014) to analyze the relationships between F_s , T_s and SWC . We fitted the empirical equations with 1) a , b , c and d parameters specific to each of the four chambers within a site; and 2)- with the same b , c and d parameters for the four chambers within a site, while only a differed. We finally retained the empirical equations with the same b , c and d parameters for all chambers because they performed better (lower AIC) than the ones with different parameters. Thus, parameters b , c and d are characteristics of each site while parameter a varies spatially among chambers within each site. We then calculated R^1 to check that these empirical equations were well-fitted over the entire data set at both sites, and tested whether the slope of the linear relation between predicted and measured F_s was not significantly different from 1 and that the intercept was not significantly different from 0 at $p=0.05$. These equations were then fitted onto the 26 incomplete data sets and used to interpolate the data missing within the gaps.

3. Results

3.1 Temporal patterns in soil CO_2 efflux

SWC of the surface top soil ranged from 7.0 to 23.3 % between June 19, 2013 to July 14, 2014 in the eucalypt plantation (Fig. 1a) and from 4.7 to 30.2 % between July 1 and November 2, 2013 in the poplar plantation (Fig. 2a). During the same periods, T_s ranged from 14°C to 25°C in the eucalypt plantation and from 10°C to 32°C in the poplar plantation. The temporal variations in F_s were also more pronounced in the poplar than in the eucalypt plantation: over

the whole year, mean daily F_s (averaged over the four chambers) was $3.2 \mu\text{mol m}^{-2} \text{s}^{-1}$ (from 1.0 to 9.7) in the eucalypt plantation while, in the poplar plantation between July 1 and November 2, 2013, it was $3.0 \mu\text{mol m}^{-2} \text{s}^{-1}$ (from 0.3 to 12.8; $2.5 \mu\text{mol m}^{-2} \text{s}^{-1}$ over one year, data not shown). In the eucalypt plantation, F_s decreased from June to mid September and then peaked at several occasions from the end of September to the end of March (Fig. 1b-e). These abrupt increases in F_s followed rainfall events. The amplitude of the F_s response to an increase in SWC varied spatially, with the lowest amplitude observed for chamber E4 and the highest for chamber E1. In the poplar plantation, F_s varied considerably between July 1 and November 2, 2013, especially for chambers P2, P3 and P4, with the highest F_s values measured in July, when both T_s and SWC were high (Fig. 2b-e). F_s in P4 was twice as high as in chamber P1, indicating high spatial variability. The lowest F_s values were recorded at the end of October and in November when T_s was low and SWC very high (the soil was waterlogged at that time). There was less marked daily variation in T_s at the tropical eucalypt plantation (Fig. 1a) compared to the temperate poplar plantation (Fig. 2a), and daily variations in T_s poorly explained the daily variations in F_s at both sites (data not shown).

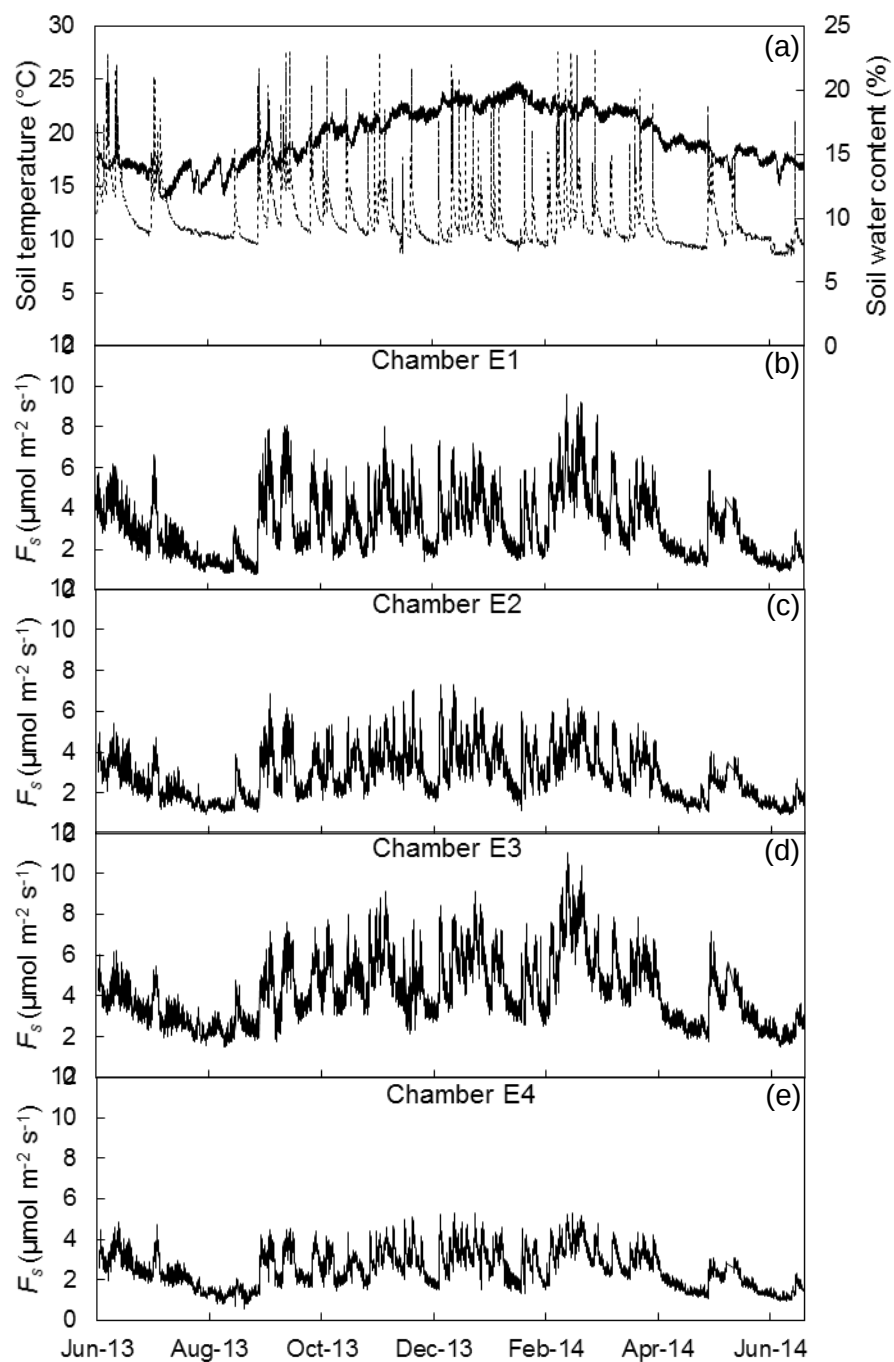


Figure 1. (a): Soil temperature at 8 cm in depth (continuous line) and soil water content (dotted line); (b) (c) (d) (e): soil CO₂ efflux (F_s) in the four chambers (E1 (b), E2 (c), E3 (d), E4 (e)) from June 19, 2013 to July 14, 2014 in the eucalypt plantation.

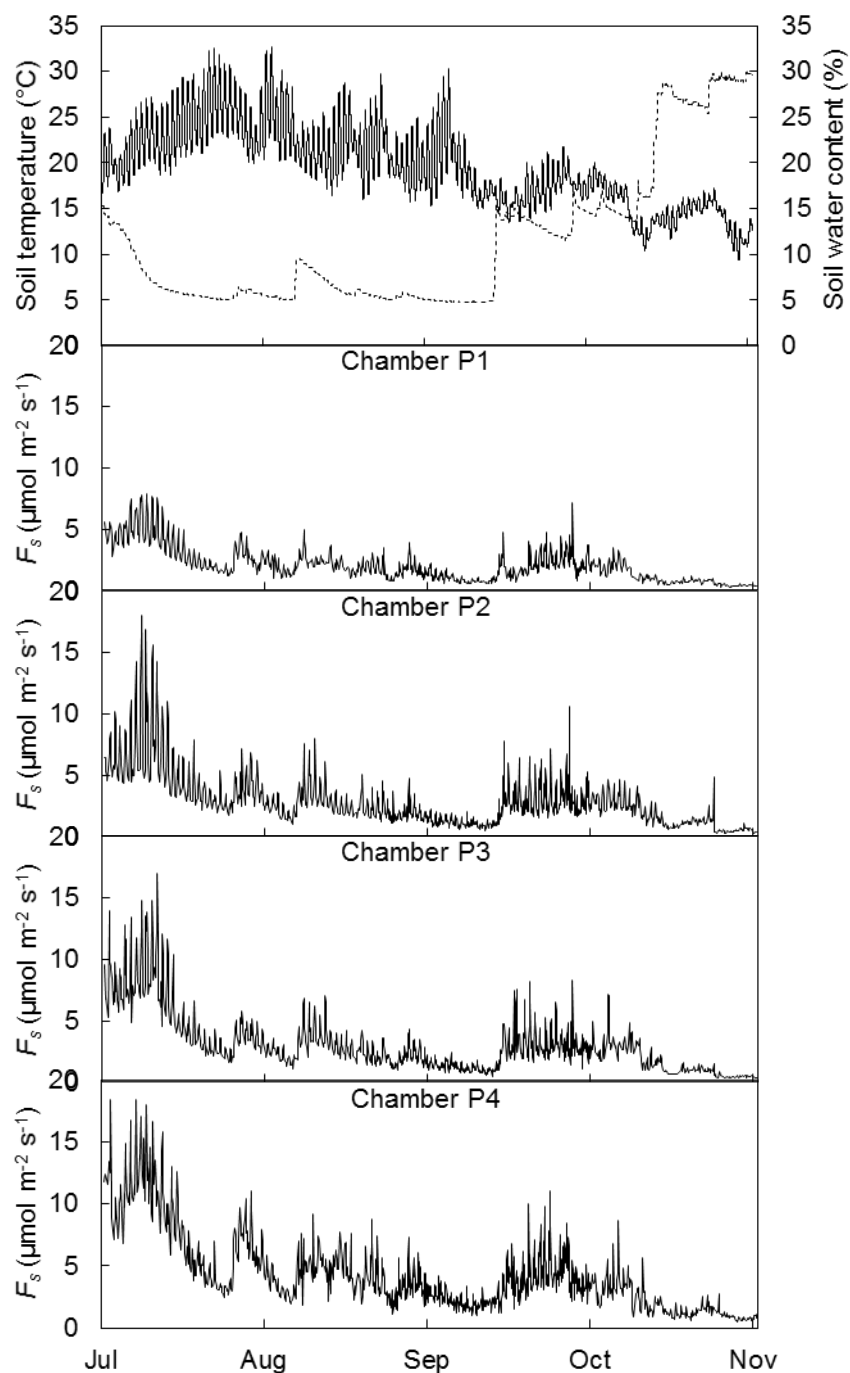


Figure 2. (a): Soil temperature at 10 cm in depth (continuous line) and soil water content (dotted line); (b) (c) (d) (e): soil CO₂ efflux (F_s) in the four chambers (P1 (b), P2 (c), P3 (d), P4 (e)) from July 1 to November 2, 2013 in the poplar plantation.

