



HAL
open science

Production de biomasse et quantification des flux d'azote dans une plantation mixte d'Eucalyptus urophylla x grandis et d'Acacia mangium au Congo

Sogni Viviane Tchichellé

► To cite this version:

Sogni Viviane Tchichellé. Production de biomasse et quantification des flux d'azote dans une plantation mixte d'Eucalyptus urophylla x grandis et d'Acacia mangium au Congo. Sylviculture, foresterie. Université de Lorraine, 2016. Français. NNT : 2016LORR0115 . tel-01453408

HAL Id: tel-01453408

<https://theses.hal.science/tel-01453408>

Submitted on 2 Feb 2017

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

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



AVERTISSEMENT

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

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

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

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

LIENS

Code de la Propriété Intellectuelle. articles L 122. 4

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

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

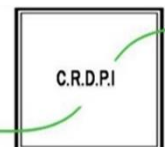
<http://www.culture.gouv.fr/culture/infos-pratiques/droits/protection.htm>



UNIVERSITÉ
DE LORRAINE



EEF
Ecologie et Ecophysiologie
Forestières
UMR INRA - UL 1137



THESE

Présentée et soutenue publiquement pour l'obtention du titre de

DOCTEUR DE L'UNIVERSITE DE LORRAINE

Spécialité : **Biologie Végétale et Forestière**

Par

Sogni Viviane TCHICHELLE

**Production de biomasse et quantification des flux d'azote dans une plantation mixte
d'*Eucalyptus urophylla x grandis* et d'*Acacia mangium* au Congo.**

20 Septembre 2016

JURY :

Bernard AMIAUD, Professeur, Université de Lorraine, **Président du jury**

Jean-Paul LACLAU, Chercheur, CIRAD, Montpellier, **Rapporteur**

Philippe BINET, Chercheur, Université de Bourgogne Franche-Comté, **Rapporteur**

Jérôme NGAO, Chercheur INRA, Clermont-Ferrand, **Examineur**

Lydie-Stella KOUTIKA, Chercheur CRDPI, Pointe-Noire, **Encadrante de thèse**

Daniel EPRON, Professeur, Université de Lorraine, **Directeur de thèse**

UMR 1137 EEF, Campus Aiguillettes - BP 70239 - 54506 VANDOEUVRE LES NANCY

CRDPI, BP : 1291, Pointe-Noire, République du Congo

*« Si tu sais méditer, observer et connaître
Sans jamais devenir sceptique ou destructeur ;
Rêver, mais sans laisser ton rêve être ton maître,
Penser, sans n'être qu'un penseur ;
Si tu peux être dur sans jamais être en rage,
Si tu peux être brave et jamais imprudent,
Si tu sais être bon, si tu sais être sage
Sans être moral ni pédant ;*

*Si tu peux rencontrer Triomphe après Défaite
Et recevoir ces deux menteurs d'un même front,
Si tu peux conserver ton courage et ta tête
Quand tous les autres les perdront,
Alors les Rois, les Dieux, la Chance et la Victoire
Seront à tout jamais tes esclaves soumis
Et, ce qui est mieux que les Rois et la Gloire,
Tu seras un homme, mon fils. »*

Rudyard Kipling, Si, 1865-1936.

*« Recommande ton sort en l'Éternel,
Mets en Lui ta confiance et IL agira »*

Psaume 37:5

DÉDICACES

*À la mémoire de ma sœur aînée Laetitia TCHICHELLÉ,
qui a toujours cru en moi et dont l'affection n'a pas cessé de m'accompagner.*

À la mémoire de mes grands-parents,

Robert Stéphane TCHICHELLÉ

et Hélène SIMBA,

Zéphirin MOE-POUATY

et Marie Romaine EKOUYA POATY,

dont les parcours professionnels ont été pour moi, une réelle source d'inspiration.

À mes parents,

Evelyne et François TCHICHELLÉ,

*des modèles d'honnêteté et de rigueur que je ne me laisserai pas
de suivre. Trouvez dans ce travail l'honneur qui vous ai dû,
l'expression de ma profonde gratitude et le fruit des efforts que
vous avez fournis pour mon éducation.*

A mes autres aînés,

Elena, Zeph et Germain TCHICHELLÉ,

qui sont pour moi des exemples de droiture et de courage.

À mes neveux et à mes nièces

dont le sourire et l'amour sont pour moi une force.

REMERCIEMENTS

Je remercie le président du jury, le Professeur Bernard Amiaud, ainsi que tous les autres membres du jury de m'avoir honorés de leur présence et d'avoir accepté de faire partie de ce jury. Merci pour vos remarques et vos suggestions intéressantes.

Mes sincères remerciements s'adressent au Professeur Daniel Epron, qui a été pour moi un directeur de thèse attentif et disponible. Ses conseils et sa rigueur scientifique ont été et resteront des moteurs de ma future carrière professionnelle.

Ces remerciements s'adressent aussi à Madame Lydie-Stella Koutika et Monsieur Louis Mareschal pour leur encadrement scientifique qui m'a été d'une grande importance.

Je n'oublie certainement pas tous mes collègues de l'UMR EEF à Nancy et ceux du CRDPI à Pointe-Noire. Votre compagnie m'a permis de développer un esprit d'équipe ; vous m'avez appris à m'adapter à toutes les situations ou conditions de travail, dans la bonne humeur. Merci également à l'équipe du CRCRT, avec qui j'ai eu l'occasion de collaborer à Pointe-Noire.

Je n'oublie pas tous les membres de ma famille, mes oncles, mes tantes, mes cousins et mes cousines ainsi que tous mes amis, pour leur soutien multiforme.

Une chaleureuse pensée à toi, mon tendre Vivien, pour tes conseils, tes encouragements ininterrompus et la volonté avec laquelle tu me rappelais qu'il fallait absolument que je tienne bon, jusqu'au bout, et toujours. Tu étais déjà là au tout début de mon cursus, tu m'as accompagné et m'a supporté durant, et aujourd'hui encore, tu me soutiens. Merci du fond du cœur pour ta patience.

J'adresse enfin ma profonde gratitude à tous ceux dont je n'ai cité les noms mais qui ont contribué au bon déroulement, à la réalisation et à l'aboutissement de ce travail.

MATONDO MINGUI

TABLE DES MATIERES

| | |
|---|----|
| 1. INTRODUCTION | 1 |
| 1.1 Les plantations à vocation industrielle..... | 2 |
| 1.1.1 Les plantations forestières | 2 |
| 1.1.2 Exportation des éléments nutritifs | 3 |
| 1.2 Interactions intra et inter spécifiques | 6 |
| 1.3 Les espèces fixatrices d'azote..... | 9 |
| 1.3.1 La fixation symbiotique de l'azote | 10 |
| 1.3.2 Effets de l'introduction des espèces fixatrices d'azote sur la croissance des arbres..... | 11 |
| 1.3.3 Effets de l'introduction d'une espèce fixatrice d'azote sur le sol..... | 13 |
| 1.4 Dynamique de l'azote dans le sol | 14 |
| 1.5 Contexte de l'étude et objectifs de la thèse..... | 17 |
| 2. MATERIEL ET METHODES | 20 |
| 2.1 Présentation du site..... | 20 |
| 2.1.1 Localisation et climat..... | 20 |
| 2.1.2 Sols | 21 |
| 2.1.3 Espèces végétales | 22 |
| 2.1.4 Dispositif expérimental..... | 23 |
| 2.2 Méthodes d'échantillonnage | 25 |
| 2.2.1 Croissance du peuplement, production de biomasse et effet du voisinage | 25 |
| 2.2.2 Indice de voisinage..... | 29 |
| 2.2.3 Fixation symbiotique et transfert de l'azote | 30 |
| 2.2.4 Dynamique de l'azote dans la litière | 32 |
| 2.2.5 Suivi de la minéralisation de l'azote du sol..... | 34 |
| 2.2.6 Accumulation de l'azote dans les fractions de la matière organique..... | 35 |
| 2.3 Analyses chimiques..... | 36 |
| 2.4 Analyses statistiques..... | 37 |
| 3. RESULTATS ET DISCUSSION | 38 |
| 3.1 Production de biomasse et modification des relations de voisinage | 38 |
| 3.1.1 Croissance et production de biomasse | 38 |
| 3.1.2 Effet du voisinage sur les arbres | 44 |
| 3.1.3 Discussion..... | 46 |
| 3.2 L'azote dans le peuplement | 47 |

| | | |
|-------|---|----|
| 3.2.1 | Minéralomasse azotée aérienne et racinaire | 47 |
| 3.2.2 | Fixation de l'azote atmosphérique et transfert de l'azote fixé..... | 51 |
| 3.2.3 | Discussion..... | 51 |
| 3.3 | Stocks d'azote dans le sol..... | 53 |
| 3.3.1 | Apport d'azote par les litières aériennes..... | 53 |
| 3.3.2 | Rémanents d'exploitation et stock d'azote dans la litière au sol..... | 54 |
| 3.3.3 | Discussion..... | 54 |
| 3.4 | Dynamique de l'azote dans les fractions de la matière organique du sol..... | 57 |
| 3.4.1 | Fin de première rotation de 7 ans | 57 |
| 3.4.2 | Deux ans après le début de la deuxième rotation | 57 |
| 3.4.3 | Dynamique de l'azote dans les fractions MOg, MOf et OM | 58 |
| 3.4.4 | Discussion..... | 59 |
| 3.5 | Minéralisation de l'azote du sol | 65 |
| 3.5.1 | Contenu et production d'azote minéral dans le sol | 65 |
| 3.5.2 | Discussion..... | 67 |
| 4. | DISCUSSION GENERALE | 69 |
| 5. | CONCLUSION ET PERSPECTIVES | 76 |
| 6. | REFERENCES BIBLIOGRAPHIQUES | 78 |
| | ANNEXES..... | 86 |
| | RESUME..... | 89 |
| | ABSTRACT..... | 90 |

LISTE DES FIGURES

- Figure 1** Précipitations moyennes mensuelles de la zone de Pointe-Noire entre 2002 et 2014. Les zones encadrées en vert représentent la saison des pluies et en rouge la saison sèche. Les barres verticales représentent l'écart-type entre les années (source ASECNA Pointe-Noire, 2015).21
- Figure 2** Plan de l'essai Intens&Fix et dispositif expérimental : répartition des traitements étudiés dans les cinq blocs de la plantation (traitement pur d'acacia, 100A ; traitement pur d'eucalyptus 100E et traitement mixte 50A50E)24
- Figure 3** Dispositif de prélèvement des racines fines (zone rouge), moyennes (zone grise, quart de l'espace de Voronoï), et de toutes les grosses racines de l'arbre échantillonné. Positionnement des bacs à litière aérienne entre deux arbres. Zones de prélèvement des sols pour le fractionnement de la matière organique, les arbres étant choisis aléatoirement.33
- Figure 4** Représentation schématique de l'échantillonnage du sol dans le traitement mixte (50A50E) et positionnement des carottes de sol incubées (schéma tiré de Tchichellé et al. 2017).34
- Figure 5** Croissance moyenne annuelle en hauteur (A), en diamètre (B) et en volume (D^2H) des deux espèces dans les traitements purs d'acacia (100A) et d'eucalyptus (100E) et dans le traitement mixte (50A50E) de la plantation. En bleu la croissance des acacias et en rouge celle des eucalyptus. L'effet du traitement (T) pur ou mixte sur la croissance des deux espèces a été testé pour les différentes années de mesure. L'effet du traitement T (ANOVA) est significatif à 5% (*), 1% (**) ou 0.1% (***), (ns) indique un effet du traitement non significatif.....40
- Figure 6** Masses sèches des chutes de litières cumulées de juin 2013 à mars 2014 dans les traitements purs d'acacia (100A) et d'eucalyptus (100E), et, dans le traitement mixte (50A50E). Pour chaque traitement, des lettres différentes indiquent des différences significatives entre les traitements T (test HSD de Tuckey) au risque de 5% lorsque l'effet traitement T (ANOVA) est significatif à 5% (*), 1% (**) ou 0.1%(***). Les barres verticales indiquent les erreurs standards entre les blocs (n = 5).42
- Figure 7** Production primaire nette aérienne (ANPP) : variation de la biomasse des branches ($dB_{branches}$), des feuilles ($dB_{feuilles}$), des écorces ($dB_{écorces}$), du bois (dB_{bois}) et chute annuelle de litière aérienne dans les traitements purs d'acacia (100A) et d'eucalyptus (100E) et dans le traitement mixte (50A50E) (Histogramme A). La contribution de chacune des espèces dans le traitement mixte a été décomposée (Histogramme B). Les barres verticales indiquent l'erreur standard entre les blocs (n=5).43
- Figure 8** Logarithme de l'accroissement de la surface terrière d'un arbre en fonction du logarithme de son indice de voisinage pour l'acacia et l'eucalyptus dans les traitements purs (100A, 100E) et dans le traitement mixte (50A50E). Les pentes des droites et les coefficients de corrélation (r^2) sont indiqués dans le tableau 4.45

Figure 9 Apport annuel d'azote par les chutes de litière cumulées de juin 2013 à mars 2014, dans les traitements purs (100A, 100E) et mixte (50A50E). Les barres verticales indiquent l'erreur standard entre les blocs (n = 5). Pour chaque espèces et chaque traitement les lettres différentes indiquent des différences significatives entre les traitements (test HSD de Tuckey) au risque de 5% lorsque l'effet traitement T (ANOVA) est significatif à 5% (*), 1% (**) ou 0.1%(***).53

Figure 10 Apport d'azote par les rémanents d'exploitation avant l'installation de la nouvelle rotation (A). Masse sèche (B) et stock d'azote dans la litière au sol en fin de première rotation et à un an de seconde rotation (C). Les barres verticales indiquent l'erreur standard entre les blocs (n=3). Pour chaque année l'effet du traitement (T) indique les différences significatives entre les traitements (test HSD de Tuckey) au risque de 5% lorsque l'effet traitement (ANOVA) est significatif à 5% (*), 1% (**) ou 0.1% (***), (ns) indique un effet traitement non significatif.56

Figure 11 Teneur en azote (Nf) des fractions grossière MOg (4000 – 250 µm), fine MOf (250 – 50 µm) de la MOS et de la fraction organo-minérale OM (0 - 50 µm) à la fin de la première rotation (R1) et à 2 ans de la seconde rotation (R2). Pour chaque année et pour chaque fractions de la MOS, les lettres a, b et c indiquent les différences significatives entre les traitements 100A, 50A50E et 100E au risque 5%.62