For the eucalypt plantation, mean daily F_s values estimated from a dataset with a frequency of one measurement every 360 min were similar to those obtained with the highest (original) frequency (one measurement every 30 min, Fig. 3a). In the poplar plantation, one measurement every 180 min was the lowest frequency to provide similar mean daily F_s values (slope and intercept not significantly different from 1 and 0, respectively; high R^2 and low RMSE; Fig. 3b) to those obtained with the highest measurement frequency. For lower sampling frequencies, the slope and the intercept of the linear regression became significantly different from 1 and 0, respectively, and the R^2 fell below 0.95 (data not shown).

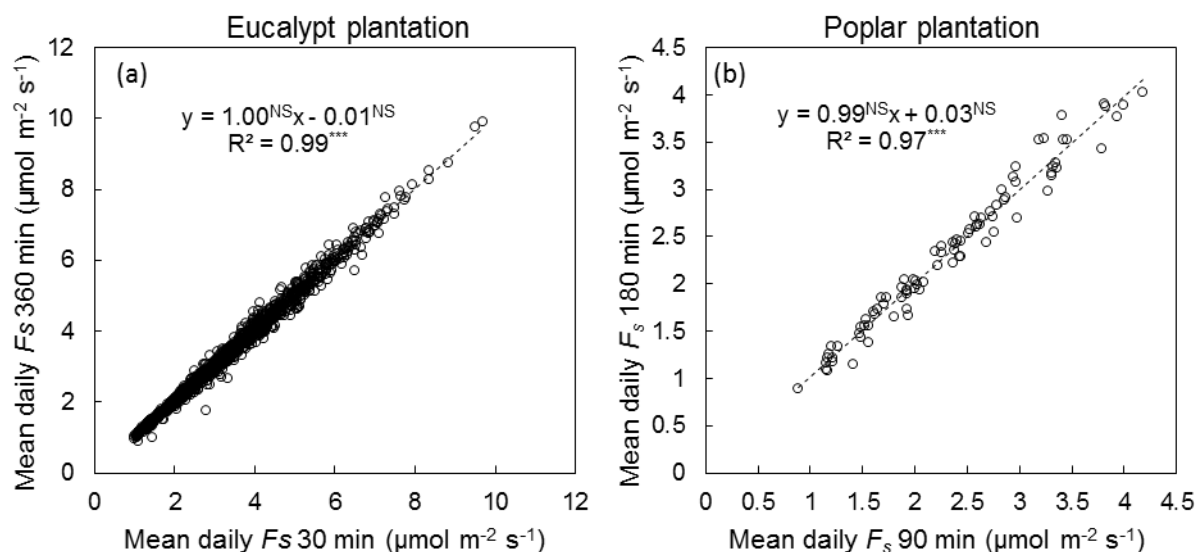


Figure 3. (a) Comparison between mean daily F_s (estimated after averaging all F_s values recorded every 30 min) and mean daily F_s (estimated after averaging all F_s values recorded every 360 min) in the eucalypt plantation from June 19, 2013 to July 14, 2014; and (b) comparison between mean daily F_s (estimated after averaging all F_s recorded every 90 min) and mean daily F_s (estimated after averaging all F_s recorded every 180 min) in the poplar plantation from July 1 to November 2, 2010. The equation and R^2 of the linear regression are shown. ^{NS} indicates that the slope and the intercept are not significantly different from 1 and 0 respectively at $p = 0.05$. ^{***} indicates that R^2 is significantly different from 0 at $p = 0.001$.

3.2 Comparison between soil CO₂ efflux averaged over 24 h and over shorter time periods

In the eucalypt plantation, daily F_s estimated by averaging values obtained over 6-hour periods were strongly correlated and similar to those obtained by averaging over 24 hours (Fig. 4a), with R^2 values ranging from 0.92 to 0.97 and a slope ranging from 0.98 to 1.03. For 13 of the 37 time slots tested, the slope and intercept of the regression line between the 6h-mean F_s and 24h-mean F_s were not significantly different from 1 and 0, respectively. The best relationship

was obtained for the 10:00-to-16:00 time slot (Fig. 5a), with a regression line that did not significantly deviate from the 1:1 line ($R^2 = 0.97$; intercept = -0.06; slope = 1.02).

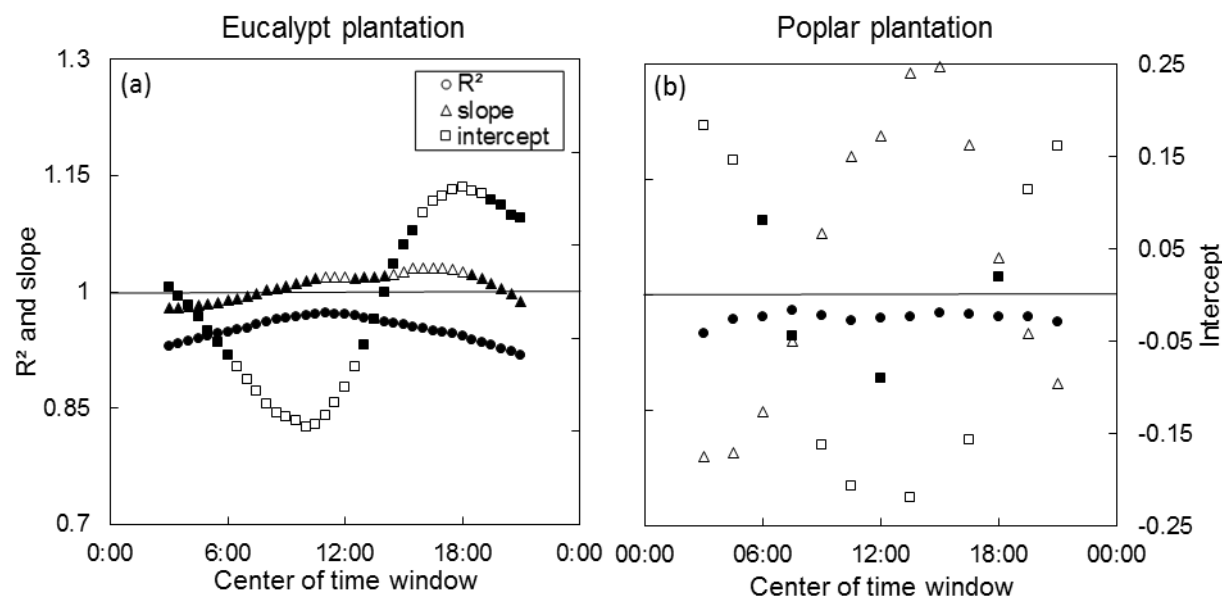


Figure 4. (a) Temporal change in R^2 slope (left axis) and intercept (right axis) for the relationship between mean daily soil CO_2 efflux (F_s) averaged over 24h and mean daily F_s averaged over 6h time slots from June 19, 2013 to July 14, 2014 in the eucalypt plantation; and (b) from July 1 to November 2 in the poplar plantation. Solid symbols indicate that the intercept and the slope are not significantly different from 0 and 1 respectively at $p < .05$ and that R^2 is significantly different from 0 at $p < .001$.

In the poplar plantation, where large daily variations in T_s were observed - especially during summer - the 6h-mean F_s and 24h-mean F_s differed more than in the eucalypt plantation. Despite high R^2 (ranging from 0.95 to 0.98), the regression line always deviated from the 1:1 line (Fig. 4b). The intercepts differed from 0 for nine of the 13 regression lines and the slopes were less than 1 for all the time slots before 6:00 and after 15:00 and above 1 for all the time slots between 6:00 and 15:00. The best fit was obtained for two time slots: from 6:00 to 12:00

($R^2 = 0.97$; intercept = 0.16; slope = 1.08; Fig. 5b), and from 16:30 to 22:30 ($R^2 = 0.97$; intercept = 0.12; slope = 0.95), but, even for these two time slots, the regression lines significantly deviated from the 1:1 line, thus leading to overestimated (6:00 to 12:00 slots) or underestimated (16:30 to 22:30 slots) daily F_s .

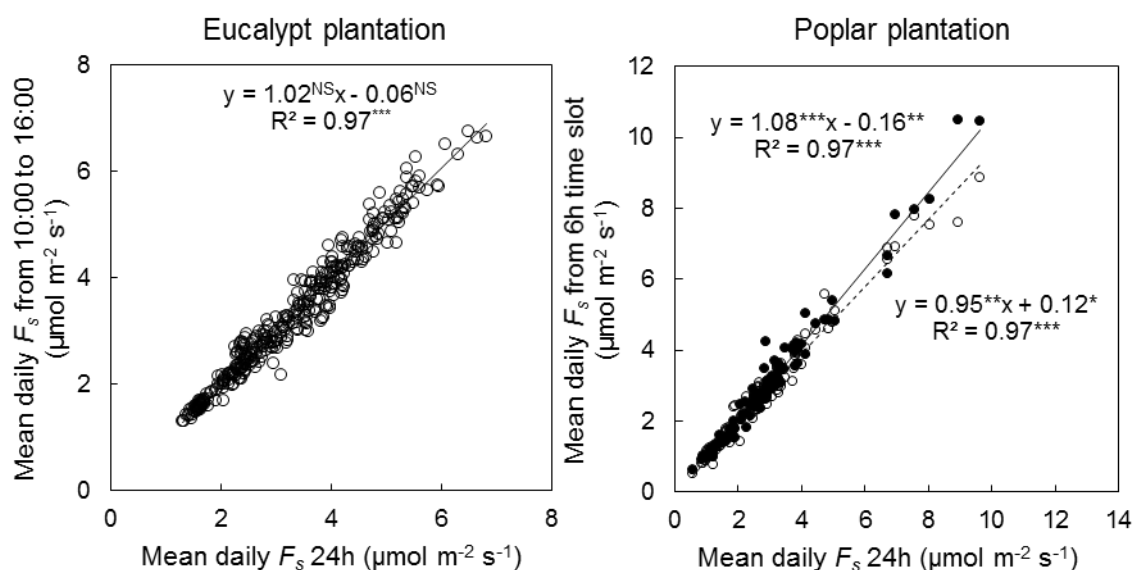


Figure 5. Comparison between mean daily F_s averaged over 24 hours and mean daily F_s (a) averaged between 10:00 and 16:00 for the four chambers in the eucalypt plantation from June 19, 2013 to July 14, 2014, and (b) between 16:30 and 22:30 (open circles) and between 6:00 and 12:00 (solid circles) for the four chambers in the poplar plantation from July 1 to November 2, 2013. The equation of the linear regression is shown. ^{NS} indicates that the intercept is not significantly different from 0 and that the slope is not significantly different from 1. Stars indicate that the intercept is significantly different from 0, slope is significantly different from 1 and R^2 is significantly different from 0 at $p = 0.05^*$, 0.01^{**} and 0.001^{***} .