Figure 12 Pourcentage d'azote du sol total (Nf_{sol}) dans les fractions grossière MOg (4000 – 250 µm), fine MOf (250 – 50 µm) de la MO et de la fraction organo-minérale OM (0 - 50 µm) à la fin de la première rotation (R1) et à 2 ans de la seconde rotation (R2). Pour chaque année et pour chaque fractions de la MOS, les lettres a, b et c indiquent les différences significatives entre les traitements 100A, 50A50E et 100E au risque 5%.63

Figure 13 Contribution azotée (Nsol) des fractions grossière MOg (4000 – 250 µm), fine MOf (250 – 50 µm) de la MO et de la fraction organo-minérale OM (0 - 50 µm) dans le sol total à la fin de la première rotation (R1) et à 2 ans de la seconde rotation (R2). Pour chaque année et pour chaque fractions de la MOS, les lettres a, b et c indiquent les différences significatives entre les traitements 100A, 50A50E et 100E au risque 5%.64

Figure 14 Température et pluviométrie mensuelles (A); teneur en azote minéral (B) et minéralisation nette de l'azote dans la couche 0 – 20 cm du sol (C). Les erreurs standards sont indiquées par les barres verticales.66

Figure 15 Production nette cumulée de N-NH₄⁺ (A), N-NO₃⁻ (B) dans les traitements purs (100A, 100E) et dans les traitements mixtes (50A50E). L'erreur standard entre les blocs est indiquée par les barres verticales (n = 3).67

LISTE DES TABLEAUX

Tableau 1 Paramètres a, b et c du modèle ajusté pour l'estimation de la biomasse des compartiments aériens de l'arbre à l'échelle du peuplement. Le RMSE (Root Mean Square Error) donne la valeur de l'erreur quadratique de la moyenne.28

Tableau 2 Biomasse des compartiments aériens des arbres et biomasse aérienne totale à 12 et 24 mois, dans les traitements purs d'acacia (100A) et d'eucalyptus (100E), et, dans le traitement mixte (50A50E) de la plantation. Il s'agit des moyennes (\pm erreur standard) estimées sur cinq blocs. Pour chaque année et chaque compartiment, des lettres indiquent les différences significatives entre les traitements (test HSD de Tuckey) au seuil de risque 5% lorsque l'effet traitement (ANOVA) est significatif à 5% (*), 1% (**) ou 0.1%(***), (ns) indique un effet traitement non significatif. La contribution de chacune des espèces dans le traitement mixte est indiquée dans les deux dernières colonnes.41

Tableau 3 Biomasse des grosses (RG), moyennes (RM) et fines (RF) racines à l'âge de 24 mois dans les peuplements purs d'acacia (100A), d'eucalyptus (100E) et dans les peuplements mixtes (50A50E) de la plantation. Il s'agit de moyenne (\pm erreur standard) estimée sur cinq blocs. Pour chaque classe de racines, l'effet traitement est non significatif (ns). La contribution de chacune des espèces dans le traitement mixte est indiquée dans les deux dernières colonnes.44

Tableau 4 Effets du voisinage sur les arbres dans les traitements purs (100A et 100E) et dans le mixte (50A50E). Pour chaque année, l'interaction entre l'indice de voisinage et le traitement (IV*T) est significatif à 5% pour l'acacia (année 1 et 2), (ns) indique une interaction non significative. La variation du logarithme de l'indice du voisinage est illustrée sur la figure 8..46

Tableau 5 Minéralomasse azotée des compartiments aériens et minéralomasse azotée totale pour les âges 12 et 24 mois dans les peuplements purs d'acacia (100A) et d'eucalyptus (100E) et dans les peuplements mixtes (50A50E) de la plantation. Pour chaque année et chaque compartiment, des lettres différentes indiquent des différences significatives entre les traitements (test HSD de Tuckey) au risque de 5% lorsque l'effet traitement (ANOVA) est significatif à 5% (*), 1% (**) ou 0.1%(***), (ns) indique un effet traitement non significatif.). La contribution de chacune des espèces dans le traitement mixte est indiquée dans les deux dernières colonnes.49

Tableau 6 Minéralomasse azotée des racines fines (RF), moyennes (RM) et grosses (RG) des arbres à l'âge de 24 mois dans les peuplements purs d'acacia (100A), d'eucalyptus (100E) et dans les peuplements mixtes (50A50E) de la plantation. Il s'agit de moyenne (\pm erreur standard) estimée sur cinq blocs. Pour chaque classe de racines, des lettres différentes indiquent des différences significatives entre les traitements (test HSD de Tuckey) au risque de 5% lorsque l'effet traitement (ANOVA) est significatif à 5% (*), 1% (**) ou 0.1%(***), (ns) indique un effet traitement non significatif.). La contribution de chacune des espèces dans le traitement mixte est indiquée dans les deux dernières colonnes.50

Tableau 7 Pourcentage d'azote d'origine atmosphérique contenu dans la biomasse (Ndfa) et estimation de la fixation (Nfix) de l'azote dans le 100A, et dans le 50A50E. Pourcentage d'azote d'origine atmosphérique transféré à l'eucalyptus par l'acacia dans le traitement mixte. Les lettres A et E désignent respectivement *Acacia mangium* et *Eucalyptus urophylla x grandis*.51

Tableau 8 Masse pondérale (Mf_{sol}) des fractions grossière MOg (4000 – 250 μ m), fine MOf (250 – 50 μ m) de la MO et de la fraction organo-minérale OM (0 - 50 μ m) prélevées à la fin de la première rotation (R1) et à 2 ans de la seconde rotation (R2). Pour chaque année et pour chaque fraction, les lettres a, b et c indiquent les différences significatives entre les traitements au risque 5% lorsque l'effet du traitement est significatif à 5% (*), 1% (**) ou 0.1%(***).61

Tableau 9 Effets mixtes des traitements et de l'année de la rotation sur la masse pondérale (Mf_{sol}) la teneur en azote (Nf), le pourcentage azoté dans le sol (Nf_{sol}) et la contribution azotée au sol total (Nsol) des fractions grossière MOg (4000 – 250 μ m), fine MOf (250 – 50 μ m) de la MO et de la fraction organo-minérale OM (0 - 50 μ m) prélevées à la fin de la première rotation (R1) et à 2 ans de la seconde rotation (R2). L'effet du traitement a été testé (ANOVA) et était significatif à 5% (*), 1% (**) ou 0.1%(***), (ns) indique un effet traitement non significatif.61

LISTE DES ANNEXES

Annexe 1 Localisation, en vert, du massif d'Eucalyptus de la région de Pointe-Noire et du site expérimental de Kissoko (projet Intens&Fix).....87

Annexe 2 Cycle de l'azote dans une plantation mixte associant une espèce fixatrice d'azote à une espèce non fixatrice d'azote. La dénitrification sur les plaines côtières congolaises est négligeable.....88

1. INTRODUCTION

La place des plantations forestières dans le monde connaît depuis plusieurs années un essor important, pour répondre à la demande croissante en bois, destiné entre autres à la production de biomasse énergie et à l'industrie papetière. Les travaux menés dans le cadre de cette étude ont été réalisés à Pointe-Noire, au sein du massif forestier constitué de plantations industrielles d'eucalyptus. Ces plantations sont destinées à approvisionner les filières pâte à papier et bois énergie de la ville de Pointe Noire et ont été installées sur les savanes côtières depuis la fin des années 70 (Bouillet et al, 2004). L'extension rapide des plantations d'eucalyptus et leur impact écologique demeure jusqu'à ce jour au centre de nombreuses études scientifiques. Avec la problématique d'exportation des nutriments lors des récoltes et du coût des engrais toujours plus élevé, des chercheurs ont étudié la possibilité d'introduire une espèce fixatrice d'azote (N) au sein d'un traitement pur avec l'idée sous-jacente d'améliorer la nutrition azotée de l'essence d'intérêt économique (Turvey et Smethurst, 1983 ; Binkley et al, 2003 ; Forrester et al, 2006b ; Kelty et al, 2006). C'est ainsi que l'*Acacia mangium* a été introduit dans une plantation d'eucalyptus au Congo pour un essai d'intensification écologique en 2004 (Bouillet et al, 2013). Cet essai a été reconduit à l'identique en 2012 dans le cadre du projet de recherche ANR INTENS&FIX (<http://intens-fix.cirad.fr/>). En partant d'une présentation succincte des plantations forestières gérées en courte rotation, nous présenterons les effets positifs et négatifs engendrés par l'introduction d'une légumineuse au niveau des relations interspécifiques et des cycles biogéochimiques. Nous décrivons ensuite les méthodes qui nous ont permis d'évaluer les effets de l'introduction de l'*A. mangium* dans une plantation d'eucalyptus sur les plaines côtières congolaises. Nous discuterons et interpréterons les résultats obtenus en nous référant aux différents travaux menés sur cette thématique au Congo et dans d'autres régions du monde.

1.1 Les plantations à vocation industrielle

1.1.1 Les plantations forestières

Les plantations forestières sont des peuplements de 0,5 ha au minimum (FAO, 2010) plantés et / ou semés dans le cadre d'opérations d'afforestation ou de reforestation. Les programmes de plantation forestière ont été établis pour lutter contre la désertification dans certains cas ; dans d'autres, elles ont été installées à des fins industrielles, notamment pour la fibre de bois et la production d'énergie. Les pays comportant des superficies importantes de plantations forestières sont situés dans les zones tempérées et tropicales. Tout en participant au développement économique des pays, les plantations forestières contribuent aussi à l'approvisionnement en produits ligneux et peuvent ainsi satisfaire différents services écosystémiques (Carle et al, 2002, Marien et Mallet, 2004). Elles sont mises en place pour fournir les matières premières pour l'industrie du bois et pour d'autres utilisations telles que le bois de chauffage domestique (Carle et al, 2002). De même, elles fournissent des services écosystémiques comme la séquestration de carbone et peuvent contribuer à la préservation des forêts naturelles (Paquette et Messier, 2010). Elles ont donc un rôle social, économique et environnemental important.

Avec la croissance démographique, la demande mondiale en bois ainsi que les besoins en biens et services issus des forêts plantées augmentent considérablement depuis plusieurs décennies (Ferraz et al, 2013, Brockerhoff et al, 2013). De ce fait, la fourniture de bois industriel pourrait passer d'un peu plus de 500 millions de mètres cubes en 2012 à environ 1.5 milliards de mètres cubes en 2050 (Barua et al, 2014). Les plantations forestières constituées d'essences à croissance rapide sont un des moyens utilisés pour satisfaire la demande croissante en produits forestiers. En assurant environ 35% du marché du bois, elles permettent de diminuer la pression exercée sur les forêts naturelles ; pression généralement masquée par les analyses de superficie totale qui englobent les forêts naturelles et les plantations forestières (FAO, 2010 ; Brockerhoff et al, 2013).

L'expansion des surfaces occupées par les plantations forestières augmentent en effet sur tous les continents, les plus grandes surfaces étant observées aux Etats Unis d'Amérique, en Chine et au Brésil (FAO, 2006 ; FAO, 2010). En Afrique la surface occupée par les plantations a augmentée et atteint près de 5 millions d'hectares: Elles occupent 3.7 millions d'hectares en Océanie et 2.0 millions d'hectares en Europe.

Une proportion importante des plantations établies dans les régions tropicales et subtropicales implique le genre *Eucalyptus* (FAO, 2010, Brockerhoff et al, 2013). Ceci est lié à sa grande adaptabilité, à sa croissance rapide et à un large éventail d'utilisation possible allant du sciage, de la confection de panneaux d'agglomérés, de la pâte à papier aux combustibles de haute valeur calorifique ainsi qu'aux plantations d'ornement et de restauration de l'environnement (FAO, 1986). L'essor des plantations forestières avec le genre *Eucalyptus* a été observé à la fin du XX^{ème} siècle. Des études visant à l'amélioration génétique et à celle des techniques sylvicoles impliquant ce genre sont menées depuis plusieurs décennies pour augmenter la productivité des plantations à un pas de temps de plus en plus court et en prenant le contexte pédoclimatique (Polge et Illy, 1967 ; Vigneron, 1992 ; Binkley et Stape, 2004 ; Ménétrier, 2008). Depuis les premiers essais de provenances sur l'*Eucalyptus camaldulensis*, réalisés en 1966 par l'Organisation des Nations Unies pour l'Agriculture et l'Alimentation (FAO), d'immenses progrès ont été réalisés dans ce domaine et il était désormais possible de parler de domestication de l'*Eucalyptus* (Martin, 2003). Des risques environnementaux ont cependant très vite été identifiés dans les plantations d'*Eucalyptus*. Ils concernaient la fertilité des sols qui pouvait être affectée, notamment celle des sols pauvres chimiquement, et la gestion des parasites nuisibles à la plantation (Martin, 2003 ; Gonçalves et al, 2008).

1.1.2 Exportation des éléments nutritifs

Les plantations forestières à courte rotation peuvent présenter un bilan « entrée – sortie » en éléments nutritifs déficitaire en raison de l'exportation de biomasse importante et

fréquente lors des coupes à blanc au moment de l'exploitation (Laclau et al, 2010). La plupart des plantations forestières industrielles sont composées d'essences à croissance rapide dont la productivité dépend de la capacité de ces essences à accéder aux ressources nutritives (Richards et al, 2010). Il est donc essentiel de veiller au maintien de la fertilité des sols surtout pour des plantations gérées de manière intensive donc affectées par une exportation importante d'éléments nutritifs (Fox, 2000 ; Martin, 2003 ; Laclau et al, 2010). Par exemple, en ce qui concerne l'azote, le stock initial du sol, issu de la végétation d'origine, suffit généralement à alimenter les besoins du peuplement au cours de la première rotation. Au Congo, une étude approfondie sur les cycles biogéochimiques a permis d'évaluer les pertes en éléments minéraux au cours des rotations successives (Laclau et al, 2010). Des solutions comme la fertilisation et le maintien d'un maximum de rémanents d'exploitation sur les parcelles apparaissent comme des stratégies adaptées pour maintenir la fertilité des sols sous plantations forestières à courte rotation (Corbeels et al, 2005). Certains travaux ont permis de quantifier les flux de nutriments à l'échelle d'une rotation pour réaliser un bilan entrée – sorties exhaustif et d'autres travaux ont permis de préciser l'effet de différents scénarii d'exportation des rémanents d'exploitation sur le maintien à long terme de la fertilité des sols (Switzer et Nelson, 1972 ; Laclau, 2001 ; Nzila et al, 2002 ; Laclau et al, 2010 ; Versini et al, 2014v). Certaines pratiques comme l'exportation importante des rémanents d'exploitation, affectent la restitution en nutriments et le pool de matière organique de surface impactant ainsi à terme la productivité (Corbeels et al, 2005). Différents modes de gestion des rémanents d'exploitation ont donc été testés car le maintien de ceux-ci, en particulier des écorces et des branches de petits diamètres riches en N, contribue à approvisionner le sol, améliorant ainsi la disponibilité de ce nutriment via la minéralisation (O'Connell et al, 2004). Dans les régions caractérisées par des sols sableux, une part importante de la fertilité provient de la matière organique du sol (Laclau et al, 2000). Versini et al (2014b) ont montré que le maintien de la productivité des eucalyptus installés sur des sols sableux pauvres en N, reposait en grande partie sur les rémanents organiques qui sont une source de N pour le sol. Néanmoins, dans certains cas, une faible vitesse initiale de décomposition des rémanents peut entraîner un décalage entre

la disponibilité des nutriments et la demande initiale en nutriments particulièrement forte des espèces à croissance rapide (Kumaraswamy et al. 2014). En plus de l'exportation des nutriments au moment de l'exploitation, une perte peut également se produire par lixiviation dès les premiers stades de développement, quand les jeunes plants ne sont pas encore en mesure de prélever tout le N produit lors de la minéralisation des rémanents d'exploitation (Nzila et al, 2002), aggravant ainsi les déficits au cours des rotations successives. Au Congo, les coupes à blanc sont à l'origine du drainage en profondeur des éléments nutritifs au moment de l'exploitation des plantations d'eucalyptus (Laclau et al, 2010). Ce risque est cependant très limité dans les plantations d'eucalyptus, car la forte croissance du système racinaire lors des deux premières années permet de réduire ces pertes par lixiviation (Mareschal et al 2013 ; Versini et al, 2014a). Maintenir la productivité des plantations forestières en général, et des plantations d'eucalyptus en particulier, revient donc à maintenir la fertilité des sols notamment par l'évaluation des apports en fertilisants compensant les exportations et par le maintien des rémanents de récolte.

Dans la région du Kouilou au Congo, les sols sableux et acides sur lesquels sont installées les plantations d'eucalyptus ont de très faibles réserves en éléments nutritifs (Bouillet et al, 2004; Mareschal et al, 2011; Koutika et al, 2014). Des études ont été menées depuis une trentaine d'années pour définir des régimes de fertilisations adaptés à ces sols (voir Bouillet et al, 2004 pour une synthèse de ces études). Dans cette région, les besoins en fertilisants augmentent fortement au fur et à mesure que se succèdent les rotations, et cette augmentation est particulièrement importante pour l'azote. En effet, l'étude des cycles biogéochimiques de ces plantations d'eucalyptus a permis de constater un bilan déficitaire en azote (- 166 kg ha⁻¹) cependant globalement équilibré pour les autres nutriments (P, K, Ca et Mg) (Laclau, 2001). Ces observations ont permis de conclure sur la nécessité d'apporter à ces plantations des fertilisants azotés pour maintenir leur productivité. Cependant, le recours à la fertilisation n'est pas une solution économiquement viable, surtout que la durabilité de ces systèmes de production repose en grande partie sur le maintien de leur fertilité sur le long terme. Des

solutions alternatives à la fertilisation devaient donc être développées pour minimiser les besoins en intrants chimiques à un coût acceptable et avec un impact limité sur l'environnement. Ainsi, étant donné le déficit en N observé dès la fin de la première rotation au Congo, l'introduction d'espèces fixatrices de N dans une plantation forestière a été considérée comme une alternative possible à la fertilisation chimique et au coût que cette pratique représente (Mendham et al. 2004; Kelty, 2006). Plusieurs expériences menées dans différentes régions du monde ont porté sur l'introduction d'espèces herbacées fixatrices de N en début de rotation, ou d'arbres qui peuvent être introduits soit en mélange, soit en alternance, cette dernière option ayant été peu étudiée.

1.2 Interactions intra et inter spécifiques

En plantation forestière, les relations de voisinage entre individus d'une même espèce ou entre individus appartenant à une espèce différente peuvent être de nature variée. Celles-ci correspondent aux interactions inter et intra spécifiques, qui peuvent être bénéfiques ou nuisibles aux individus dans une plantation. Parmi ces interactions, l'on distingue la compétition inter et intra spécifique car elle peut être observée tant entre deux individus d'une même espèce qu'entre deux individus appartenant à des espèces différentes. Des relations de complémentarité et de facilitation peuvent également s'établir entre des individus appartenant à deux espèces différentes. Aussi, la disponibilité des éléments nutritifs dans le sol joue-t-elle un rôle clé non seulement dans l'intensité des effets de voisinage mais aussi dans l'équilibre entre la facilitation, la complémentarité et la compétition (Boyden et al, 2005). Par définition, la compétition est une interaction négative entre les individus, provoquée par l'établissement d'une relation de concurrence pour l'accès à une ressource limitée, et conduisant à une réduction de la survie, de la croissance et/ou de la reproduction (Kelty, 2006). La compétition est très dépendante de la distance qui sépare les individus et peut être affectée par les conditions pédoclimatiques du site (Canham et al, 2004 ; Bausch et al, 2004 ; Kelty et

al, 2006 ; Bristow et al, 2006, Forrester et al, 2006a). La compétition intra spécifique est la seule à être observée dans un traitement pur. En effet, dans ce type de peuplement, les individus partagent les mêmes ressources en nutriment, en eau et en lumière, et, ils sont exposés aux mêmes risques phytosanitaires. Ils développent donc des stratégies de survie pour garantir leur nutrition. Ce sont les critères de croissance qui permettent d'évaluer l'intensité de la compétition intra spécifique au sein d'un peuplement et qui dépendent du développement de la canopée ou encore de l'évolution des ressources nutritives dans le sol tout au long de la rotation (Canham et al, 2004 ; Bauhus et al, 2004 ; Bristow et al, 2006, Forrester et al, 2006b, Forrester et al, 2011). Dans une plantation mixte associant des individus appartenant à deux espèces différentes, les interactions se diversifient. Dans ces conditions, les deux espèces partagent les mêmes nutriments et peuvent être non seulement confrontées à une compétition intra spécifique, mais aussi à une compétition avec les individus de l'espèce voisine, compétition dite inter spécifique. Plusieurs scénarios sont observés car l'intensité et l'équilibre des compétitions inter et intra spécifiques dans une plantation mixte sont très variables. En effet, les effets du mélange d'espèces peuvent augmenter positivement ou négativement dans le temps et peuvent de même affecter positivement ou négativement l'une ou l'autre des espèces définissant ainsi deux autres types d'interactions : la complémentarité et la facilitation (Kelty et al, 2006 ; Forrester et al, 2011).

Il y a complémentarité des espèces mélangées quand la compétition interspécifique dans le mélange est inférieure à la compétition intraspécifique dans les traitements purs. La répartition des prélèvements permet une utilisation plus complète des ressources du site par les espèces en mélange (Forrester et al, 2006b, Kelty, 2006). Ainsi, la productivité des peuplements mélangés peut être supérieure à celle des peuplements monospécifiques en raison de la complémentarité des exigences des espèces qui composent le mélange. Cette interaction peut être observée au niveau aérien et au niveau racinaire (Canham et al, 2004 ; Bauhus et al, 2004, Kelty, 2006 ; Forrester et al, 2005 ; Forrester et al, 2006a). Au niveau aérien, les études ont généralement porté sur la croissance radiale d'un arbre souvent influencée par la proximité

des arbres voisins. Elles peuvent concerner l'incidence du rayonnement lumineux dans le peuplement à travers une stratification au niveau de la canopée. En effet, une stratification du couvert végétal a été observée dans certaines plantations industrielles qui rappellent celles observées dans des forêts naturellement mixte (Canham et al, 2004 ; Bauhus et al, 2004, Keltly, 2006, Forrester et al, 2006b). La strate supérieure transmet une part importante de lumière à l'espèce occupant la strate inférieure et dont le feuillage est beaucoup plus développé. Ceci est vérifié dans le cas des plantations mixtes associant les genres *Acacia* et *Eucalyptus* : les acacias occupent la strate inférieure et les eucalyptus la strate supérieure (Forrester et al, 2006b, Le Maire et al, 2013). Ce partage bénéfique de la lumière par la canopée peut aussi être lié à l'angle d'insertion des feuilles dans les tiges des deux espèces (Forrester et al, 2006b). Bauhus et al, (2004) indiquent par exemple que les feuilles de l'*Eucalyptus globulus* sont orientées verticalement alors que celles de l'*Acacia mearnsii* sont plutôt orientées horizontalement. Les gains de productivité dans ces mélanges seraient donc aussi liés à la spécificité de la niche épigée de ces deux espèces et à une utilisation plus complète de la lumière (Bauhus et al, 2004 ; Forrester et al, 2006b). Au niveau racinaire, certains auteurs distinguent deux niveaux de stratification : la stratification chimique et la stratification physique (Forrester et al, 2006b). Les différentes stratégies d'acquisition des ressources disponibles dans le sol, développées par les espèces au niveau racinaire, définissent la stratification chimique. Elle est corrélée au développement de certaines associations mycorhiziennes (Forrester et al, 2006b). La stratification physique se fait par des différences dans la distribution des racines qui influent sur les profondeurs et les volumes des sols prospectés. La stratification des systèmes racinaires peut permettre la coexistence des espèces sur des sites où les ressources du sol sont des facteurs limitants, comme l'azote au Congo. La complémentarité entre deux espèces au niveau racinaire se caractérise généralement par une distribution des systèmes racinaires permettant une utilisation plus complète des ressources en eau et en nutriments. Par contre, certaines répartitions des racines dans le sol se rapprochent plus d'une relation d'exclusion compétitive que de la complémentarité. C'est ce que certains auteurs ont observé au cours d'une étude menée au

Brésil. Ils ont permis de constater qu'il y avait une forte diminution de la biomasse des racines fines d'*Acacia mangium* dans les cinquante premiers cm de sol lorsque celui-ci est en mélange avec de l'eucalyptus, comparé à une plantation pure d'acacia, et que cette diminution est partiellement compensée par une augmentation dans les horizons plus profonds (Laclau et al, 2013). Il y aurait donc ici une ségrégation verticale de la répartition des racines des deux espèces mélangées.

La facilitation enfin, correspond à l'interaction au cours de laquelle une espèce bénéficie directement de la présence d'une autre espèce, laquelle a une influence positive sur la croissance et la productivité des individus, voire de la plantation (Kelty, 2006). Cette espèce peut agir directement sur l'amélioration de l'état nutritif du site en éliminant les potentiels organismes compétiteurs (Kelty et al, 2006 ; Forrester et al, 2006b). Le cas de facilitation le plus documenté concerne l'association d'une espèce fixatrice de N atmosphérique à une espèce non-fixatrice de N. L'azote atmosphérique ainsi fixé retourne au sol via la biomasse aérienne non pérenne et le turnover racinaire des arbres fixateurs de N. Ceci permet une augmentation du stock de N dans le sol disponible pour les deux espèces. Cependant, selon le contexte pédologique, la fixation symbiotique de N n'améliore pas systématiquement la croissance de l'espèce non fixatrice de N.

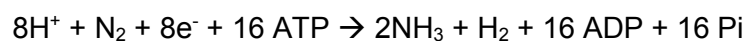
1.3 Les espèces fixatrices d'azote

Constituant important des plantes, l'azote limite souvent la production primaire dans les écosystèmes terrestres (Bonneau et al, 1995 ; Plassard et al, 1997 ; Vitousek et al. 1989 ; Binkley et Hart., 1989) et sa disponibilité pour le peuplement dépend de la quantité de N organique présente dans le sol et de son taux de minéralisation. Son absorption par les racines est déterminée par la disponibilité dans le sol et est fonction des besoins en N de la plante. Une des voies d'intensification écologique de la production des plantations forestières consiste en l'introduction d'une espèce fixatrice d'azote (EFN) dans un traitement pur (FAO, 2001 ;

FAO, 2010). La plupart des arbres fixateurs de N établissent des relations symbiotiques avec des rhizobiums et appartiennent à la famille des légumineuses. Moins grand que le précédent ensemble, celui des plantes actinorhiziennes sont associées à des frankias et sont généralement des arbres ou des arbustes (Ganry, 1995). Etant capable de subvenir à leur propre besoin en N, les EFN constituent une source non négligeable de N dans les écosystèmes pauvres en éléments nutritifs en augmentant le stock de N dans le sol. On distingue parmi ces espèces, celles qui appartiennent aux genres *Casuarina*, *Alnus*, *Robinia* ou encore *Acacia* (Kelty et al, 2006). Certaines de ces espèces comme l'*Acacia mangium* Willd. ou le *Robinia pseudoacacia*, peuvent être utilisées dans le cadre d'un système de sylviculture écologiquement intensive.

1.3.1 La fixation symbiotique de l'azote

Il est essentiel de déterminer avec autant de précision que possible le flux de N fixé dans une plantation forestière incluant une espèce fixatrice de N (Ganry et Dommergues, 1993). Le processus de la fixation biologique consiste en la réduction du N₂ et son assimilation sous forme d'acides aminés par la bactérie, lesquels sont ensuite transférés à la plante hôte. La plante fournit aux bactéries les glucides dont elles ont besoin et les bactéries lui apportent en contrepartie l'azote organique qu'elles synthétisent à partir de N₂. En effet, ces microorganismes utilisent une enzyme fixatrice de N, la nitrogénase, pour réduire N₂ en N ammoniacal (NH₃). L'équation correspondante à cette réaction est la suivante:



De nombreuses questions se posent d'une part sur le devenir de N qui est fixé par cette espèce, et, d'autre part, sur l'estimation de son transfert à l'espèce non fixatrice (Brendel et al, 1997 ; Nicolas et al, 2006 ; Bouillet et al, 2008 ; He et al, 2009, Chalk et al, 2014, Hoogmoed et al, 2014). Pour répondre à ces questions, différentes méthodes sont développées. Il s'agit entre autres de méthodes axées sur la mesure de réduction de l'acétylène, de l'étude de

l'abondance naturelle en ^{15}N et du suivi de la dilution isotopique après un marquage avec du ^{15}N (Binkley et al, 2000 ; Forrester et al, 2006b ; Fried et Middelboe, 1977). Dans la littérature, le taux de fixation symbiotique du N varie en moyenne de 1 à 200 kg N ha⁻¹ an⁻¹ et est très dépendant de l'âge de la plantation et de la densité de plantation mais aussi de la méthode utilisée pour son estimation (Binkley, 1992 ; Khanna et al, 1998 ; Forrester et al, 2006b ; Bouillet et al, 2008). Comme le montre l'équation citée plus haut, la réduction du N₂ a un coût énergétique car seize molécules d'adénosine triphosphate (ATP) sont nécessaires pour activer la nitrogénase. Ceci a un impact sur la disponibilité du phosphore dans le sol car il entre dans la constitution de la molécule d'ATP. Une fois fixé, l'azote atmosphérique est en premier lieu mobilisé au sein même de l'arbre avant d'être redistribué dans le profil du sol ou d'être transféré à la plante associée. L'azote fixé devient disponible pour l'espèce non fixatrice soit (1) par transfert indirect après la décomposition des tissus et débris végétaux issus de l'espèce fixatrice (Binkley et al, 2000 ; Forrester et al, 2006b), soit (2) par transfert direct via les exsudats racinaires ou des connexions au niveau de symbioses formées par les deux espèces avec les mêmes champignons mycorhiziens (He et al, 2009).