3.3. Empirical relationships between daily soil CO_2 efflux and soil water content and temperature

The empirical equation fit daily F_s well in both the tropical eucalypt plantation (Eqn. 2; $R^2 = 0.84$; Table 2) and the temperate poplar plantation (Eqn. 3; $R^2 = 0.77$) with no bias in the distribution of the residues (the slopes and intercepts of linear regressions of both simulated F_s and measured F_s were not significantly different from 1 and 0, respectively).

The predicted F_s at both optimal SWC and at mean annual T_s (parameter a) was higher at the tropical site than at the temperate one. The temperature sensitivity factor (parameter b) was slightly higher at the tropical site than at the temperate one, corresponding to Q_{10} values of 2.4 and 1.7 for the eucalypt and the poplar site, respectively. For the eucalypt plantation, parameter c (the minimal SWC for F_s ; Eqn. 2) was slightly lower than the minimum SWC recorded at the site during the dry season (7%). In Eqn. 3, c represents the optimal SWC for F_s , which was 16.6% for the poplar plantation.

Table 2

Values of parameters a , b , c and d and their standard error (SE) determined by fitting the two empirical models (Eqn. 2) and (Eqn. 3) describing relationships between daily F_s for the four chambers and both T_s and SWC at 10 cm in depth, using all data from July 1 to June 30, 2014 in the eucalypt plantation and from July 13 to October 21, 2013 in the poplar plantation. Values are shown with their coefficient of determination (R^2) and root mean square error (RMSE). The intercepts and the slopes of the linear regression between measured F_s and simulated values are shown. ^{NS} indicates that the intercepts and the slopes were not significantly different from 0 and 1 respectively.

	E1	E2	E3	E4	P1	P2	P3	P4
a	5.5 (0.1)	5.0 (0.1)	7.2 (0.2)	4.3 (0.1)	1.7 (0.1)	2.4 (0.2)	2.5 (0.2)	3.5 (0.2)
b			0.09 (0.00)				0.05 (0.01)	
c			6.4 (0.1)				11.9 (0.2)	
d			0.29 (0.02)				0.71 (0.02)	
R^2			0.84				0.77	
RMSE			0.57				0.68	
Slope			1.00 ^{NS}				0.99 ^{NS}	
Intercept			-0.01 ^{NS}				0.04 ^{NS}	

3.4 Comparison between cumulative soil CO₂ efflux obtained from complete datasets (F_{sc-m}) and from gapped datasets (F_{sc-g})

With gaps of seven days (one measurement retained every 7 days), mean F_{sc-g} values (averaged over the 13 gapped datasets) were very close to F_{sc-m} for both interpolation methods, with limited variation among the 13 datasets (Fig. 6 and 7). Confidence intervals (CI) were within 1% of F_{sc-m} for the eucalypt plantation and 4% for the poplar plantation (data not shown). When one F_s measurement was kept every 14 days, the mean values of F_{sc-g} were also very close to the F_{sc-m} , but with a larger CI (1-2% for the eucalypt plantation and 9-19% for the poplar

plantation). At both sampling frequencies, linear interpolation performed better than the empirical models in both the eucalypt and poplar plantations, but the differences between the two methods were less pronounced for the eucalypt than for the poplar plantation.

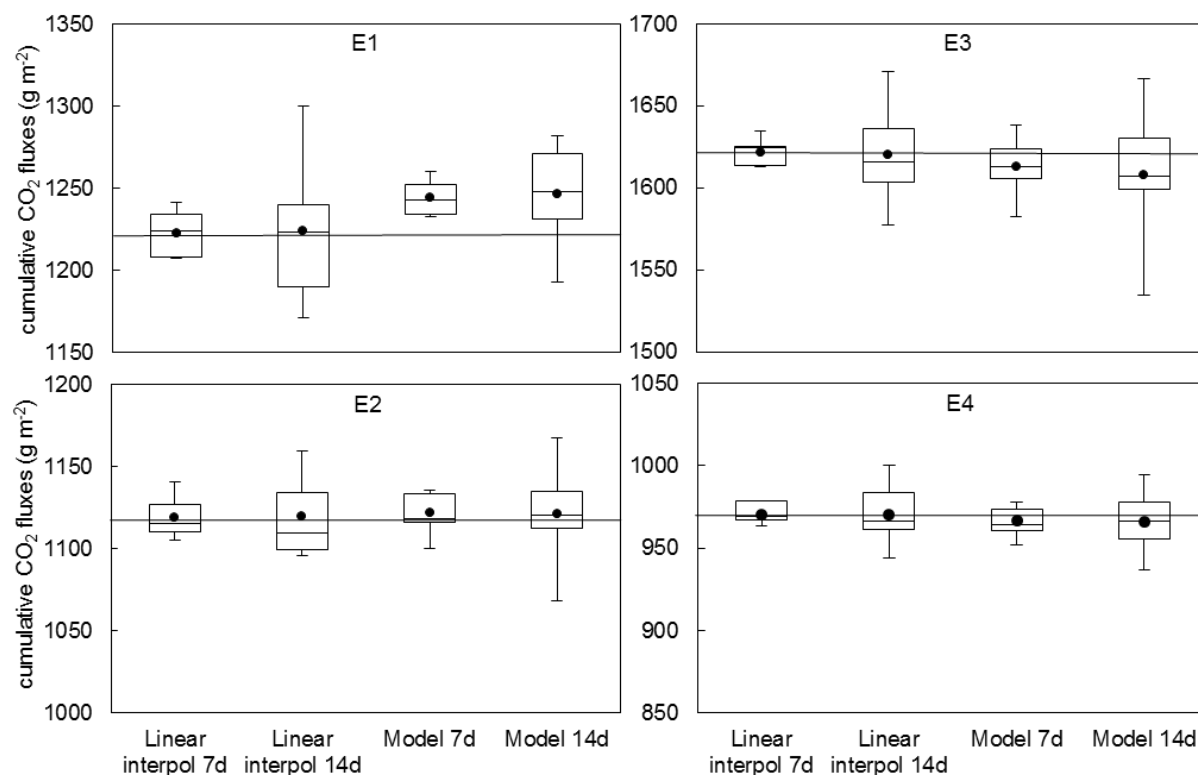


Figure 6. Cumulative CO₂ efflux calculated by summing all daily F_s values from July 1, 2013 to June 30, 2014, for each chamber in the eucalypt plantation (chambers E1 to E4, horizontal line); and averaged cumulated CO₂ efflux (box-plots) estimated after gap-filling 13 artificial datasets, keeping one measured F_s value every 7 days (7d) and every 14 days (14d). Gap-filling was either done by linear interpolation between two consecutive retained measurements or with empirical relationships (models) between soil CO₂ efflux and both soil temperature and soil water content. The thin solid line in the box plots indicates the median of the raw data and the dot indicates the mean. The top and bottom of the boxes indicate the 25th and the 75th percentiles, the whiskers above and below the boxes indicate maximum and minimum values.

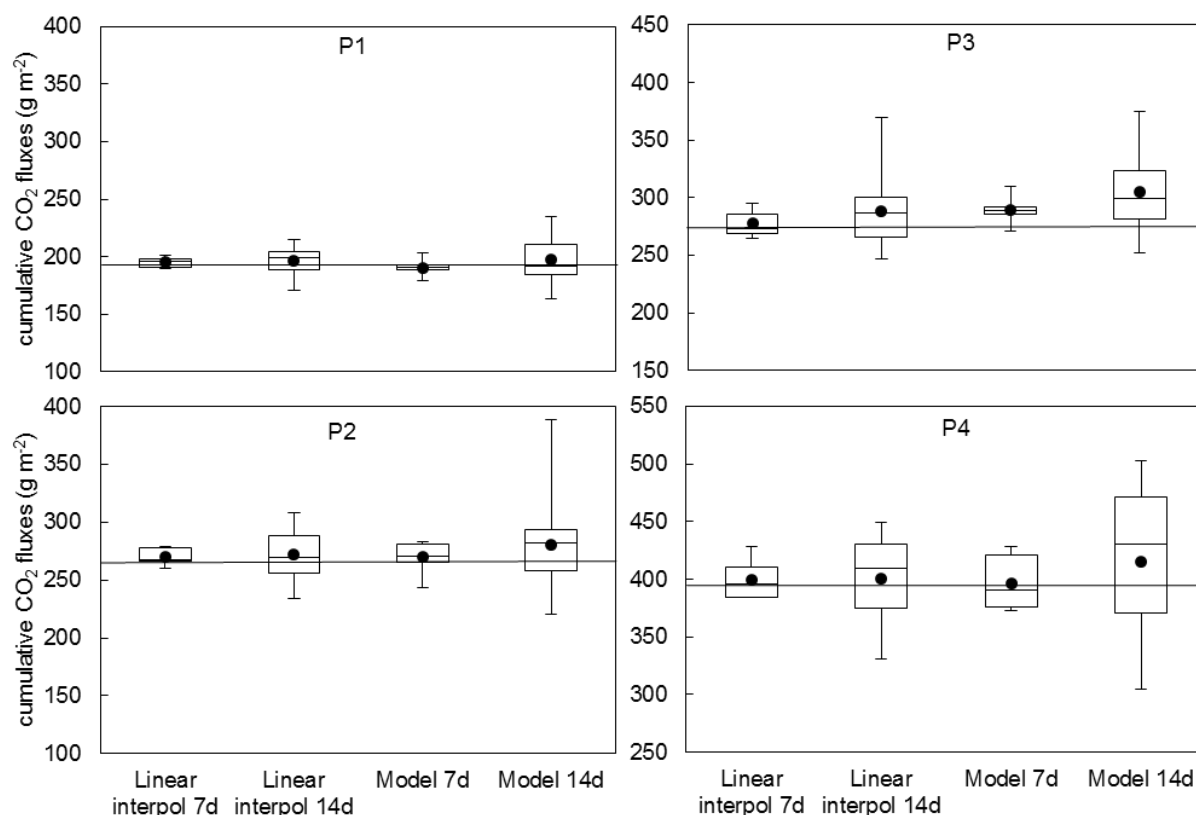


Figure 7. Cumulative CO₂ efflux calculated by summing all daily F_s values from July 13 to October 21, for each chamber in the poplar plantation (chamber P1 to P4, horizontal line); and averaged cumulated CO₂ efflux (box-plots) estimated after gap-filling 13 artificial datasets, keeping one measured F_s value every 7 days (7d) and every 14 days (14d). Gap-filling was either done by linear interpolation between two consecutive retained measurements or with empirical relationships (models) between soil CO₂ efflux and both soil temperature and soil water content. The thin solid line in the box plots indicates the median of the raw data and the dot indicates the mean. The top and bottom of the boxes indicate the 25th and the 75th percentiles, the whiskers above and below the boxes indicate maximum and minimum values.