1.3.2 Effets de l'introduction des espèces fixatrices d'azote sur la croissance des arbres

Le but recherché lors de l'introduction d'une EFN dans un traitement pur est l'amélioration de l'état nutritif du sol, et plus spécifiquement l'augmentation du stock de N dans le sol par le recyclage du N atmosphérique fixé symbiotiquement (Annexe 2). Il s'agit ici d'un système de production sylvicole qui permet de reproduire un système de forêts naturelles mixtes à travers une approche dite d'agroécologie.

De récentes études ont montré que les plantations mixtes constituaient un système sylvicole adéquat pour améliorer la nutrition de l'espèce non fixatrice de N sans avoir recours à la fertilisation azotée (Forrester et al, 2005). En effet, plusieurs auteurs s'accordent sur le fait que

l'introduction d'une EFN dans un traitement pur constituée d'espèce non fixatrice a pour effet principal d'augmenter le niveau de productivité qui peut se traduire par une augmentation de la croissance individuelle des espèces (Kelty et al, 2006). En effet, une amélioration de la croissance de l'une ou des deux espèces mélangées peut être observée dans la plantation mixte en comparaison au traitement pur (DeBell et al, 1997 ; Binkley et al, 2003). Il a par exemple été mesuré une augmentation de la croissance des *Acacia peregriana* et des *Eucalyptus pellita* en plantation mixte (Bristow et al, 2006). L'augmentation de la productivité ou de la croissance individuelle des arbres peut résulter d'une élévation de la production de biomasse aérienne ou d'une modification de l'allocation des ressources entre les compartiments aériens et racinaires des arbres mélangés (Bouillet et al, 2013, Epron et al, 2013). Cette augmentation est en effet rendue possible par les différentes stratégies de complémentarité et de facilitation qui naissent de l'association des espèces (Kelty et al, 2006, Forrester et al, 2006a).

Néanmoins, certaines études ont mis en évidence une absence d'effet voire un impact négatif du mélange sur la croissance de l'espèce non fixatrice de N et sur la productivité du peuplement (Parotta et al, 1999 ; Forrester et al, 2006a ; Nouvellon et al, 2012). A Puerto Rico, il a été montré qu'il n'y avait aucune différence significative dans la production de la biomasse totale entre les mélanges et les traitements purs (Parotta et al, 1999). Les auteurs mettent en évidence un effet du temps qui semble avoir influencé la productivité des plantations. Des différences significatives étaient visibles à 4 ans mais ne l'étaient plus à 7.5 ans. Par ailleurs, au Brésil, Nouvellon et al (2012) montrent des effets négatifs du mélange entre l'eucalyptus grandis et l'acacia mangium, notamment sur la croissance de celle dernière. Les auteurs observent une croissance 21% et 28%, respectivement plus faible dans le traitement pur d'acacia et dans le mixte que dans le traitement pur d'eucalyptus. Ils expliquent cette faible croissance par la faible production primaire brute mesurée (23% inférieure dans le traitement pur d'acacia et 15% inférieure dans le traitement mixte par rapport au traitement pur d'eucalyptus), et au fait que 25% seulement de cette production est destiné à la croissance du

bois dans le traitement mixte, contre 30% dans le traitement pur d'eucalyptus. De même, une expérience réalisée en pot a permis de constater que l'*Eucalyptus globulus* dominait par sa croissance l'*Acacia mearnsii* dans le traitement mixte, ceci dans des conditions non limitantes en N mais limitantes en phosphore (Forrester et al, 2006a). Cette différence de croissance a été expliquée par une meilleure efficacité d'utilisation du N et du phosphore de l'*E. globulus* par rapport à l'*A. mangium* qui répondait moins bien à l'augmentation de la teneur en N. Des résultats similaires avaient été prédits dans une étude basée sur les relations interspécifiques impliquant ces deux mêmes espèces (Forrester et al, 2005). Ces résultats soulignent la nécessité d'intégrer les caractéristiques du site car elles influencent les relations entre les espèces fixatrices et non fixatrices d'azote.

1.3.3 Effets de l'introduction d'une espèce fixatrice d'azote sur le sol

Le retour au sol des litières aériennes constitue un apport important de nutriments qui contribue à la croissance du peuplement. La littérature présente un certain nombre de résultats qui concernent des modifications du stock d'éléments nutritifs dans le sol en présence d'une EFN. En effet, dans une plantation mixte associant une EFN, peut se produire une modification des flux de N tel que les flux liés aux chutes de litière et à la minéralisation du N du sol. C'est ce qui a été observé dans une étude menée au Brésil dans une plantation d'eucalyptus sur l'effet de l'introduction d'une EFN (*Acacia mangium*) sur la matière organique du sol et sur la minéralisation de l'azote du sol (Voigtlaender et al, 2012). Les auteurs notent une augmentation de la minéralisation de l'azote dans la couche superficielle du sol dans le traitement mixte. Une variation du stock d'azote a été observée au Congo dans un essai de plantation mixte associant ces deux essences (Koutika et al, 2014). La légumineuse introduite dans le traitement pur d'eucalyptus a amélioré la disponibilité en azote dans la couche superficielle du sol. Par ailleurs, des études montrent que le stock de phosphore peut lui aussi

être affecté par la présence d'une EFN, ceci en relation avec les besoins en phosphore pour fixer l'azote atmosphérique (Koutika et al, 2014 ; Hoogmoed et al, 2014). En effet, la baisse de la teneur en phosphore dans le sol en présence d'une EFN a très tôt été associée à des caractéristiques physiologiques liées au processus de fixation symbiotique (Binkley, 1992 ; Inagaki et al, 2011 ; Koutika et al, 2014). Ainsi, il ne suffit pas seulement d'introduire une EFN pour prétendre augmenter les stocks d'éléments nutritifs dans le sol et s'assurer dès lors de l'amélioration de son état nutritif.

1.4 Dynamique de l'azote dans le sol

La matière organique joue un rôle nutritionnel en fournissant différents éléments nutritifs après sa minéralisation par les organismes décomposeurs. La minéralisation de la matière organique du sol varie en fonction de sa nature et de son abondance ainsi que des facteurs climatiques. Il s'agit notamment de l'humidité du sol et de la température qui conditionnent l'activité microbienne dans le sol (Sierra et al. 2002). La minéralisation de l'azote est par définition la conversion biologique de l'azote organique en azote inorganique, principalement en ammonium (NH_4^+) et en nitrate (NO_3^-). Dans les régions tropicales, la minéralisation de la matière organique est limitée durant la saison sèche tandis que des pics de minéralisation sont observés durant la saison humide (Nzila et al, 2002 ; Marechal et al. 2013). La production d'azote par minéralisation joue un rôle important dans la production primaire des écosystèmes où l'azote est un facteur limitant. Introduire une espèce fixatrice d'azote pour augmenter le stock d'azote dans ces écosystèmes semble dans ce contexte être une bonne alternative à la fertilisation. Au Brésil, une plus grande quantité de N était apportée par les chutes de litières aériennes dans une plantation mixte par rapport à une plantation pure d'eucalyptus (63 et 49 $\text{kg}^{-1} \text{an}^{-1}$). Les litières d'acacia sont plus riches en N que celles des eucalyptus, ce qui induit une augmentation des stocks en N dans la plantation mixte par rapport à la plantation sans EFN. La minéralisation de N sous les plantations forestières est en effet étroitement liée aux

apports en N organique au sol via les chutes de litière (Voigtlaender et al, 2012). La présence d'une EFN dans une plantation peut donc modifier le recyclage de l'azote dans le sol. Voigtlaender et al, (2012) ont montré que la minéralisation de N est multipliée par deux sous l'EFN en comparaison à la minéralisation de N sous l'espèce non fixatrice. Comme pour le stock d'azote et de carbone sous l'EFN dans la plantation mixte (Koutika et al, 2014), l'augmentation de la minéralisation de N sous des EFN a déjà été mise en évidence à l'issue d'études menées au Congo, à Puerto-Rico, en Australie et plus récemment au Brésil (Bernhard-Reversat, 1996 ; Parrotta et al, 1999 ; Voigtlaender et al, 2012). Il est possible néanmoins que l'introduction d'une EFN augmente le risque de perte des éléments nutritifs par lixiviation même si, au Congo et au Brésil, des auteurs ont montré que les pertes d'azote par drainage profond étaient faibles dans les traitements purs d'eucalyptus (Laclau et al, 2010 ; Mareschal et al, 2013). Ceci serait lié au fait qu'un volume considérable de sol soit exploré par les racines fines limitant ainsi la lixiviation des nutriments dès la fermeture du couvert, c'est-à-dire environ deux ans après la plantation. L'introduction d'une EFN pourrait présenter un risque de perte en azote par lixiviation en cas de minéralisation importante dépassant la capacité de prélèvement du peuplement.

Il est donc important de prendre en compte les processus impliqués dans la conservation ou la perte de l'azote dans le sol pouvant donc interférer avec les effets souhaités de l'introduction d'une EFN au niveau du sol et donc influencer les mécanismes de conservation de cet azote dans le sol. En effet, deux processus sont à l'origine de la conservation de l'azote minéral dans le sol : l'immobilisation microbienne dite biotique et l'immobilisation abiotique. Ces processus dépendent des propriétés du sol et du cortège microbien. L'immobilisation microbienne de l'azote constitue un moteur important du recyclage de l'azote inorganique dans le sol. Elle est décrite comme l'un des processus importants de l'incorporation de l'azote minéral dans le sol (Stark et Hart, 1997) et s'observe majoritairement dans la zone du sol où a lieu la décomposition des rémanents végétaux. L'immobilisation abiotique résulte de la conversion de l'azote minéral en azote organique par des réactions chimiques telles que la condensation

entre des polyphénols et de l'azote ammoniacal, avec le NH_4^+ ou encore le NO_3^- (Schimel et Firestone, 1989 ; Davidson et al, 2003, Moritsuka et al, 2004). De l'azote minéral peut également être adsorbé avec une forte affinité sur la phase minérale du sol telle que l'interaction entre l'ammonium et les argiles de type vermiculite. Plusieurs paramètres entrent en ligne de compte pour déterminer si les processus biotiques sont plus ou moins importants que les processus abiotiques. En effet, non seulement l'influence du contexte pédoclimatique dans la réalisation de ces processus est importante, la forme minérale de l'azote peut en outre déterminer le processus dominant ainsi que la rapidité avec laquelle il se réalisera. Par exemple, il y a une différence significative entre le taux d'immobilisation de l'azote ammoniacal et celui de l'azote nitrique (Puri et Ashman, 1999). Recous et Mary, (1990) montrent que l'ammonium est plus rapidement immobilisé dans le sol par les micro-organismes que le nitrate. Tandis qu'à partir d'un marquage isotopique du sol, certains auteurs ont mis en évidence une immobilisation abiotique prédominante du NO_3^- dans des sols de résineux et de feuillus, d'autres constatent qu'une quantité allant de 8 à 60% d'azote marqué disparaît du pool total d'azote au bout de 5 à 15 min, sur des sols forestiers (Davidson et al, 2003 ; Moritsuka et al, 2004). Néanmoins ces différences de cinétique ou de conversion préférentielle de l'une ou l'autre des formes minérales de l'azote varient fortement avec la nature des rémanents végétaux à proximité desquels elles sont évaluées (Moritsuka et al, 2004).

Il en ressort la nécessité d'étudier la distribution de l'azote dans les différentes fractions de la matière organique du sol (MOS). La matière organique particulaire (MOP) est en effet une fraction labile et très active de la MOS qui est essentiellement composée de rémanents de plantes et d'animaux. C'est la fraction de la MOS qui s'accumule dans un tamis de 53 μm après tamisage humide ; elle fournit aux plantes les nutriments nécessaires pour leur développement (Cambardella et Elliot, 1992 ; Sikora et al, 1996 ; Koutika et al, 2001). C'est un important indicateur de la fertilité et de la qualité du sol, et elle répond rapidement au système de gestion du sol (Wander, 2004) ainsi qu'aux changements d'utilisation des sols (Cambardella et Elliot, 1992, Sikora et al, 1996). Dans la littérature, les fractions de la MOS

généralement considérées sont les fractions grossières, moyenne, fine et organo-minérale dont les tailles sont respectivement de 4000-2000 μm , 2000-250 μm ; 250-53 μm et 53 – 20 μm . La MOP renseigne sur les contributions relatives des différentes fractions de MOS au recyclage de l'azote et sur sa disponibilité potentielle (Vanlauwe et al, 1999). La MOP peut donc contribuer et influencer le taux de minéralisation de la MOS car elle se comporte comme des litières fraîches en incorporant puis en libérant de l'azote dans le temps. Lorsque l'on compare la même fraction dans deux traitements différents, plus la fraction est riche en N, plus sa minéralisation est rapide et plus la quantité de N rendu disponible pour la plante est importante (Luna-Orea et al, 1996). Des études menées dans un système agricole l'explique en mettant en évidence une relation étroite entre le taux de minéralisation et la chimie de la MOP notamment sa teneur en azote (Koutika et al, 2001).

1.5 Contexte de l'étude et objectifs de la thèse

Le Kouilou est situé sur la côte sud-ouest de la République du Congo. Les sols de ce département résultent d'une formation détritique d'origine continentale datant du Plio-Pléistocène et sont classés parmi les sols de type Ferralique Arenosols (FAO, 1998). Ce sont des sols pauvres en éléments nutritifs, inappropriés aux usages agricoles productifs (Mareschal et al, 2011). Depuis 1978, 42 000 ha d'hybrides d'eucalyptus ont été plantés à proximité de la ville de Pointe-Noire. Dès lors, plusieurs études ont été menées dans ces plantations sur les cycles biogéochimiques ainsi que sur la croissance aérienne et racinaire (D'Annunzio et al, 2008 ; Bouillet et al, 2002 ; Laclau et al, 2010 ; Thongo M'Bou et al, 2008).

Situé à environ 35 km de la ville de Pointe-Noire, le site de Kissoko est proche du village de Tchissoko. Il se caractérise par un sol sableux pauvre en éléments nutritifs, en particulier en azote (Nzila et al, 2002 ; Koutika et al, 2014). La première rotation de plantation mixte a été installée en mai 2004. Après sa coupe en janvier 2012, une deuxième rotation a été replantée

à l'identique en mars 2012, c'est-à-dire avec des modalités de traitement pur et mixte d'*Eucalyptus urophylla x grandis* et d'*Acacia mangium* répétés dans cinq blocs.

Les résultats des études menées au cours de la première rotation ont montré une augmentation moyenne annuelle de la biomasse ligneuse totale 71% et 31% plus élevée dans le traitement mixte que dans le traitement pur d'eucalyptus respectivement à 34 et 77 mois (Bouillet et al, 2013). Cette augmentation serait due à une complémentarité des espèces au niveau de l'interception de la lumière par la canopée, ainsi qu'au niveau du prélèvement des ressources du sol, et à un enrichissement du sol en azote (effet de facilitation, Koutika et al, 2014). Cette hypothèse a ensuite été renforcée par une autre étude qui a permis de mettre en évidence une production primaire nette (NPP) significativement plus élevée dans le peuplement mixte que la moyenne des NPP des traitements purs d'acacia et d'eucalyptus (2.04 ± 0.03 contre $1.63 \pm 0.16 \text{ kg m}^{-2} \text{ an}^{-1}$) avec une production de bois significativement plus élevée dans le peuplement mixte que dans le traitement pur d'acacia (Epron et al, 2013). La présence de l'acacia sur ce site permet donc d'améliorer l'état nutritif de ce sol pauvre en augmentant son stock d'azote (Koutika et al, 2014). Cette augmentation expliquerait le changement d'allocation du carbone des compartiments hypogés vers les compartiments épigés des arbres, à l'origine de l'augmentation de la biomasse ligneuse des eucalyptus. Ces effets bénéfiques témoignent d'une relation de facilitation des eucalyptus par les acacias à travers la fixation symbiotique qui pourrait d'ailleurs expliquer la baisse de la teneur de phosphore également mesurée sur ce site (Koutika et al, 2014).

Il serait alors intéressant de vérifier s'il y a un effet cumulatif de la présence de l'acacia sur la production de biomasse en seconde rotation, d'une part en lien avec l'augmentation du stock d'azote dans le sol et dans les rémanents d'exploitation, et, d'autre part, avec une reprise de la fixation symbiotique et du transfert de l'azote fixé aux eucalyptus. C'est pour répondre à cette problématique que cette thèse a été initiée.

L'objectif de cette thèse était donc triple. Il s'agissait, d'une part, de caractériser l'effet de l'introduction de l'acacia sur la croissance des eucalyptus en seconde rotation, pour confirmer

que sa présence en mélange avec les eucalyptus modifie les relations de voisinage inter et intra spécifiques, et, améliore la nutrition azotée ; permettant ainsi une production supérieure à celle des traitements purs d'eucalyptus. D'autre part, la fixation symbiotique de l'azote atmosphérique par l'acacia a été estimée et le transfert de l'azote fixé entre les acacias et les eucalyptus a été quantifié, pour vérifier si l'azote fixé représente une fraction significative de celui contenu dans les peuplements mixte en liaison avec les relations de facilitation issues du mélange des deux espèces. Le dernier objectif était d'évaluer la dynamique de l'azote dans le sol pour vérifier si le fait d'introduire des acacias accroît son accumulation dans la fraction grossière de la matière organique et entraîne une augmentation de la production d'azote par minéralisation.

Ces travaux s'inscrivaient dans le projet Intens&fix soutenu par le programme SYSTERRA de l'Agence Nationale de la Recherche (ANR). Il visait la compréhension des interactions biophysiques inter et intra spécifiques au sein des plantations forestières associant des espèces fixatrices d'azote afin de proposer des schémas de gestion innovante des plantations forestières dans un contexte d'intensification écologique de la production de bois (<http://intens-fix.cirad.fr>).

La première partie de ce document présentera les différentes méthodes de prélèvement, de traitement, d'analyses chimiques et statistiques des échantillons. Dans une seconde partie seront présentés l'ensemble des résultats obtenus suivi d'une discussion succincte à la fin de chaque thématique. Enfin, une discussion générale permettra d'explorer plus globalement l'ensemble des résultats non seulement en les liant les uns aux autres mais aussi en les comparant aux résultats obtenus sur ce site ou sur des sites dont les caractéristiques pédoclimatiques sont proches.

2. MATERIEL ET METHODES

2.1 Présentation du site

2.1.1 Localisation et climat

Les plantations d'eucalyptus de la région de Pointe-Noire en République du Congo, sont situées sur le littoral à 4° de latitude sud et 12° de longitude Est. L'altitude moyenne de la zone est de 100 m avec un relief peu accidenté ; seules les zones planes ou de faible pente (< 12%) ont été plantées. Le site expérimental Kissoko a été installé sur un plateau proche du village de Tchissoko à 35km au nord-est de la ville de Pointe-Noire (Annexe 1).

Le littoral ponténégrin se caractérise par un climat tropical humide avec une pluviométrie moyenne annuelle de 1470 mm sur la période allant de 2002 à 2014 (Source ASECNA, aéroport de Pointe-Noire). La température moyenne est de 25°C et présente des variations saisonnières de faible amplitude (< 5°C) avec peu de variations interannuelles. L'humidité relative de l'air est de 85% en moyenne avec de faibles variations annuelles.

Le climat est caractérisé par l'alternance d'une saison sèche de mi-mai à fin-septembre et d'une saison des pluies d'octobre à mi-mai (Figure 1). La saison des pluies résulte du passage de la zone de convergence inter tropicale dans l'hémisphère sud, atteignant sa position la plus méridionale en janvier (jusqu'à 20° Sud). Caractérisée par une température élevée, cette zone de basse pression s'accompagne d'épisodes orageux assez irréguliers et représente 99 % de la pluviométrie annuelle. Inversement, l'influence de hautes pressions subtropicales australes à partir de mi-mai bloque les précipitations pendant la saison sèche.

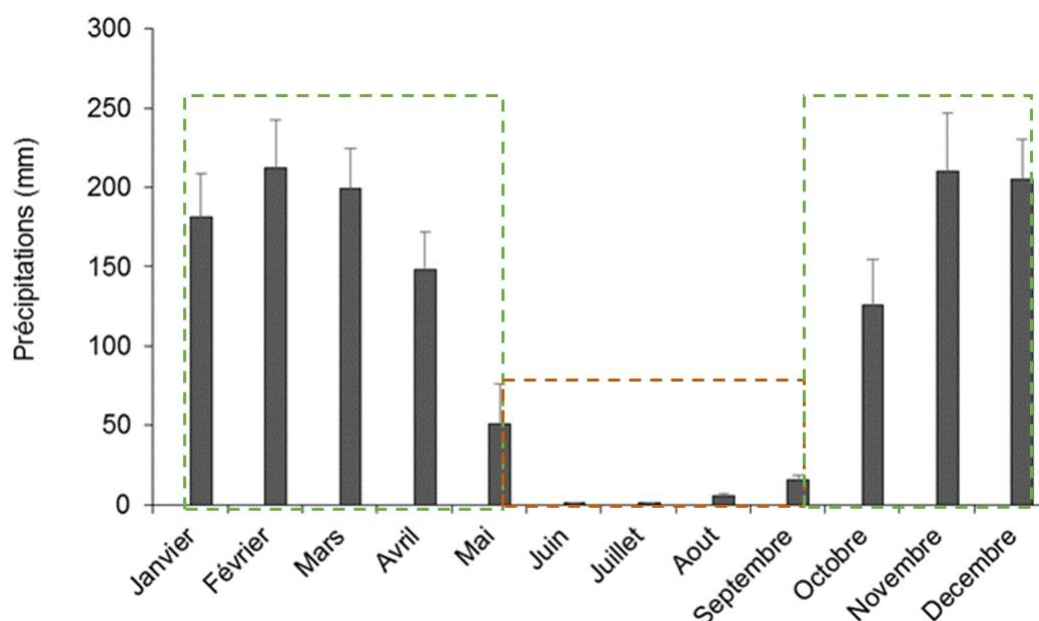


Figure 1 Précipitations moyennes mensuelles de la zone de Pointe-Noire entre 2002 et 2014. Les zones encadrées en vert représentent la saison des pluies et en rouge la saison sèche. Les barres verticales représentent l'écart-type entre les années (source ASECNA Pointe-Noire, 2015).

2.1.2 Sols

Les sols du Kouilou sont constitués de formations sédimentaires de sable continental datés du Plio-Pléistocène. Ces dépôts de sables ont été transportés depuis la chaîne du Mayombe située à environ 80 km de la côte (Descoing, 1975); Ils appartiennent au groupe des *Ferralic Arenosols* (FAO, 1998) et ont une granulométrie dominée par des fractions grossières de sable (environ 91%) auxquelles s'ajoutent 6 % d'argile, 3 % de limon (Mareschal et al. 2011). La minéralogie de ces différentes fractions granulométriques a été détaillée par Mareschal et al. (2011), sur les sols de Kondi, village situé à près de 40 km au Nord de la ville de Pointe-Noire. Ces formations sédimentaires sont constituées essentiellement de quartz dans les fractions grossières et de kaolinite dans les fractions fines. La subdivision *Ferralic* est attribuée à ces sols en raison de la dominance des kaolinites, argiles peu réactives associées à une capacité d'échange cationique du sol (CEC) variant entre 0.5 et 0.7 cmolc kg⁻¹ (Laclau, 2001). Sur le site de Kissoko, les teneurs en azote et en carbone s'élèvent respectivement à

0.05% et 1.2% avec un pH (H₂O) de 4.6 mesuré en surface (Koutika et al, 2014). Alors que P dans le sol des plaines côtières congolaises est en quantité suffisante pour ne pas être un facteur limitant de la production de l'eucalyptus (Laclau, 2001), l'introduction de l'*Acacia mangium* a eu pour effet de diminuer de 15% le stock de P disponible dans la couche superficielle du sol dans le traitement mixte par rapport à un peuplement d'eucalyptus ou d'acacia pur (Koutika et al, 2014). La variabilité spatiale physico-chimique des sols de savanes reboisés autour de Pointe-Noire est faible et le paramètre le plus variable est l'épaisseur des différents horizons (Laclau, 2001).

2.1.3 Espèces végétales

Jusqu'en 1970, la bande côtière encadrant la ville de Pointe-Noire était occupée par une savane de graminées dominée par deux espèces, *Loudetia simplex* et *Hyparrhenia diplandra*. On note la présence peu courante de la légumineuse *Eriosema psoraleoides* ainsi qu'une faible densité de la seule espèce arbustive du genre *Annona*. Les espèces d'arbres à croissance rapide utilisés dans le cadre de ce travail sont l'*Eucalyptus urograndis* et l'*Acacia mangium* Willd.

Les eucalyptus appartiennent à la famille des *Myrtaceae* et sont originaire d'Australie. L'*Eucalyptus urograndis* est l'hybride 18-147 du genre *Eucalyptus* qui est issu du croisement *E. urophylla* (S. T. Blake) x *E. grandis* (Hill ex Maid). Cet hybride se caractérise par une bonne adaptation aux contraintes du milieu, une bonne résistance aux divers champignons foliaires propre à *E. urophylla*, une facilité de bouturage et une bonne qualité papetière propre à *E. grandis* (Vigneron, 1992).

L'*Acacia mangium* Willd. est une espèce de la famille des *Fabaceae* et de la sous-famille des *Mimosoideae*, originaire du Nord-Est de l'Australie et du Sud-Est asiatique (<http://www.doc-developpement-durable.org/fiches-arbres/Fiche-presentation-arbre-accacia-mangium.pdf>).

Cette espèce est la plus utilisée du genre *Acacia* dans les programmes de plantation forestière

d'espèce à croissance rapide dans les zones à climat tropical humide (Dupuy et N'Guessan, 1990). Elle présente la particularité de ne pas marquer d'arrêt de croissance quand les conditions le lui permettent. Le système racinaire est vigoureux et traçant. Cet arbre s'adapte aux sols acides (pH compris entre 4.5 et 6.5) et pauvres en éléments nutritifs. Ses racines s'associent à des bactéries symbiotiques pour donner des tumeurs appelées nodosités. Ce sont des bactéries aérobies du sol appartenant au genre *Rhizobium* (Bernhard-Reversat et al. 1993). Le genre *Acacia* est classé au niveau 8 des pestes végétales en raison de ses propriétés de plante invasive ((Source : Weed Risk Assessment, www.ctahr.hawaii.edu)).

2.1.4 Dispositif expérimental

L'essai a été planté le 28-29 mars 2012 en replantation sur le site de l'essai ATP-azote (CRDPI-CIRAD) dont la rotation s'est étendue de mai 2004 à janvier 2012. Les mêmes traitements ont été réinstallés aux mêmes emplacements (Figure 2) avec les mêmes densités de plantation basale (800 tiges ha⁻¹). L'écartement entre les arbres est de 3.33 m x 3.75 m. Ces deux rotations de plantation mixte succèdent à un traitement pur d'Eucalyptus. Le dispositif expérimental est en blocs complets randomisés à cinq répétitions. Chaque répétition comprend sept traitements de 10x10 arbres composés d'une zone centrale de 6x6 arbres. L'étude a été réalisée dans trois des sept traitements présents dans chaque bloc à savoir deux traitements purs constitués de 100% d'acacia (100A) ou de 100% d'eucalyptus (100E), et un traitement constitué du mélange des deux espèces en alternance sur chaque ligne et en proportion identique (50A50E). Chaque arbre a été fertilisé avec 358 g par plant de chlorure de potassium (KCl) trois mois après la plantation, soit 150 kg ha⁻¹. L'essai est entouré de deux lignes de bordure sur la longueur de chaque bande et occupe une surface totale de 4.4 ha.