4. Discussion

4.1 Temporal and spatial variations in soil CO_2 efflux

The empirical models fit all the daily mean F_s values well when the complete data sets were used. Though the sensitivity of F_s to T_s and SWC may vary throughout the year (Davidson et al., 1998), especially between the growing and non-growing seasons in temperate croplands (Shi et al., 2006), we found no clear indication that this was the case at either of our two sites. However, the models for the poplar plantation were not tested over a full year, though the four-month dataset covered large variations in T_s and SWC .

Our measurements confirmed that spatial heterogeneity remains the dominant source of uncertainty in estimating F_{sc} (Savage et al., 2008). When we compared results from the four chambers at each site, the highest F_{sc} values were 56% and 104% higher than the lowest ones in the eucalypt and poplar plantations, respectively. A similarly large variation was observed for the fitted a parameter in both Eqn. 2 and 3. Obviously, parameter a (F_s at optimal SWC and mean annual T_s) varied in the same way as F_{sc} . Root biomass, microbial biomass and substrate availability, which are assumed to be good predictors of both the autotrophic and heterotrophic respiration that contribute to F_s , could be driving F_{sc} spatial heterogeneity (Epron et al., 2006; Fang et al., 1998; Hanson et al., 1993; Marsden et al., 2008; Scott-Denton, 2003; Xu and Qi, 2001). However, these factors are not easy to study in situ.

Increasing the number of chambers is the only way to reduce sampling uncertainties due to spatial heterogeneity (Savage et al., 2008). Previous studies have shown that the number of chambers required to obtain an average within 10% of the true mean value at a 95% confidence interval varies among sites and depends on the degree of spatial heterogeneity in F_s rates (Adachi et al., 2005). This minimum number of chambers was between 16 and 22 in eucalypt

stands in Congo (Nouvellon et al., 2012a); 30 in an old-growth subtropical forest in China, (Tan et al., 2013); 27 to 33 in a larch plantation in Japan (Yim et al., 2003); 41 in a mixed hardwood forest in the USA (Davidson et al., 2002); and up to 75 in a primary wet tropical forest in Malaysia (Adachi et al., 2005). We were unable to calculate the minimum number of chambers necessary for our study sites with only four chambers. However, our results show that daily variations in F_s can be captured with low frequency measurements (one measurement every 360 min for the eucalypt plantation and one measurement every 180 min for the poplar plantation). This means that more automatic chambers sharing the same gas analyzer can be set up within a site without altering the accuracy of the estimation of mean daily F_s . However, automatic chambers are more expensive and require a more complicated set-up than manual chambers. This makes it challenging to satisfactorily cover the spatial variability of F_s with automatic chambers, and explains why, in many study sites, manual chambers - which provide spatially representative data - are still used to estimate F_{sc} .

4.2 Effect of measurement time on estimation of daily soil CO₂ efflux

Manual measurements of F_s are generally performed during a short period of the day. In most studies, it is assumed that measurements averaged over this several-hour period are representative of the daily flux, but this assumption could be inaccurate. Different factors could be driving the daily variation in F_s . In our young temperate poplar site, we averaged the measurements of successive 6-hour diurnal time slots starting after 9:00 and found that daily F_s was overestimated by a factor of up to 20%. The two periods from 6:00 to 12:00 and from 16:30 to 22:30 provided the most accurate estimation of daily F_s (overestimation of about 2% and underestimation of about 1.1%, respectively), but the error was still substantial (the regression line significantly deviated from the 1:1 line). For the tropical eucalypt site, which

exhibited less pronounced daily variations in T_s than the temperate site, measurements averaged over any 6h period were well related to the daily flux.

Diurnal variations in F_s at the eucalypt site may result from the deep rooting of this species on the sandy soils (Christina et al., 2011; Laclau et al., 2013). Deep rooting increases the distances and the time required for CO_2 to diffuse from the different soil depths where it is produced up to the surface; as well as the volume of soil pore-space where the CO_2 can be temporarily stored. Longer transportation distances from deeper soils, and larger CO_2 storage capacity in the soil are likely to buffer the diurnal variability in F_s (Maier et al., 2011). Thus, at the eucalypt site, all of the 6h time slots convenient for collecting manual measurements in the field (starting after 8:00 and finishing before 17:00) provided good estimates of daily F_s , though the most accurate measurements were recorded between 6:00 and 12:00 (2% overestimation) and between 16:30 to 22:30 (1% underestimation). Similarly, Yan et al., 2006 found that measurements recorded between 9:00 and 12:00 provided very good estimates of 24-hourly mean F_s in three subtropical forests at different successional stages in Southern China. On the other hand, Savage and Davidson (2003) found that extrapolations of mid-morning measurements underestimated by 13% the daily flux obtained by summing the 24 hourly measurements in a mixed hardwood temperate forest, while in Xu and Qi (2001), daytime measurement overestimated the daily flux by 4-6% in a young pondosera pine plantation. Higher fluxes during the day than during the night have also been observed in a longleaf pine savannah (Ford et al., 2012). The assumption that data collected over a short period of time are representative of the daily flux could therefore result in a wrong estimation of F_{sc} for temperate forests (Lee et al., 2002).

Large within-day variations in T_s or any change in SWC after a rain event may affect the diurnal pattern of F_s (Akinremi et al., 1999). In a woody savannah ecosystem, T_s was found to be the

most sensitive driver of daily F_s variation in open areas, while tree photosynthesis probably exerted a strong control on the daily pattern of F_s under trees (Tang et al., 2005). Daily variations in air temperature are usually more pronounced in temperate areas than in tropical ones, but canopy openness probably accounted for most of the difference in the daily amplitude in T_s between our two sites. Indeed, the tropical eucalypt canopy was more closed and the layer of litter on the forest floor was thicker than in the younger temperate poplar plantation. In such situations, continuously monitoring F_s with a few automatic chambers is a good option in sites with large within-day variations in T_s , either to select the best time slot for manual measurements, or to correct manual measurements taken during the day with more numerous chambers.

4.3 Effects of sampling time step and interpolation method on cumulative soil respiration (F_{sc}) estimation

Besides potential biases related to the time of measurement, the sampling time step is another important issue. Manual F_s measurements are commonly performed only once a week or every two weeks, and sometimes even less frequently (e.g. once a month). Though a low within-day sampling frequency had a limited impact on the estimation of mean daily F_s , the within-year sampling time step had a much stronger impact on the estimation of F_{sc} . This indicates that the drivers of F_s are not the same at the daily time-scale as at the seasonal scale. Furthermore, the sampling time step that provides the best estimate of seasonal or annual CO_2 efflux may differ among sites. For example, Savage et al. (2008) found that a manual sampling strategy with a two-week time step was sufficient in a mixed hardwood forest and in a boreal transition forest located in the USA, while Parkin and Kaspar (2004) found that more frequent measurements were needed on agricultural soils.

F_{sc} is often estimated with linear interpolation of F_s between two measurements (Epron et al., 2012; Nouvellon et al., 2012b; Ryan et al., 2010; Savage and Davidson, 2003) or with empirical relationships between daily F_s and T_s and/or SWC (Keith et al., 1997; Subke et al., 2003). In our study, for the datasets mimicking one measurement per week, F_{sc-g} obtained after linear interpolation between measurement dates was within 5% (eucalypt) and 10% (poplar) of the F_{sc} calculated using all the values measured daily (F_{sc-m}). When F_s was measured weekly, linear interpolation was therefore a robust interpolation option for both the temperate and tropical plantations, providing accurate cumulative fluxes without the need for the continuous monitoring of T_s and SWC that are required for interpolation methods based on empirical equations. However, this presupposes that there is no systematic bias (e.g. measurements never taken after a rain event). In contrast, for datasets mimicking one measurement every two weeks in the poplar plantation, only 40% of the F_{sc} values obtained after linear interpolation between measurement dates were within 10% of F_{sc-m} . In the eucalypt plantation, this sampling frequency was still sufficient to provide accurate cumulative fluxes (96% of F_{sc} values within 5% of F_{sc-m}).

When empirical equations were used for measurement samples at a two-week time step, the percentage of F_{sc} estimates within 10% of F_{sc-m} dropped to 50% for the poplar plantation, while in the eucalypt plantation, 98% of the F_{sc} estimates remained within 5% of F_{sc-m} . To interpolate data collected every two weeks, the use of linear interpolation is therefore the worst option at our poplar site. The use of empirical relationships only slightly improves the F_{sc} estimation in the eucalypt plantation. Empirical relationships may, however, still be a reliable method for interpolating F_s for some forest ecosystems, depending on their ability to capture the responses of F_s to rapid modifications in SWC when using a short time-step data set (Savage and Davidson, 2001).

5. Conclusion

Large spatial and temporal variations in F_s occur in most ecosystems. Two independent, complementary methods are typically used to measure F_s : data from automatic chambers make it possible to estimate the temporal variability in F_s at a fine time scale (hourly); and manual chamber measurements account for spatial variability. On the basis of our results in this study, we recommend combining both methods. Automatic chamber measurements help to determine the best time slot during which to perform manual measurements (i.e. when F_s values averaged over the slot are similar to mean daily F_s), or to correct F_s values averaged over other time slots. Automatic chamber measurements can also help the researcher elaborate empirical equations that can then be used to extrapolate F_s measurements based on continuous records of T_s and SWC . Ideally, automatic chambers should be positioned on the plot to reflect F_s spatial variability. The within-day sampling frequency for automatic measurements can be quite low, depending on the site (every 180 in eucalypt tropical plantation or every 360 minutes in poplar temperate site, according to our results), while still providing accurate estimations of mean daily F_s . This could allow more automatic chambers to be installed at a given site, thus ensuring better coverage of spatial heterogeneity. Manual measurement data should be well distributed throughout the year, to provide reliable data, though time steps can be quite long. Combining both approaches will improve our ability to estimate cumulative soil respiration at the ecosystem scale, a prerequisite for the reliable evaluation of annual carbon budgets in forest soils and for a better understanding of the dynamics of belowground carbon allocation.

Acknowledgments

We are particularly grateful to Caroline Plain and Erwin Dallé for their contribution to data acquisition in the poplar plantation.

Financial support was provided by the Intens&fix Project (ANR-2010-STRA-004-03) and the “Observatoires de Recherche en Environnement sur le Fonctionnement des Écosystèmes Forestiers” (SOERE F-ORE-T, GIP ECOFOR) and, for the eucalypt site, by the EUCFLUX project. The UMR EEF is supported by the French National Research Agency through the Laboratory of Excellence ARBRE (ANR-11-LABX-0002-01).

References

- Adachi, M., Bekku, Y.S., Konuma, A., Kadir, W.R., Okuda, T., Koizumi, H., 2005. Required sample size for estimating soil respiration rates in large areas of two tropical forests and of two types of plantation in Malaysia. *For. Ecol. Manag.* 210, 455–459. doi:10.1016/j.foreco.2005.02.011
- Akinremi, O.O., McGinn, S.M., McLean, H.D.J., 1999. Effects of soil temperature and moisture on soil respiration in barley and fallow plots. *Can. J. Soil Sci.* 79, 5–13.
- Atkin, O., Tjoelker, M.G., 2003. Thermal acclimation and the dynamic response of plant respiration to temperature. *Trends Plant Sci.* 8, 343–351. doi:10.1016/S1360-1385(03)00136-5
- Bahn, M., Janssens, I.A., Reichstein, M., Smith, P., Trumbore, S.E., 2010. Soil respiration across scales: towards an integration of patterns and processes. *New Phytol.* 186, 292–296.
- Baldocchi, D., Tang, J., Xu, L., 2006. How switches and lags in biophysical regulators affect spatial-temporal variation of soil respiration in an oak-grass savanna. *J. Geophys. Res.* 111. doi:10.1029/2005JG000063
- Boden, T.A., Marland, G., Andres, R.J., 2013. Global, Regional, and National Fossil-Fuel CO₂ Emissions.
- Bond-Lamberty, B., Thomson, A., 2010. Temperature-associated increases in the global soil respiration record. *Nature* 464, 579–582. doi:10.1038/nature08930
- Burton, A.J., Pregitzer, K.S., Zogg, G.P., Zak, D.R., 1998. Drought reduces root respiration in sugar maple forests. *Ecol. Appl.* 8, 771–778.
- Campoe, O.C., Stape, J.L., Laclau, J.-P., Marsden, C., Nouvellon, Y., 2012. Stand-level patterns of carbon fluxes and partitioning in a Eucalyptus grandis plantation across a gradient of productivity, in Sao Paulo State, Brazil. *Tree Physiol.* 32, 696–706. doi:10.1093/treephys/tps038
- Christina, M., Laclau, J.-P., Gonçalves, J.L.M., Jourdan, C., Nouvellon, Y., Bouillet, J.-P., 2011. Almost symmetrical vertical growth rates above and

below ground in one of the world's most productive forests. *Ecosphere* 2, art27.
doi:10.1890/ES10-00158.1

Cook, F.J., Orchard, V.A., 2008. Relationships between soil respiration and soil moisture. *Soil Biol. Biochem.* 40, 1013–1018. doi:10.1016/j.soilbio.2007.12.012

Curiel yuste, J., Janssens, I.A., Carrara, A., Ceulemans, R., 2004. Annual Q_{10} of soil respiration reflects plant phenological patterns as well as temperature sensitivity. *Glob. Change Biol.* 10, 161–169. doi:10.1111/j.1529-8817.2003.00727.x

Da Silva, E.V., Bouillet, J.-P., de Moraes Gonçalves, J.L., Junior, C.H.A., Trivelin, P.C.O., Hinsinger, P., Jourdan, C., Nouvellon, Y., Stape, J.L., Laclau, J.-P., 2011. Functional specialization of Eucalyptus fine roots: contrasting potential uptake rates for nitrogen, potassium and calcium tracers at varying soil depths: Functional specialization of Eucalyptus fine roots. *Funct. Ecol.* 25, 996–1006. doi:10.1111/j.1365-2435.2011.01867.x

Davidson, E.A., Belk, E., Boone, R.D., 1998. Soil water content and temperature as independent or confounded factors controlling soil respiration in a temperate mixed hardwood forest. *Glob. Change Biol.* 4, 217–227. doi:10.1046/j.1365-2486.1998.00128.x

Davidson, E.A., Samanta, S., Caramori, S.S., Savage, K., 2012. The Dual Arrhenius and Michaelis–Menten kinetics model for decomposition of soil organic matter at hourly to seasonal time scales. *Glob. Change Biol.* 18, 371–384. doi:10.1111/j.1365-2486.2011.02546.x

Davidson, E.A., Savage, K., Verchot, L.V., Navarro, R., 2002. Minimizing artifacts and biases in chamber-based measurements of soil respiration. *Agric. For. Meteorol., FLUXNET 2000 Synthesis* 113, 21–37. doi:10.1016/S0168-1923(02)00100-4

DeForest, J.L., Noormets, A., McNulty, S.G., Sun, G., Tenney, G., Chen, J., 2006. Phenophases alter the soil respiration–temperature relationship in an oak-dominated forest. *Int. J. Biometeorol.* 51, 135–144. doi:10.1007/s00484-006-0046-7

Denman, K.L., Brasseur, G., Chidthaisong, A., Ciais, P., Cox, P.M., Dickinson, R.E., Hauglustaine, D., Heinze, C., Holland, E., Jacob, D., Lohmann, U., Ramachandran, S., da Silva Dias, P.L., Wofsy, S.C., Zhang, X., 2007. Couplings between changes in the climate system and biogeochemistry - AR4 WGI, in: *Climate Change 2007: The Physical Science Basis. Contribution of Working Group I to the Fourth Assessment Report of the Intergovernmental Panel on Climate Change*. Cambridge University Press, Cambridge, United Kingdom and New Yourk, NY, USA.

Epron, D., 2009. Separating autotrophic and heterotrophic components of soil respiration: lessons learned from trenching and related root-exclusion experiments, in: Kutsch, W.L., Bahn, M., Heinemeyer, A. (Eds.), *Soil Carbon Dynamics*. Cambridge University Press, Cambridge, pp. 157–168.

- Epron, D., Bosc, A., Bonal, D., Freycon, V., 2006. Spatial variation of soil respiration across a topographic gradient in a tropical rain forest in French Guiana. *J. Trop. Ecol.* 22, 565. doi:10.1017/S0266467406003415
- Epron, D., Farque, L., Lucot, É., Badot, P.-M., 1999. Soil CO₂ efflux in a beech forest: dependence on soil temperature and soil water content. *Ann. For. Sci.* 56, 221–226. doi:10.1051/forest:19990304
- Epron, D., Laclau, J.-P., Almeida, J.C.R., Goncalves, J.L.M., Ponton, S., Sette, C.R., DelgadoRojas, J.S., Bouillet, J.-P., Nouvellon, Y., 2012. Do changes in carbon allocation account for the growth response to potassium and sodium applications in tropical *Eucalyptus* plantations? *Tree Physiol.* 32, 667–679. doi:10.1093/treephys/tpr107
- Epron, D., Nouvellon, Y., Roupsard, O., Mouvondy, W., Mabilia, A., Saint-André, L., Joffre, R., Jourdan, C., Bonnefond, J.-M., Berbigier, P., Hamel, O., 2004. Spatial and temporal variations of soil respiration in a *Eucalyptus* plantation in Congo. *For. Ecol. Manag.* 202, 149–160. doi:10.1016/j.foreco.2004.07.019
- Fang, C., Moncrieff, J.B., Gholz, H.L., Clark, K.L., 1998. Soil CO₂ efflux and its spatial variation in a Florida slash pine plantation. *Plant Soil* 205, 135–146.
- Ford, C.R., McGee, J., Scandellari, F., Hobbie, E.A., Mitchell, R.J., 2012. Long- and short-term precipitation effects on soil CO₂ efflux and total belowground carbon allocation. *Agric. For. Meteorol.* 156, 54–64. doi:10.1016/j.agrformet.2011.12.008
- Giardina, C.P., Ryan, M.G., 2002. Total belowground carbon allocation in a fast-growing *Eucalyptus* plantation estimated using a carbon balance approach. *Ecosystems* 5, 487–499. doi:10.1007/s10021-002-0130-8
- Gomez-Casanovas, N., Anderson-Teixeira, K., Zeri, M., Bernacchi, C.J., DeLucia, E.H., 2013. Gap filling strategies and error in estimating annual soil respiration. *Glob. Change Biol.* 19, 1941–1952. doi:10.1111/gcb.12127
- Gonçalves, J.L. de M., Alvares, C.A., Higa, A.R., Silva, L.D., Alfenas, A.C., Stahl, J., Ferraz, S.F. de B., Lima, W. de P., Brancalion, P.H.S., Hubner, A., Bouillet, J.-P.D., Laclau, J.-P., Nouvellon, Y., Epron, D., 2013. Integrating genetic and silvicultural strategies to minimize abiotic and biotic constraints in Brazilian eucalypt plantations. *For. Ecol. Manag., Challenges and opportunities for sustainable management of eucalypt plantations* 301, 6–27. doi:10.1016/j.foreco.2012.12.030
- Grant, R.F., Rochette, P., 1994. Soil microbial respiration at different water potentials and temperatures: theory and mathematical modeling. *Soil Sci. Soc. Am. J.* 58, 1681–1690.