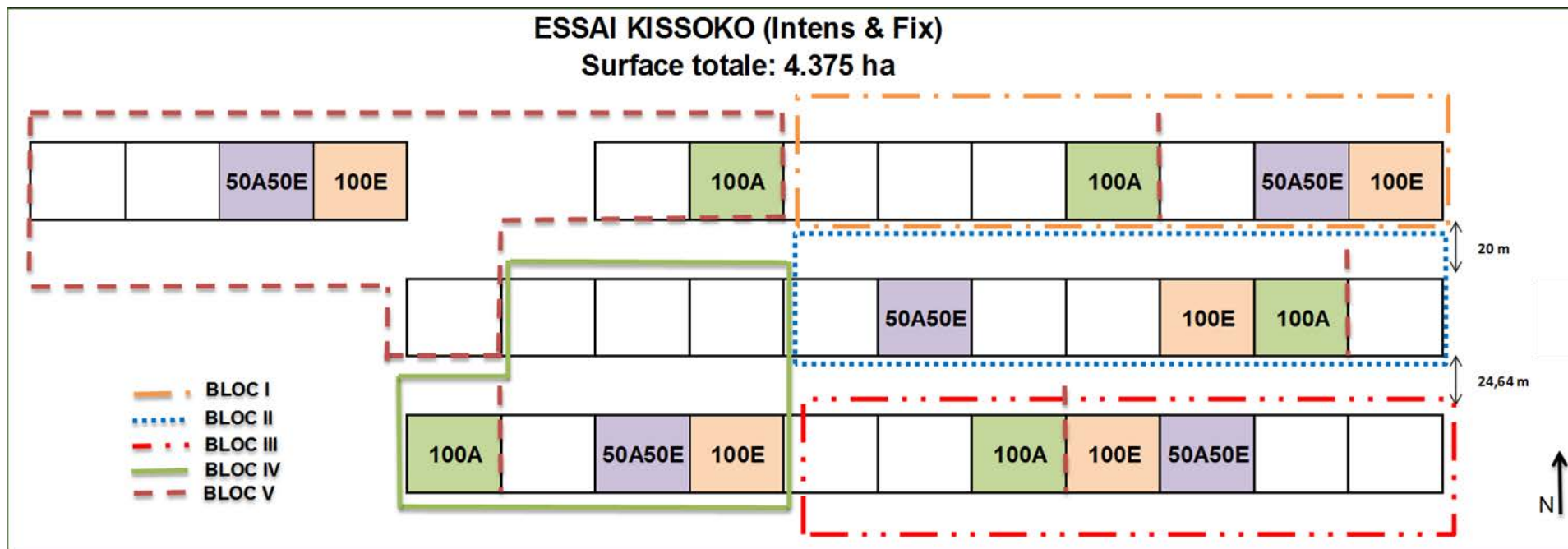


Figure 2 Plan de l'essai Intens&Fix et dispositif expérimental : répartition des traitements étudiés dans les cinq blocs de la plantation (traitement pur d'acacia, 100A ; traitement pur d'eucalyptus 100E et traitement mixte 50A50E)

2.2 Méthodes d'échantillonnage

2.2.1 Croissance du peuplement, production de biomasse et effet du voisinage

Les mesures de circonférence de tous les arbres ont été réalisées dans tous les blocs et dans tous les traitements à un an (2013), deux ans (2014) et trois ans (2015) après la plantation, y compris dans les lignes de bordure. La hauteur des 36 arbres du centre des placeaux a été mesurée en 2013 et en 2014. En se basant sur les données issues de ces inventaires, une sélection des arbres a été faite en déterminant des classes de circonférence représentative du peuplement entier. Les arbres sélectionnés ont été abattus et les échantillons récoltés ont servi à l'estimation de la biomasse aérienne et racinaire ainsi que de la minéralomasse azotée des compartiments de l'arbre. Cette estimation de biomasse a été faite avec des relations allométriques. Les paragraphes suivants explicitent les détails de ces différentes étapes.

La hauteur (H, m) des arbres a été mesurée à l'aide d'un dendromètre électronique de marque Vertex. La circonférence (C, cm) des arbres à 1.30 m du sol a été mesurée avec un mètre ruban. Le diamètre (D, cm) a été calculé à partir de la circonférence et l'indice de volume (D^2H , m^3) à partir du diamètre et de la hauteur.

La biomasse des compartiments aériens (feuilles, branches vivantes, écorces et bois), a été estimée à partir d'un échantillonnage basé sur la méthode décrite par Laclau (2001). Un échantillonnage destructif de 20 arbres (10 arbres par espèce dans tous les traitements) a été réalisé à 12 mois. À 24 mois, cet échantillonnage a été réalisé sur 40 arbres notamment sur 10 arbres par espèce et par traitement : 16 arbres (4 eucalyptus dans le 100E, 4 eucalyptus dans le 50A50E, 4 acacias dans le 100A et 4 acacias dans le 50A50E) dans les blocs non marqués au ^{15}N (cf. chapitre 2.2.3), et 24 arbres (6 eucalyptus dans le 100E, 6 eucalyptus dans le 50A50E, 6 acacias dans le 100A et 6 acacias dans le 50A50E) dans les blocs marqués. La masse fraîche de tous les compartiments de l'arbre a été pesée *in situ* puis des sous-

échantillons ont été pesés frais sur le terrain, ramenés au laboratoire pour être séchés dans une étuve à 65°C, pesés secs puis broyés en vue d'être analysés (voir paragraphe 2.3).

L'échantillonnage racinaire a été réalisé à 24 mois sur 8 arbres par espèce par la méthode dite de l'espace de Voronoï (Levillain et al, 2011). Après la délimitation du quart de l'espace de Voronoï, le sol a été prélevé avec une tarière racinaire en neuf points répartis de façon homogène sur cette surface. Les carottes de sols des couches [0-10 cm], [10-50 cm], [50-100 cm], [100-150 cm], [150-200 cm], [200-250] et [250-300 cm] ont été prélevés, puis les échantillons de sol ont été séchés à l'air. Les racines fines (0 - 2mm) échantillonnées en différents points de prélèvement dans l'espace de Voronoï (Figure 3) ont été séparées manuellement du sol. Les racines moyennes (2 - 10 mm) ont été prélevées dans tout le quart de l'espace de Voronoï et toutes les grosses racines (> 10 mm) partant de la souche de l'arbre ont été prélevées. Après séchage à 65°C pendant 48 heures, nous avons calculé une masse sèche de racine par volume de sol pour chaque couche pour chaque arbre échantillonné puis, par addition, la biomasse par traitement.

Les masses sèches des différents échantillons ont permis de calculer la biomasse totale des arbres abattus. La relation allométrique décrite par l'équation 1 a été ajusté pour estimer les paramètres a, b et c pour tous les compartiments de l'arbre pour chacune des espèces (Tableau 1).

Equation 1
$$B_x = a_x(D^2H)^{b_x} + c_x$$

Avec la biomasse **B** (kg), le diamètre **D** (cm) calculé à partir de la circonférence C, **H** (m) la hauteur et **x** le compartiment. Les paramètres a, b et c ont été estimés avec la fonction NLS du logiciel de statistiques R, pour chaque compartiment **x**. Le paramètre " c " était non significatif pour tous les compartiments des deux espèces tant dans les traitements purs que dans les traitements mixtes. La dispersion des résidus autour de la moyenne définie par l'erreur quadratique (RMSE) a été estimée pour tous les compartiments aériens des deux

espèces et dans tous les traitements dans le but d'évaluer la qualité de l'ajustement réalisé sur ce modèle.

Pour chaque espèce, l'ajustement a été réalisé indépendamment du traitement (ajustement « global ») à 12 mois quand 10 arbres seulement ont été échantillonnés pour chaque espèce. A 24 mois, nous avons comparé la qualité d'un ajustement « global » à celle d'un ajustement local pour lequel l'effet du traitement est pris en compte, à l'aide des critères d'information d'Akaike (AIC) des deux ajustements. Les valeurs d'AIC de l'ajustement local étaient inférieures à celles du modèle global pour les feuilles et les écorces d'eucalyptus uniquement. Pour la biomasse racinaire, l'ajustement a été réalisé indépendamment du traitement du fait du faible nombre d'arbre échantillonné (4 arbres par espèce et par traitement).

Les relations allométriques sélectionnées ont ensuite été appliquées aux données d'inventaire de terrain pour calculer les biomasses aérienne et racinaire (grosses racines uniquement) de chaque traitement dans chaque bloc. Le même type de relation allométrique a été appliqué pour estimer la minéralomasse azotée, calculée comme le produit de la masse du compartiment et de sa concentration en azote, des différents compartiments des arbres abattus.

Tableau 1 Paramètres a, b et c du modèle ajusté pour l'estimation de la biomasse des compartiments aériens de l'arbre à l'échelle du peuplement. Le RMSE (Root Mean Square Error) donne la valeur de l'erreur quadratique de la moyenne.

| | | Feuilles | | | Branches | | | Bois | | | Ecorces | | |
|------|------------------|----------|------|------|----------|-----|------|-------|-----|------|---------|-----|------|
| | | a | b | RMSE | a | b | RMSE | a | b | RMSE | a | b | RMSE |
| 2013 | Acacia Pur | 27.7 | 0.47 | 0.8 | 35 | 0.6 | 0.7 | 182.5 | 1.1 | 0.3 | 21.6 | 0.8 | 0.1 |
| | Acacia Mixte | | | | | | | | | | | | |
| 2014 | Eucalyptus Pur | 48.3 | 0.78 | 0.2 | 86.4 | 0.9 | 0.5 | 140.1 | 0.9 | 0.1 | 24.9 | 0.9 | 0.03 |
| | Eucalyptus Mixte | | | | | | | | | | | | |
| 2014 | Acacia Pur | 40.1 | 0.7 | 2.7 | 52 | 0.7 | 5.5 | 68.8 | 0.9 | 2.5 | 11.6 | 0.6 | 0.8 |
| | Acacia Mixte | | | | | | | | | | | | |
| 2014 | Eucalyptus Pur | 12.8 | 0.6 | 0.5 | 199.1 | 1.5 | 3.1 | 111.9 | 0.9 | 1.2 | 17.4 | 0.8 | 0.2 |
| | Eucalyptus Mixte | 115.8 | 1.5 | | | | | | | | 18.5 | 0.9 | |

2.2.2 Indice de voisinage

Les effets du voisinage ont été étudiés sur chaque arbre considéré comme arbre cible par rapport aux autres arbres dits voisins. Les seize arbres du centre de la placette ont été considérés comme cible pour limiter les effets de bordure lors de la détermination du rayon du cercle qui délimite la zone contenant les voisins qui influencent l'individu cible. Des rayons par espèce et par traitement (pur et mixte) allant de 9 m à 14 m ont été choisis en tenant compte de la force de la corrélation entre l'indice de voisinage et l'accroissement de surface terrière calculée à partir de la circonférence des arbres.

Dans le cadre de cette étude, l'effet du voisinage a été déterminé à partir d'un indice de voisinage (IV) inspiré du modèle décrit par Hegyi (1974). Cet indice nécessite une connaissance spatialisée du positionnement et des dimensions des voisins rendue possible avec les données issues de l'inventaire des arbres. L'indice prend en compte la distance qui sépare les individus voisins d'une cible et leur taille dans un rayon donné. Le modèle retenu pour cette étude est le suivant :

$$IV_i = \sum_{\substack{j=1 \\ j \neq i}}^n \frac{C_j}{C_i L_{ij}}$$

Avec L_{ij} , la distance entre l'arbre cible i et les voisins j ; C_i , C_j , les circonférences de l'arbre cible i et des arbres voisins j .

Pour déterminer le rayon d'influence des voisins sur un arbre, nous avons calculé des coefficients de détermination (r^2) entre l'indice de voisinage et l'accroissement de la surface terrière de chaque arbre cible, par traitement, par espèce et par année, et retenu le rayon r permettant d'obtenir le coefficient le plus élevé. Pour chaque année, les pentes et les ordonnées à l'origine pour une espèce par traitement ont été comparés à l'aide d'un modèle linéaire (lm) avec la version 2.15.2 du logiciel R.

2.2.3 Fixation symbiotique et transfert de l'azote

La fixation de l'azote atmosphérique (N_2) par l'*Acacia mangium* a été estimée par la méthode de dilution isotopique. Deux blocs du site expérimental ont été marqués avec du ^{15}N , les trois autres blocs servant de référence. Le ^{15}N a été appliqué sous forme de sulfate d'ammonium (99% de ^{15}N) dilué et directement apporté au sol à raison de 0.2 kg de ^{15}N par hectare. Seule la zone centrale (6 x 6 arbres) des traitements a été marquée. Préalablement la litière au sol des peuplements a été retirée afin d'éviter que celle-ci ne piège l'azote apporté. Un maillage de 12.5 m² a été établi dans les placeaux afin d'apporter le traceur de façon homogène à l'aide d'un arrosoir sur l'ensemble des traitements avec 10L de solution diluée par maille, soit une lame de solution de 0.8 mm. Le jour même, suite à l'application du traceur, la litière a été remise en place. Ce marquage a été réalisé en mars 2013 soit 12 mois après la plantation, dans les traitements 100A, 100E et 50A50E. Nous avons considéré que le taux de fixation du N_2 par les acacias n'a pas été influencé par la très faible quantité d'azote apportée par la solution. Douze *A. mangium* (6 dans le 100A et 6 dans le 50A50E) et douze *E. urophylla x grandis* (6 dans le 100E et 6 dans le 50A50E) ont été échantillonnés dans les blocs marqués 12 mois après l'application du traceur lors de la campagne de biomasse suite à l'inventaire forestier à 24 mois. Des échantillons de chaque compartiments aériens (feuille, branche vivante, écorce, bois) ont été prélevés ainsi que des échantillons de racines échantillonnés à la surface du sol, et classés par diamètre : racines fines (diamètre < 2 mm), racines moyennes (2 - 10 mm de diamètre), et grosses racines (diamètre > 10 mm). Ces échantillons ont été préparés et analysés comme indiqué au paragraphe 2.3.