- Hanson, P.J., Edwards, N.T., Garten, C.T., Andrews, J.A., 2000. Separating root and soil microbial contributions to soil respiration: A review of methods and observations. *Biogeochemistry* 48, 115–146. doi:10.1023/A:1006244819642
- Hanson, P.J., Wullschlegel, S.D., Bohlman, S.A., Todd, D.E., 1993. Seasonal and topographic patterns of forest floor CO₂ efflux from an upland oak forest. *Tree Physiol.* 13, 1–15.
- International Energy Agency, 2013. CO₂ emissions from fuel combustion. Organization For Economic, [S.I.].
- Jassal, R.S., Andrew Black, T., Nesic, Z., 2012. Biophysical controls of soil CO₂ efflux in two coastal Douglas-fir stands at different temporal scales. *Agric. For. Meteorol.* 153, 134–143. doi:10.1016/j.agrformet.2011.05.002
- Jassal, R.S., Black, T.A., Novak, M.D., Gaumont-Guay, D., Nesic, Z., 2008. Effect of soil water stress on soil respiration and its temperature sensitivity in an 18-year-old temperate Douglas-fir stand. *Glob. Change Biol.* 14, 1305–1318. doi:10.1111/j.1365-2486.2008.01573.x
- Keith, H., Raison, R.J., Jacobsen, K.L., 1997. Allocation of carbon in a mature eucalypt forest and some effects of soil phosphorus availability. *Plant Soil* 196, 81–99.
- Laclau, J.-P., da Silva, E.A., Rodrigues Lambais, G., Bernoux, M., le Maire, G., Stape, J.L., Bouillet, J.-P., Gonçalves, J.L. de M., Jourdan, C., Nouvellon, Y., 2013. Dynamics of soil exploration by fine roots down to a depth of 10 m throughout the entire rotation in *Eucalyptus grandis* plantations. *Front. Plant Sci.* 4, 243. doi:10.3389/fpls.2013.00243
- Lee, M., Nakane, K., Nakatsubo, T., Mo, W., Koizumi, H., 2002. Effects of rainfall events on soil CO₂ flux in a cool temperate deciduous broad-leaved forest. *Ecol. Res.* 17, 401–409. doi:10.1046/j.1440-1703.2002.00498.x
- Linn, D.M., Doran, J.W., 1984. Effect of water-filled pore space on carbon dioxide and nitrous oxide production in tilled and nontilled soils. *Soil Sci Soc Am J* 48, 1267–1272.
- Lloyd, J., Taylor, J.A., 1994. On the temperature dependence of soil respiration. *Funct. Ecol.* 8, 315–323.
- Maier, M., Schack-Kirchner, H., Hildebrand, E.E., Schindler, D., 2011. Soil CO₂ efflux vs. soil respiration: Implications for flux models. *Agric. For. Meteorol.* 151, 1723–1730. doi:10.1016/j.agrformet.2011.07.006
- Marsden, C., Nouvellon, Y., M'Bou, A.T., Saint-Andre, L., Jourdan, C., Kinana, A., Epron, D., 2008. Two independent estimations of stand-level root respiration on clonal *Eucalyptus* stands in Congo: up scaling of direct measurements on roots versus the trenched-plot technique. *New Phytol.* 177, 676–687. doi:10.1111/j.1469-8137.2007.02300.x
- McCulley, R.L., Boutton, T.W., Archer, S.R., 2007. Soil respiration in a subtropical savanna

Parkland: response to water additions. *Soil Sci. Soc. Am. J.* 71, 820. doi:10.2136/sssaj2006.0303

Nouvellon, Y., Epron, D., Marsden, C., Kinana, A., Maire, G.L., Deleporte, P., Saint-André, L., Bouillet, J.-P., Laclau, J.-P., 2012a. Age-related changes in litter inputs explain annual trends in soil CO₂ effluxes over a full Eucalyptus rotation after afforestation of a tropical savannah. *Biogeochemistry* 111, 515–533. doi:10.1007/s10533-011-9685-9

Nouvellon, Y., Laclau, J.-P., Epron, D., Le Maire, G., Bonnefond, J.-M., Goncalves, J.L.M., Bouillet, J.-P., 2012b. Production and carbon allocation in monocultures and mixed-species plantations of *Eucalyptus grandis* and *Acacia mangium* in Brazil. *Tree Physiol.* 32, 680–695. doi:10.1093/treephys/tps041

Parkin, T.B., Kaspar, T.C., 2004. Temporal variability of soil carbon dioxide flux: effect of sampling frequency on cumulative carbon loss estimation. *Soil Sci. Soc. Am. J.* 68, 1234–1241.

Raich, J.W., Potter, C.S., Bhagawati, D., 2002. Interannual variability in global soil respiration, 1980–94. *Glob. Change Biol.* 8, 800–812. doi:10.1046/j.1365-2486.2002.00511.x

Raich, J.W., Schlesinger, W.H., 1992. The global carbon dioxide flux in soil respiration and its relationship to vegetation and climate. *Tellus B* 44, 81–99. doi:10.1034/j.1600-0889.1992.t01-100001.x

Raich, J.W., Tufekcioglu, A., 2000. Vegetation and soil respiration: correlations and controls. *Biogeochemistry* 48, 71–90.

R Core Team, 2014. R: A Language and Environment for Statistical Computing. R Foundation for Statistical Computing, Vienna, Austria.

Rochette, P., Hutchinson, G.L., 2005. Measurement of soil respiration in situ: chamber techniques. *Micrometeorology Agric. Syst.* 247.

Ruehr, N.K., Knohl, A., Buchmann, N., 2010. Environmental variables controlling soil respiration on diurnal, seasonal and annual time-scales in a mixed mountain forest in Switzerland. *Biogeochemistry* 98, 153–170. doi:10.1007/s10533-009-9383-z

Ryan, M.G., Law, B.E., 2005. Interpreting, measuring, and modeling soil respiration. *Biogeochemistry* 73, 3–27. doi:10.1007/s10533-004-5167-7

Ryan, M.G., Stape, J.L., Binkley, D., Fonseca, S., Loos, R.A., Takahashi, E.N., Silva, C.R., Silva, S.R., Hakamada, R.E., Ferreira, J.M., Lima, A.M.N., Gava, J.L., Leite, F.P., Andrade, H.B., Alves, J.M., Silva, G.G.C., 2010. Factors controlling *Eucalyptus* productivity: How water availability and stand structure alter production and carbon allocation. *For. Ecol. Manag.* 259, 1695–1703. doi:10.1016/j.foreco.2010.01.013

- Savage, K., Davidson, E.A., Richardson, A.D., 2008. A conceptual and practical approach to data quality and analysis procedures for high-frequency soil respiration measurements. *Funct. Ecol.* 22, 1000–1007. doi:10.1111/j.1365-2435.2008.01414.x
- Savage, K.E., Davidson, E.A., 2003. A comparison of manual and automated systems for soil CO₂ flux measurements: trade-offs between spatial and temporal resolution. *J. Exp. Bot.* 54, 891–899. doi:10.1093/jxb/erg121
- Savage, K.E., Davidson, E.A., 2001. Interannual variation of soil respiration in two New England forests. *Glob. Biogeochem. Cycles* 15, 337–350. doi:10.1029/1999GB001248
- Scott-Denton, L., 2003. Spatial and temporal controls of soil respiration rate in a high-elevation, subalpine forest. *Soil Biol. Biochem.* 35, 525–534. doi:10.1016/S0038-0717(03)00007-5
- Scott-Denton, L., Sparks, K.L., Monson, R.K., 2003. Spatial and temporal controls of soil respiration rate in a high-elevation, subalpine forest. *Soil Biol. Biochem.* 35, 525–534. doi:10.1016/S0038-0717(03)00007-5
- Shi, P.-L., Zhang, X.-Z., Zhong, Z.-M., Ouyang, H., 2006. Diurnal and seasonal variability of soil CO₂ efflux in a cropland ecosystem on the Tibetan Plateau. *Agric. For. Meteorol.* 137, 220–233. doi:10.1016/j.agrformet.2006.02.008
- Skopp, J., Jawson, M.D., Doran, J.W., 1990. Steady-state aerobic microbial activity as a function of soil water content. *Soil Sci Soc Am J* 54, 1619–1625.
- Subke, J.-A., Reichstein, M., Tenhunen, J.D., 2003. Explaining temporal variation in soil CO₂ efflux in a mature spruce forest in Southern Germany. *Soil Biol. Biochem.* 35, 1467–1483. doi:10.1016/S0038-0717(03)00241-4
- Tang, J., Baldocchi, D.D., Xu, L., 2005. Tree photosynthesis modulates soil respiration on a diurnal time scale. *Glob. Change Biol.* 11, 1298–1304. doi:10.1111/j.1365-2486.2005.00978.x
- Tan, Z.-H., Zhang, Y.-P., Liang, N., Song, Q.-H., Liu, Y.-H., You, G.-Y., Li, L.-H., Yu, L., Wu, C.-S., Lu, Z.-Y., Wen, H.-D., Zhao, J.-F., Gao, F., Yang, L.-Y., Song, L., Zhang, Y.-J., Munemasa, T., Sha, L.-Q., 2013. Soil respiration in an old-growth subtropical forest: Patterns, components, and controls. *J. Geophys. Res. Atmospheres* 118, 2981–2990. doi:10.1002/jgrd.50300
- Vargas, R., Baldocchi, D.D., Allen, M.F., Bahn, M., Black, T.A., Collins, S.L., Yuste, J.C., Hirano, T., Jassal, R.S., Pumpanen, J., Tang, J., 2010. Looking deeper into the soil: biophysical controls and seasonal lags of soil CO₂ production and efflux. *Ecol. Appl.* 20, 1569–1582. doi:10.1890/09-0693.1

Vincent, G., Shahriari, A., Lucot, E., Badot, P., Epron, D., 2006. Spatial and seasonal variations in soil respiration in a temperate deciduous forest with fluctuating water table. *Soil Biol. Biochem.* 38, 2527–2535. doi:10.1016/j.soilbio.2006.03.009

Xu, M., Qi, Y., 2001. Soil-surface CO₂ efflux and its spatial and temporal variations in a young ponderosa pine plantation in northern California. *Glob. Change Biol.* 7, 667–677.