Le calcul de la fixation symbiotique a été réalisé à partir de l'estimation de la fraction d'azote dérivé de l'atmosphère et que l'on retrouve dans les différents compartiments de l'arbre. Cette fraction d'atome ($X(^{15}N)$) est fonction de la composition isotopique mesurée dans les différents compartiments des deux espèces d'arbres ($\delta^{15}N$) et du standard international de l'azote (R_{st}).

$$X(^{15}N) = \frac{(\delta^{15}N + 1) \times R_{st}}{[(\delta^{15}N + 1) \times R_{st}] + 1}$$

L'excès d'azote marqué (X^E) a ensuite été calculé pour chaque échantillon en soustrayant de la valeur obtenue sur les arbres des blocs marqués ($X_{\text{marqué}}$), celle obtenue sur les arbres des blocs non marqués ($X_{\text{non marqué}}$).

$$X^E = X_{\text{marqué}} - X_{\text{non marqué}}$$

La quantité d'azote marqué (^{15}N) retrouvée dans chaque compartiment (LR) puis dans l'arbre entier (ΣLR) a ensuite été calculée à partir de l'azote total (N) de chaque compartiment et de l'excès d'azote (X^E). Les équations de ces calculs s'écrivent comme suit :

$$LR = NX^E$$

$$\Sigma LR = \Sigma(NX^E)$$

De là, nous avons calculé l'excès d'azote pour l'arbre entier en fonction du taux de ^{15}N retrouvé dans celui-ci (ΣLR) et de sa teneur en azote total ΣN .

$$X^E = \Sigma LR / \Sigma N$$

Ainsi, en considérant la dilution isotopique du traceur ($X_{\text{eucP}}^E - X_{\text{aca}}^E$), qui est fonction de l'excès de ^{15}N de l'espèce fixatrice (X_{aca}^E) et non fixatrice d'azote en peuplement monospécifique (X_{eucP}^E), nous avons calculé le pourcentage d'azote dérivé de l'atmosphère (Ndfa, %). Cette dilution isotopique de l'azote issu du marquage est causée par la fixation de l'azote atmosphérique. L'équation qui nous a permis d'effectuer ce calcul a été décrit par Fried et Middelboe, (1977) et s'écrit comme suit :

$$Ndfa (\%) = (X_{\text{eucP}}^E - X_{\text{aca}}^E) / X_{\text{eucP}}^E$$

L'azote fixé (N_{fixaca}) par les acacias a été calculé à partir du pourcentage d'azote dérivé de l'atmosphère, et de la teneur en azote totale de l'arbre fixateur (ΣN_{aca}), en peuplement mixte (50A50E) et en peuplement monospécifique (100A).

$$N_{\text{fixaca}} = \Sigma N_{\text{aca}} \times Ndfa$$

LE calcul a été effectué pour les acacias en peuplement pur ($Nfix_{acaP}$) et en mélange ($Nfix_{acaM}$).

Enfin, l'azote transféré aux arbres non fixateurs par les arbres fixateurs d'azote ($Ndft$) dans le traitement mixte, a été calculé à partir du taux d'azote issu de l'atmosphère retrouvé dans les eucalyptus ($Nfix_{eucM}$) et dans tout le traitement mixte sans distinguer les espèces.

$$Ndft (\%) = Nfix_{eucM} / (Nfix_{eucM} + Nfix_{acaM})$$

L'azote fixé ($Nfix_{eucM}$) retrouvé dans les eucalyptus du traitement mixte a été calculé à partir du pourcentage d'azote dérivé de l'atmosphère, et de la teneur en azote totale de l'arbre des eucalyptus du traitement mixte (ΣN_{eucM}).

$$Nfix_{eucM} = \Sigma N_{eucM} \times (X_{eucP}^E - X_{eucM}^E) / X_{eucP}^E$$

2.2.4 Dynamique de l'azote dans la litière

Dans le cadre de cette étude, les chutes de litière ont été collectées toutes les semaines de juin 2013 à mars 2014 dans des bacs de 75 x 75 cm de surface. Quatre bacs de collecte ont été installés dans le traitement 100E et le traitement 100A et huit dans les traitements mixtes des cinq blocs de la parcelle expérimentale. Les bacs étaient installés par deux, l'un au centre de la diagonale reliant deux arbres d'une même espèce et l'autre à la moitié de la demi-diagonale comme le montre la Figure 3. Les feuilles, les écorces et les branches ont été collectées dans chaque bac puis séparées manuellement. Les échantillons récoltés étaient regroupés par mois, pesés pour en déterminer la masse humide, séchés dans une étuve réglée à 65 °C, puis de nouveau pesés pour obtenir les masses sèches. Ils ont ensuite été broyés et homogénéisés pour ne former qu'un échantillon annuel par compartiment, par bloc, par traitement et par espèce destinés aux analyses chimiques tel que

décrites dans le paragraphe 2.3. Les échantillons issus des blocs marqués au ^{15}N ont été traités en évitant toute contamination des échantillons issus des blocs non marqués.

La dynamique de l'azote dans la litière au sol a été évaluée entre deux dates de prélèvement (2011 et 2013). Les échantillons ont été prélevés à l'aide d'un cadre métallique (50 x 50 cm) dans chaque traitement. Les prélèvements ont été réalisés dans deux blocs pour le premier prélèvement et dans trois blocs pour le second prélèvement. Un tri a été réalisé sur les différents compartiments permettant ainsi de distinguer les feuilles, les branches, les brindilles et les écorces. Après séchage à l'étuve (65°C) un échantillon composite a été formé au prorata du poids sec total de chacune des parties, et les teneurs en azote et en carbone de chaque échantillon composite ont été déterminées.

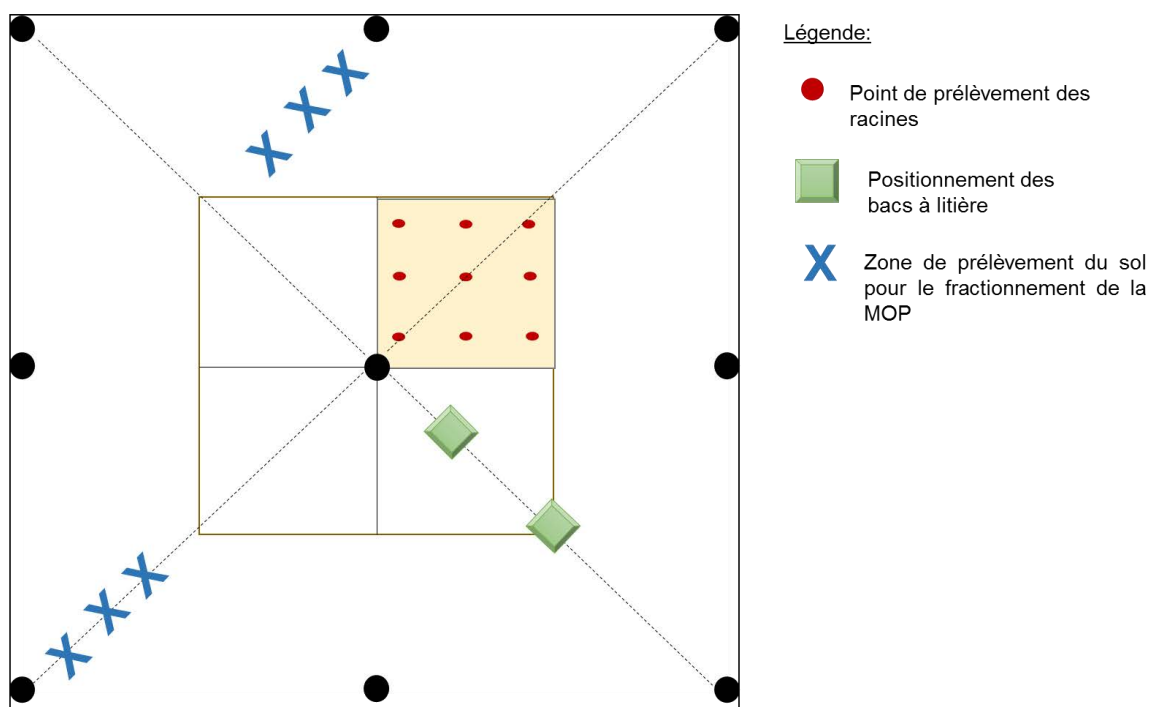


Figure 3 Dispositif de prélèvement des racines fines (zone rouge), moyennes (zone grise, quart de l'espace de Voronoï), et de toutes les grosses racines de l'arbre échantillonné. Positionnement des bacs à litière aérienne entre deux arbres. Zones de prélèvement des sols pour le fractionnement de la matière organique, les arbres étant choisis aléatoirement.

2.2.5 Suivi de la minéralisation de l'azote du sol

Avec la méthode d'incubation *in situ* (Raison et al. 1987), le suivi de la minéralisation nette de l'azote dans le sol a été réalisé de janvier 2012 à décembre 2013 dans trois traitements de trois blocs (100A, 100E et 50A50E). Des carottes de sol non remanié ont été isolées et incubées *in situ* à l'intérieur des cylindres en PVC (75 mm de diamètre et 30 cm de long). La position de ces cylindres était choisie aléatoirement avant l'installation dans le sol pour l'incubation. Trois cylindres étaient installés dans les traitements purs (100A et 100E) et six dans les traitements mixtes (50A50E, trois à proximité des acacias et trois à proximité des eucalyptus, Figure 4). La période d'incubation s'étendait sur 28 jours à partir du moment où étaient installés les tubes. La partie supérieure des cylindres était recouverte avec des sacs plastiques opaques pour éviter la lixiviation de l'azote minéral par la pluie. Des orifices latéraux ont été aménagés sur la partie supérieure des tubes pour permettre à l'air de circuler. A chaque date d'échantillonnage, un prélèvement de sol à la même profondeur que les tubes en PVC était effectué au temps initial de l'incubation. Cet échantillon a permis d'avoir la concentration en azote minéral du sol au temps initial de l'incubation (Raison et al. 1987 ; Voigtlaender et al. 2012).

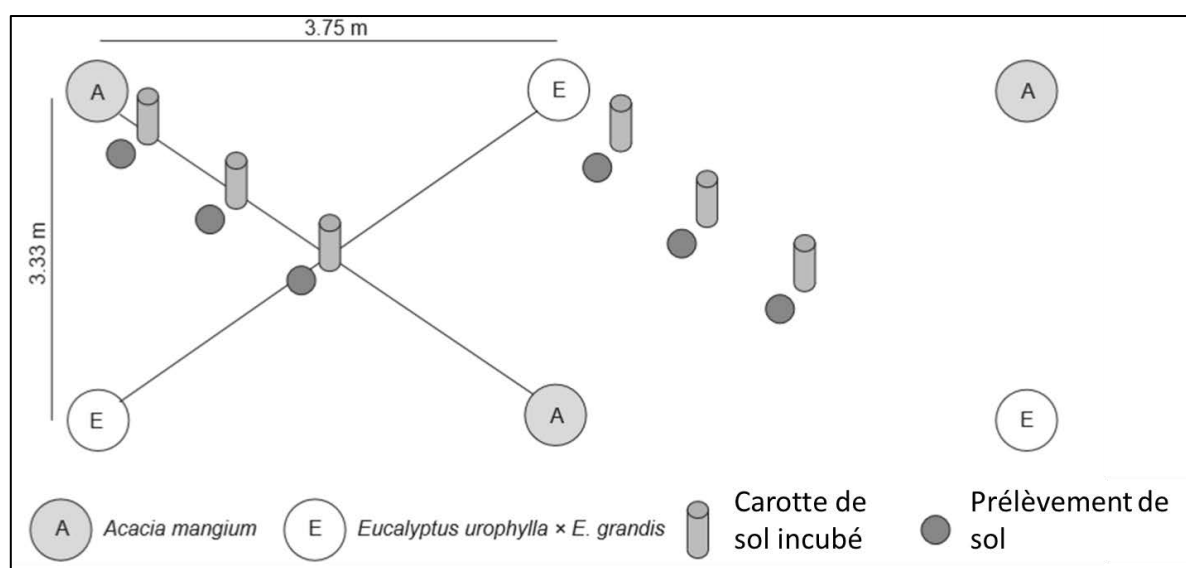


Figure 4 Représentation schématique de l'échantillonnage du sol dans le traitement mixte (50A50E) et positionnement des carottes de sol incubées (schéma tiré de Tchichellé et al. 2017).

Une fois les sols prélevés, une extraction au KCl de l'azote minéral des échantillons de sol (incubés et initiaux) a été réalisée par agitation dans une solution de KCl (1:5 sol-solution, 1 M KCl). Les extraits ont été analysés tel que décrit dans le paragraphe 2.3. La nitrification et l'ammonification nette ont été calculées par la différence entre les teneurs en NO_3^- et NH_4^+ du sol à l'intérieur des cylindres à la fin de la période d'incubation, et les teneurs en NO_3^- et NH_4^+ des sols prélevés au début de la période d'incubation. La minéralisation nette de l'azote a été calculée en considérant la somme des teneurs des deux formes d'azote minéral produites, c'est-à-dire $[\text{NO}_3^-] + [\text{NH}_4^+]$, tel que décrit dans les équations suivantes :

$$\Delta\text{NH}_4^+\text{-N} = \text{NH}_4^+\text{-N}_{(f)} - \text{NH}_4^+\text{-N}_{(i)}$$

$$\Delta\text{NO}_3^-\text{-N} = \text{NO}_3^-\text{-N}_{(f)} - \text{NO}_3^-\text{-N}_{(i)}$$

$$\text{N min} = \Delta\text{NH}_4^+\text{-N} + \Delta\text{NO}_3^-\text{-N}$$

Où $\Delta\text{NH}_4^+\text{-N}$ et $\Delta\text{NO}_3^-\text{-N}$, sont l'ammonification et la nitrification nettes durant l'incubation, **N min** la minéralisation nette de l'azote, $\text{NH}_4^+\text{-N}_{(f)}$ et $\text{NO}_3^-\text{-N}_{(f)}$ les quantités d'ammonium et de nitrate produites dans les cylindres après l'incubation, $\text{NH}_4^+\text{-N}_{(i)}$ et $\text{NO}_3^-\text{-N}_{(i)}$ les quantités initiales d'ammonium et de nitrate au début de l'incubation contenus dans les sols initiaux.

2.2.6 Accumulation de l'azote dans les fractions de la matière organique

L'étude de l'azote dans les fractions de la matière organique du sol (MOS) a été réalisée à partir de deux prélèvements : à la fin de la première rotation de 7 ans en 2011 et à 2 ans de la seconde rotation en 2014. Dans les traitements 100A, 100E et 50A50E de trois des cinq blocs de la plantation, les sols ont été prélevés à l'aide d'un cylindre métallique (5 cm de diamètre) dans l'horizon 0 - 0.05 m. Neuf zones de prélèvement de sol de 50 × 50 cm ont été dans un premier temps identifiées dans les traitements de manière à avoir un échantillonnage représentatif (Figure 3). Pour chacune des neuf zones de prélèvements, 5

ou 6 carottes de sol ont été prélevées et rassemblées en un seul et même échantillon. Les échantillons de sol ont été séchés à l'air libre puis tamisés à 4000 μm .