Yan, J., Wang, Y., Zhou, G., Zhang, D., 2006. Estimates of soil respiration and net primary production of three forests at different succession stages in South China. *Glob. Change Biol.* 12, 810–821. doi:10.1111/j.1365-2486.2006.01141.x

Yim, M.H., Joo, S.J., Shutou, K., Nakane, K., 2003. Spatial variability of soil respiration in a larch plantation: estimation of the number of sampling points required. *For. Ecol. Manag.* 175, 585–588. doi:10.1016/S0378-1127(02)00222-0

Annexe 5. Production de biomasse aérienne ligneuse dans des monocultures de robinier et peuplier, données de la littérature. n.c. indique que les informations n'ont pas été communiquées dans la publication.

Espèce (clone ou variété)	Localisation	Densité (tiges ha ⁻¹)	Age (ans)	Traitement (irrigation, fertilisation)	Production biomasse ligneuse (Mg ha ⁻¹ an ⁻¹)	Référence
<i>Robinia pseudoacacia</i> (Nyírségi)	Hongrie	6 667	3	n.c.	2.4	(Rédei et al., 2011)
			5		5.7	
			7		6.7	
<i>Robinia pseudoacacia</i>	Allemagne (Lower Lusatian)	9200	2 (1 ^e rotation)	Chaux et N, P, K avant plantation	3.1	(Quinkenstein et al., 2012)
<i>Robinia pseudoacacia</i>	Italie (Fubine)	1 500	5	n.c.	6.6	(Facciotto et al., 2009)
<i>Robinia pseudoacacia</i>	Allemagne (Brandenburg)	9 200	6 (1 ^e rotation)	Non fertilisé	1.3	(Kanzler et al., 2015)
<i>Robinia pseudoacacia</i>	USA (Kansas)	3 086	3 (1 ^e rotation)	n.c.	2.9	(Geyer, 2006)
<i>Robinia pseudoacacia</i>	Allemagne (Jänschwalde)	10 929	3 (3 ^e rotation)	N, P, K	7.6	(Grünewald et al., 2009)
			3 (2 ^e rotation)		6.9	
	Allemagne (Sedlitz)	8 736	4 (1 ^e rotation)	Non fertilisé	3.1	
<i>Populus</i> sp.	Italie (Ottobiano)	1 666	5	Non fertilisé	5.0	(Facciotto et al., 2009)
				N	7.9	
<i>Populus</i> sp.	Allemagne (Laage)	22 000	n.c.	Non irrigué, non fertilisé	23.9	(Njakou Djomo et al., 2015)
	Allemagne (Nochten)	2971	3	Non irrigué, non fertilisé	2.8	

Annexe 5. (suite)

Espèce (clone ou variété)	Localisation	Densité (tiges ha ⁻¹)	Age (ans)	Traitement (irrigation, fertilisation)	Production biomasse ligneuse (Mg ha ⁻¹ an ⁻¹)	Référence
<i>P. trichocarpa</i> × <i>P. deltoides</i> (Beaupré, Boelare, Hazendans, Hoogvorst, Raspalje et Unal)	Belgique (Boom)	10 000	3 (1 ^e rotation)	Non irrigué, non fertilisé	16	(Dillen et al., 2013)
			3 (2 ^e rotation)		4	
			4 (4 ^e rotation)		1.5	
			3 (1 ^e rotation)		7	
			3 (2 ^e rotation)		11	
<i>P. deltoides</i> × <i>P. nigra</i> (Gaver, Gibecq et Primo)			4 (4 ^e rotation)		10	
<i>P. nigra</i> × <i>P. maximowiczii</i> (Max -4)	Etats-Unis (Tully, NY)		4	Non fertilisé	13	(Kopp et al., 2001)
				N,P,K	10	
<i>Populus</i> sp. (Hybride 275)	Allemagne (Jänschwalde)	10 929	3 (3 ^e rotation)	N, P, K	2.6	(Grünwald et al., 2009)
			3 (2 ^e rotation)		4	
<i>P. trichocarpa</i> × <i>P. deltoides</i> (Boelare)	Angleterre (Long Ashton)	10 000	4 (2 ^e rotation)	Non irrigué	13.6	(Armstrong et al., 1999)
<i>P. trichocarpa</i> × <i>P. deltoides</i> (Beaupré)		2 500	2 (1 ^e rotation)		6.6	
<i>P. trichocarpa</i> × <i>P. deltoides</i> (Beaupré)	France (Normandie)	2000	8 (1 ^e rotation)	P, N	11.1	(Berthelot et al., 2000)
<i>P. trichocarpa</i> × <i>P. deltoides</i>	USA (Washington)	n.c.	4 (1 ^e rotation)	Irrigué et fertilisé (N)	27 - 28	(Heilman and Stettler, 1986)

Annexe 5. (suite)

Espèce (clone ou variété)	Localisation	Densité (tiges ha ⁻¹)	Age (ans)	Traitement (irrigation, fertilisation)	Production biomasse ligneuse (Mg ha ⁻¹ an ⁻¹)	Référence
<i>P. trichocarpa</i> × <i>P. deltoides</i> (11-11)	USA (Washington)	10 000	4 (1 ^e rotation)	Irrigué	35	(Scarascia-Mugnozza et al., 1997)
<i>P. deltoides</i> × <i>P. nigra</i> (Dorskamp)	France (Saint-Usage)	1428	4-5 ans	Non irrigué, non fertilisé	6.3	(Bastien et al., 2015)
	France (Echigey)	1428	4-5 ans	Non irrigué, non fertilisé	5.8	
	France (La Brosse Montceaux)	1428	4-5 ans	Non fertilisé, non irrigué	4.3	

Annexe 6.

FORUM

INTRODUCTION D'ESPÈCES FIXATRICES D'AZOTE AU SEIN DE PLANTATIONS À COURTE ROTATION

CÉCILIA GANA

CONTEXTE

La biomasse végétale pourrait représenter une option écologiquement et économiquement satisfaisante comme combustible de substitution aux énergies fossiles. L'utilisation de la biomasse ligneuse semble présenter plus d'avantages que celle issue d'herbacées (elle nécessite moins d'intrants lors de sa production et présente des taux de cendres et de résidus après combustion moins élevés). La demande en bois énergie augmente mais ne pourra pas être entièrement satisfaite par la mobilisation des ressources forestières traditionnelles disponibles. L'intensification de la production de bois passe donc à la fois par une extension des surfaces plantées et par l'adoption de pratiques sylvicoles permettant d'assurer le maintien à long terme de la fertilité des sols à moindre coût.

En complément des forêts gérées de manière traditionnelle, la production de biomasse ligneuse peut être assurée par l'intermédiaire de plantations dédiées, en taillis à rotations très courtes (TTCR) ou courtes (TCR), souvent 2 à 7 ans, composées d'espèces à croissance très rapide comme le Peuplier, le Saule, l'Eucalyptus ou le Robinier. Cependant, le manque d'information concernant la conduite de ces plantations de façon à optimiser la production de biomasse et le maintien de la fertilité à long terme est un frein sévère à leur développement en Europe (Marron, 2011). Ces plantations sont souvent établies sur des sites pauvres en nutriments, les terres plus riches étant réservées en priorité à l'agriculture à des fins alimentaires. De plus, l'exportation fréquente de bois hors de la plantation, par rapport à un peuplement forestier traditionnel et l'utilisation d'espèces à croissance rapide, très gourmandes en nutriments et notamment en azote, comme le Peuplier, peut entraîner un appauvrissement du milieu et un déclin rapide de la productivité (Berthelot *et al.*, 2000). La fertilisation n'est pas une solution économiquement et écologiquement viable à long terme et des solutions alternatives doivent être développées pour minimiser les besoins en intrants chimiques (notamment en fertilisants), sans brider les potentialités de croissance des espèces.

L'utilisation d'espèces capables de fixer l'azote atmosphérique, telles que l'Aulne (*Alnus* sp.), l'Acacia (*Acacia* sp.) ou le Robinier (*Robinia* sp.), peut être un moyen de minimiser les besoins en intrants. L'intégration d'espèces d'arbres fixateurs d'azote atmosphérique en mélange avec les espèces à croissance rapide est une option déjà explorée dans de nombreuses régions du monde, en particulier en zone intertropicale.

En Europe, ce type de mélange d'espèces est très peu répandu. L'intérêt de l'espèce fixatrice n'est pas uniquement de procurer de l'azote au système mais également de concourir à la production de biomasse totale de la plantation en utilisant des essences productives comme le Robinier. Néanmoins,

CÉCILIA GANA

les modifications des statuts hydrique et azoté du sol, et les interactions interspécifiques (phénomènes de facilitation et de compétition pour les ressources édaphiques) sont susceptibles de modifier fortement (par rapport aux plantations pures) la production de biomasse et sa répartition entre les compartiments aérien et souterrain. Une analyse du comportement des espèces en mélange est nécessaire de façon à évaluer la pertinence de ce type de plantation mixte à des fins de production de biomasse sous climat tempéré.

OBJECTIFS

L'objectif de cette étude est d'évaluer l'impact du mélange Peuplier et Robinier sur l'allocation de biomasse dans la plantation. La croissance des plantes est intimement liée aux gains et à l'allocation du carbone et de l'azote dans le système. Au sein du mélange, l'apport d'azote résultant de l'introduction d'une légumineuse et les interactions interspécifiques (facilitation, complémentarité pour les ressources : lumière, eau, nutriments) pourraient améliorer la production primaire et modifier le ratio entre le carbone alloué aux parties aériennes et celui alloué aux parties racinaires.

Nos hypothèses sont que, dans le mélange :

- la présence du Robinier améliore le statut azoté du Peuplier,
- la quantité de biomasse est supérieure dans le mélange, avec une augmentation de la fraction du carbone assimilé, alloué vers les parties aériennes.

Le sujet s'inscrit dans le projet Intens&fix (2011-2014) soutenu par le programme SYSTERRA de l'ANR et coordonné par l'UMR Eco&Sols de Montpellier.

MATÉRIEL ET MÉTHODES

Présentation du site

Le site étudié se situe en région Centre, à Saint-Cyr-en-Val. La moyenne des températures (pour la période 2011-2012) est de 11 °C et la pluviométrie moyenne annuelle est de 620 mm. Le sol est de type sablo-limoneux (70 % sable, 20 % limon, 10 % argile). Sur l'horizon 0-20 cm, la teneur en azote total est de 0,7 g/kg, la teneur en matière organique de 14,5 g/kg, le C/N est de 11,9 et le pH de 5,5. La plantation comporte deux blocs. Chaque bloc est constitué d'une parcelle unitaire (PU) de Robiniers purs (*Robinia pseudoacacia*, variété Nyirzeg), d'une PU de Peupliers purs (*Populus × euramericana*, clone Dorskamp) et d'une PU de mélange des deux espèces, plantées au printemps 2011. La densité est d'environ 1400 tiges/ha.

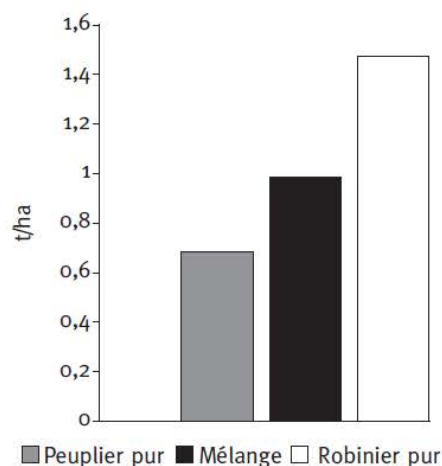
Estimation des biomasses

Un abattage de 32 arbres a eu lieu en janvier 2013 (avant la 3^e saison de croissance) : huit par espèce et par traitement. Les arbres abattus ont été sélectionnés proportionnellement à leur contribution à la surface terrière de la plantation. Les parties aériennes et racinaires, récoltées dans leur intégralité, ont été séchées puis pesées afin d'obtenir la biomasse aérienne et racinaire de chaque arbre abattu. Des relations allométriques ont été établies et appliquées sur 252 arbres situés au centre de chaque PU.

RÉSULTATS ET DISCUSSION

FIGURE 1

MASSE SÈCHE AÉRIENNE DE CHACUNE DES MONOCULTURES ET DU MÉLANGE DES DEUX ESPÈCES À L'ÂGE DE 2 ANS



Le Peuplier bénéficie probablement de l'effet de facilitation due à la présence du Robinier. L'augmentation du stock global d'azote dans le milieu résultant de la fixation d'azote par rhizobium associé au Robinier s'effectue *via* le retour au sol des litières de Robinier et le turnover de ses racines. Ainsi, la croissance des parties aériennes du Peuplier en mélange, stimulée par l'apport d'azote, pourrait se faire au détriment du développement des parties racinaires. Cependant, l'augmentation de biomasse des peupliers dans le mélange ne compense pas la diminution de biomasse des robiniers (par rapport à celle des monocultures) (figure 1, ci-dessus). Ces derniers semblent être affectés par la compétition interspécifique.

Par ailleurs, la production annuelle sur la station reste très faible : 0,35 tonne de matière sèche (MS) par hectare et par an pour le Peuplier, 0,75 pour le Robinier et 0,5 dans le mélange. Au moment de la récolte, les TCR de Peuplier produisent en moyenne 10 à 12 tonnes MS/ha/an et les TCR de Robinier 8 à 10 tonnes MS/ha/an. Ceci peut s'expliquer en partie par le fait que la plantation est seulement âgée de 2 ans. Or, la dynamique de croissance d'un TCR est exponentielle au cours d'une rotation (5 à 7 ans). L'accroissement annuel en biomasse devrait donc augmenter jusqu'en fin de rotation. Néanmoins, l'azote n'est peut-être pas le seul facteur limitant dans cette plantation ; par exemple, l'eau peut être une ressource limitante en période estivale (notamment de juillet à août pour l'année 2012, où les teneurs en eau du sol dans l'horizon 0-50 cm étaient d'environ 10 %). De plus, la présence d'une strate herbacée, difficile à maîtriser peut entraîner une compétition importante avec ces jeunes arbres vis-à-vis des nutriments et de la ressource en eau du sol. De faibles productions ont déjà été constatées sur un dispositif jouxtant ce site, dues en majeure partie à une disponibilité en eau faible (Toillon *et al.*, 2013).

CONCLUSION ET PERSPECTIVES

Dans la plantation mixte de Saint-Cyr-en-Val, la compétition interspécifique est probablement moins intense que la compétition intraspécifique pour le Peuplier. Celui-ci semble bénéficier de cette

CÉCILIA GANA

diminution de compétition dans le mélange. À l'inverse, le Robinier semble être fortement affecté par la compétition interspécifique.

Les mesures vont se poursuivre dans les années à venir, de manière à confirmer cette tendance. Un marquage au ^{15}N a été réalisé et permettra de définir la quantité d'azote fixée par le Robinier et d'affirmer ou non si le statut azoté du Peuplier est amélioré dans le mélange. Des mesures d'échanges gazeux foliaires sont effectuées à chaque saison de végétation et permettront de déterminer si les capacités photosynthétiques des peupliers sont améliorées ou non dans le mélange. Des indices de voisinage vont être calculés (grâce à un suivi de croissance) et permettront de définir le type d'interaction présent au sein de la plantation. Par ailleurs, il serait intéressant de tester les effets de ce mélange sous différentes conditions pédoclimatiques.

Cécilia GANA

UMR 1137 – Écologie et écophysiologie forestières

UNIVERSITÉ DE LORRAINE

FACULTÉ DES SCIENCES ET TECHNOLOGIES

Boulevard des Aiguillettes BP 70239

F-54506 VANDŒUVRE-LÈS-NANCY CEDEX

et

INRA Centre de Nancy-Lorraine

F-54280 CHAMPENOUX

(cecilia.gana@nancy.inra.fr)

Encadrants :

Daniel EPRON — UMR 1137 — Écologie et écophysiologie forestières — Université de Lorraine, Faculté des Sciences et Technologies — Boulevard des Aiguillettes, BP 70239 — F-54506 VANDŒUVRE-LÈS-NANCY CEDEX ; INRA Centre de Nancy-Lorraine — F-54280 CHAMPENOUX (daniel.epron@univ-lorraine.fr)

Nicolas MARRON — UMR 1137 — Écologie et écophysiologie forestières — INRA Centre de Nancy-Lorraine — F-54280 CHAMPENOUX ; Université de Lorraine, Faculté des Sciences et Technologies — Boulevard des Aiguillettes, BP 70239 — F-54506 VANDŒUVRE-LÈS-NANCY CEDEX (nicolas.marron@nancy.inra.fr)

BIBLIOGRAPHIE

- BERTHELOT (A.), RANGER (J.), GELHAYE (D.). — Nutrient uptake and immobilization in a short-rotation coppice stand of hybrid poplars in north-west France. — *Forest Ecology and Management*, vol. 128, 2000, pp. 167-179.
- MARRON (N.). — Réduction des coûts et amélioration de l'efficacité de la filière taillis à courte rotation : le projet franco-allemand « CREFF ». — *Revue forestière française*, vol. LXIII, n° 2 spécial « Ateliers REGEFOR 2009. La forêt face aux défis énergétiques », 2011, pp. 229-234.
- TOILLON (J.), FICHOT (R.), DALLE (E.), BERTHELOT (A.), BRIGNOLAS (F.), MARRON (N.). — Planting density affects growth and water-use efficiency depending on site in *Populus deltoides* x *P. nigra*. — *Forest Ecology and Management*, vol. 304, 2013, pp. 345-354.

Croissance, production et acquisition de l'azote chez le peuplier et le robinier en plantations à courte rotation monospécifiques et mélangées

Résumé : Les taillis à courte rotation (TCR) permettent de produire de la biomasse ligneuse, alternative aux combustibles fossiles. L'intégration d'espèces d'arbres fixateurs d'azote atmosphérique en mélange avec les essences à croissance rapide peut être un moyen de limiter le risque d'appauvrissement des sols dans les TCR. Le succès d'un tel mélange va dépendre des interactions entre les deux espèces : facilitation, compétition ou complémentarité pour la lumière et les ressources du sol (eau, nutriments). L'objectif de cette étude était d'évaluer l'impact du mélange peuplier / robinier, sur la croissance, la production de biomasse et l'acquisition de l'azote d'une plantation à courte rotation. Un dispositif instrumenté composé de monocultures de peuplier et robinier et le mélange des deux espèces a été étudié pendant quatre ans. La quantification répétée des biomasses aériennes et souterraines associée au suivi des dimensions des arbres a permis de mettre en évidence que la présence des robiniers n'avait pas d'influence sur la croissance, la production et l'allocation de biomasse des peupliers à l'échelle de l'arbre comme à l'échelle du peuplement. En revanche, les robiniers souffraient de la compétition interspécifique : mortalité augmentée, croissance et production de biomasse diminuée. De plus, une approche isotopique (^{15}N) couplée à l'analyse des minéralomasses a montré que les teneurs en azote des robiniers dans le mélange étaient plus faibles que dans la monoculture dues à une fixation de l'azote atmosphérique réduite. Le stock global d'azote dans le milieu était comparable dans les mélanges et les monocultures de chaque espèce. Le mélange n'a pas montré d'intérêt sur la période d'étude en raison notamment des conditions pédoclimatiques inappropriées (en particulier pour le robinier) et d'une incompatibilité entre les deux espèces sur ce site.

Mots clés : Plantation à courte rotation, Biomasse, Carbone, Peuplier, Mélange d'espèces, Azote, Marquage isotopique

Growth, production and nitrogen uptake of poplar and black locust in monospecific and mixed short rotation plantations

Abstract: Biomass from short rotation coppice (SRC) plantations may help reducing fossil fuel consumption. The development of mixed-species plantations, introducing a nitrogen-fixing species could be a solution to reduce the risk of fertility decline in SRC. Nevertheless, the success or failure of the mixture will depend on the competition and complementarity processes, for light and soil resources (water and nutrients), between both species. The objectives of this study were to determine the impact of a mixture of poplar and black locust, on growth, biomass production and nitrogen uptake in the plantation. Instrumented monocultures and mixed plantations of both species have been studied during four years. Repeated above- and belowground biomass estimations associated with tree dimension monitoring have shown that the presence of black locust affected neither growth, nor biomass production and allocation of poplar trees both at tree and plot level. On the other hand, the black locusts trees suffered from interspecific competition: high mortality, decrease in growth and biomass production. Moreover, an isotopic approach (^{15}N) coupled with mineralomass analyses allowed to highlight that nitrogen concentration in black locust trees in the mixture was lower than in the monoculture due to a reduction of the percentage of nitrogen derived from atmospheric fixation. The total nitrogen contents were close in the mixture and in the monocultures of each species. No advantage of the mixture was found during the study period because of inappropriate pedoclimatic conditions (especially for the black locust) and incompatibility between both species on this site.

Keywords: Short rotation plantation, Biomass, Carbon, Poplar, Species mixture, Nitrogen, Labelling experiment