En raison de la texture sablonneuse des sols étudiés, la méthode de fractionnement physique de la matière organique particulaire qui a été utilisée est celle décrite par Koutika et al. (2007). Vingt grammes de sol, 5 billes en verre (environ 5 mm de diamètre) et 50 ml d'eau déminéralisée ont été introduits dans un pilulier puis agité pendant 16h avec un agitateur rotatif. La solution obtenue a été tamisée pour séparer les fractions 4000 – 250 μm , 250 – 50 μm et 0 – 50 μm . Les composants organiques des deux fractions les plus grossières ont été séparées de la fraction minérale par décantation. Les fractions suivantes ont été recueillies : la MOP grossière (4 000 – 250 μm), la MOP fine (250 – 50 μm) et la fraction organo minérale (0 – 50 μm). Toutes les fractions ont été séchées à 65°C puis pesées. Les concentrations en C et en N des fractions recueillies ont été déterminées tel que décrit dans le paragraphe 2.3.

2.3 Analyses chimiques

Les échantillons végétaux ont été pesés pour avoir la masse humide puis séchés à 65°C dans des étuves au laboratoire. Ils ont ensuite été broyés une première fois à Pointe-Noire. Une aliquote de chaque échantillon broyé a été envoyée à Nancy et broyée à nouveau plus finement. Une prise d'essai allant de 2 à 3.5 mg selon les échantillons et en fonction de l'analyse à réaliser, a été pesée au centième de mg sur les microbalances MX5 Mettler Toledo et MC5 Sartorius. Les analyses chimiques des échantillons végétaux, ne faisant pas intervenir les isotopes, ont été réalisées avec l'analyseur NCS 2500 Thermo Quest. Quant à l'analyse des échantillons pour lesquels la composition isotopique en ^{15}N était aussi recherchée, un analyseur élémentaire CN Carlo-Erba NA 1500 couplé à un spectromètre de masse isotopique (IRMS) Delta S Thermo Finnigan ou à un analyseur élémentaire Vario Isotope Cube couplé à un IRMS Isoprime 100 ont été utilisés. Les extraits de KCl ont été analysés par colorimétrie (SKALAR – SAN ++) pour déterminer les concentrations en NO_3^- et NH_4^+ des extraits, afin de suivre la production d'azote par minéralisation.

2.4 Analyses statistiques

Toutes les analyses statistiques ont été réalisées avec la version 2.15.2 du logiciel R. Une analyse de variance (ANOVA) suivie du test HSD de Tukey a été utilisée pour estimer les différences significatives entre les traitements au niveau de la production de biomasse, de la minéralomasse et des quantités d'azote retournant au sol via les chutes de litière. Les stocks d'azote dans la litière au sol et dans les rémanents d'exploitation dans les traitements ont été testés de la même manière, tout comme les différences observées entre les traitements au niveau de la concentration en azote dans le sol ainsi que la production d'azote durant l'incubation. L'homogénéité des variances a été testée avec le test de Levene.

Un modèle linéaire à effet mixte a été utilisé pour comparer les teneurs en azote des fractions de la matière organique du sol ainsi que leur contribution à l'azote total dans les trois traitements aux deux âges d'échantillonnage. Age et traitement ont été considérés comme des effets fixes et le bloc comme un effet aléatoire. Une analyse de contraste a ensuite été réalisée pour comparer deux à deux les traitements purs et mixtes (100A – 100E ; 100A – 50A50E ; 100E – 50A50E) aux deux âges, et évaluer l'effet de l'âge pour chaque traitement.

3. RESULTATS ET DISCUSSION

3.1 Production de biomasse et modification des relations de voisinage

3.1.1 Croissance et production de biomasse

L'évaluation de la biomasse produite passe nécessairement par le suivi de croissance des arbres suivi d'un échantillonnage représentatif de la plantation. Elle prend en compte la biomasse des parties pérennes et non pérennes des arbres en plantation et permet d'évaluer *in fine* une production primaire nette.

La Figure 5 représente l'évolution de la hauteur (Figure 5 A), du diamètre (Figure 5 B) ainsi que la variation de l'indice de volume (Figure 5 C) de l'*Eucalyptus urophylla x grandis* et de l'*Acacia mangium* dans le 100A, le 100E et le 50A50E. La hauteur des eucalyptus était significativement plus importante dans le traitement mixte (5.1 m en 2013 et 12.5 m en 2014) que dans le traitement pur (4.6 m en 2013 et 11.8 en 2014) (Figure 5 A). La hauteur n'était pas significativement différente entre les acacias des traitements 100A et 50A50E. Dans les traitements pur et mixte, le diamètre des eucalyptus était significativement différent au cours de la première année de mesure. Il s'élevait respectivement à 4 et 4.6 cm dans le 100E et le 50A50E (Figure 5 B). Cette différence significative a disparu les années suivantes. Contrairement aux eucalyptus, le diamètre moyen des acacias différait significativement entre le traitement pur (6.6 cm en 2013, 12.2 cm en 2014, 14.4 cm en 2015) et le traitement mixte (6.3 cm en 2013, 13.2 cm en 2014 et 17 cm en 2015). En 2013, la comparaison des deux espèces a permis de montrer un indice de volume significativement différent entre les traitements pur et mixte, (Figure 5 C). Elles ont disparu pour les eucalyptus en 2014 (0.08 m³ et 0.1 m³ respectivement dans les traitements pur et mixte).

L'estimation de la biomasse aérienne totale et celle des compartiments du tronc et du houppier a été faite à partir des équations allométriques appliquées aux inventaires réalisés au cours

des deux premières années de croissance. La biomasse aérienne totale était significativement différente entre les trois traitements à 12 mois (Tableau 2). La biomasse du compartiment «bois» était significativement plus élevée dans le 100A (0.15 kg m⁻²) que dans le 100E (0.08 kg m⁻²). Celle issue du 50A50E (0.12 kg m⁻²) n'était pas significativement différente des deux traitements purs. La biomasse des compartiments «écorces, feuilles et branches» était significativement différente entre tous les traitements. Il y avait significativement moins d'écorces dans le 100E (0.02 kg m⁻²) que dans le 100A (0.06 kg m⁻²) et le 50A50 (0.04 kg m⁻²) 12 mois après la plantation. La biomasse foliaire était plus élevée dans le 100A (0.3 kg m⁻²) que dans le 100E (0.1 kg m⁻²) à 12 mois ; une valeur intermédiaire a été observée dans le traitement mixte (0.2 kg m⁻²) (Tableau 2). A 24 mois, aucune différence significative n'a été observée entre les trois traitements en ce qui concerne la biomasse du bois et des écorces. Par contre, la biomasse des feuilles et des branches étaient significativement différente entre les traitements. En effet, il y avait significativement plus de feuilles et de branches dans le 100A et le 50A50E que dans le 100E. De même, la biomasse aérienne totale était significativement plus élevée dans le 100A (2.6 kg m⁻²) et le 50A50E (2.5 kg m⁻²) que dans le 100E (1.6 kg m⁻²).

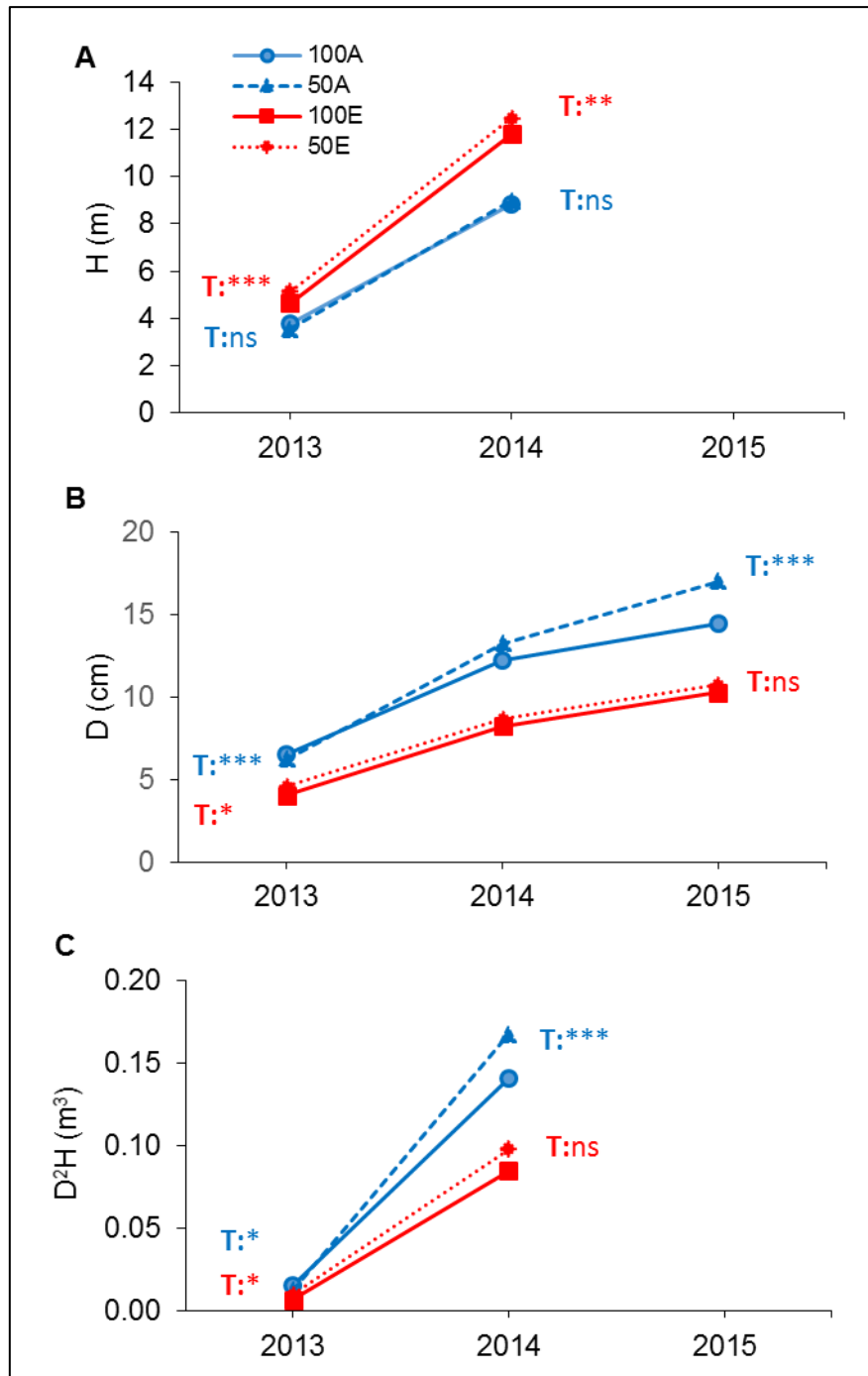


Figure 5 Croissance moyenne annuelle en hauteur (A), en diamètre (B) et en volume (D^2H) des deux espèces dans les traitements purs d'acacia (100A) et d'eucalyptus (100E) et dans le traitement mixte (50A50E) de la plantation. En bleu la croissance des acacias et en rouge celle des eucalyptus. L'effet du traitement (T) pur ou mixte sur la croissance des deux espèces a été testé pour les différentes années de mesure. L'effet du traitement T (ANOVA) est significatif à 5% (*), 1% (**) ou 0.1% (***), (ns) indique un effet du traitement non significatif.

Tableau 2 Biomasse des compartiments aériens des arbres et biomasse aérienne totale à 12 et 24 mois, dans les traitements purs d'acacia (100A) et d'eucalyptus (100E), et, dans le traitement mixte (50A50E) de la plantation. Il s'agit des moyennes (\pm erreur standard) estimées sur cinq blocs. Pour chaque année et chaque compartiment, des lettres indiquent les différences significatives entre les traitements (test HSD de Tuckey) au seuil de risque 5% lorsque l'effet traitement (ANOVA) est significatif à 5% (*), 1% (**), ou 0.1%(***), (ns) indique un effet traitement non significatif. La contribution de chacune des espèces dans le traitement mixte est indiquée dans les deux dernières colonnes.

| | | Biomasse aérienne (kg m ⁻²) | | | | | |
|---------|----------|---|--------------------|--------------------|------------------|-----------------|-----------------|
| | | 100A | 50A50E | 100E | Effet traitement | 50A | 50E |
| 12 mois | Bois | 0.15 \pm 0.01 a | 0.12 \pm 0.02 ab | 0.08 \pm 0.01b | ** | 0.06 \pm 0.01 | 0.05 \pm 0.01 |
| | Ecorces | 0.06 \pm 0.004 a | 0.04 \pm 0.01 b | 0.02 \pm 0.001 c | *** | 0.03 \pm 0.00 | 0.01 \pm 0.00 |
| | Feuilles | 0.30 \pm 0.01 a | 0.18 \pm 0.02 b | 0.08 \pm 0.004 c | *** | 0.14 \pm 0.01 | 0.05 \pm 0.01 |
| | Branches | 0.20 \pm 0.01 a | 0.14 \pm 0.02 b | 0.08 \pm 0.01 c | *** | 0.09 \pm 0.01 | 0.05 \pm 0.01 |
| | Total | 0.70 \pm 0.04 a | 0.48 \pm 0.05 b | 0.25 \pm 0.02 c | *** | 0.31 \pm 0.04 | 0.17 \pm 0.02 |
| 24 mois | Bois | 0.82 \pm 0.08 | 0.99 \pm 0.06 | 0.87 \pm 0.09 | ns | 0.52 \pm 0.03 | 0.50 \pm 0.04 |
| | Ecorces | 0.23 \pm 0.02 | 0.23 \pm 0.01 | 0.18 \pm 0.02 | ns | 0.14 \pm 0.01 | 0.09 \pm 0.01 |
| | Feuilles | 0.67 \pm 0.06 a | 0.54 \pm 0.03 a | 0.19 \pm 0.01 b | *** | 0.42 \pm 0.02 | 0.12 \pm 0.02 |
| | Branches | 0.91 \pm 0.08 a | 0.77 \pm 0.05 a | 0.36 \pm 0.07 b | *** | 0.60 \pm 0.03 | 0.21 \pm 0.03 |
| | Total | 2.63 \pm 0.25 a | 2.54 \pm 0.15 a | 1.60 \pm 0.19 b | ** | 1.65 \pm 0.1 | 0.90 \pm 0.1 |

Les chutes de litière cumulées sur la période allant de juin 2013 (premières chutes) à mars 2014 (2 ans) étaient significativement plus élevées dans le 100A ($0.50 \text{ kg m}^{-2} \text{ an}^{-1}$) que dans le 100E ($0.27 \text{ kg m}^{-2} \text{ an}^{-1}$) et dans le 50A50E ($0.33 \text{ kg m}^{-2} \text{ an}^{-1}$). Il n'y avait pas de différence significativement entre le 100E et le 50A50E. Dans le 50A50E, les résultats montrent que l'eucalyptus (0.16) et l'acacia (0.17) ont contribué de façon équivalente à la quantité totale de matière sèche issue des chutes de litière (Figure 6).

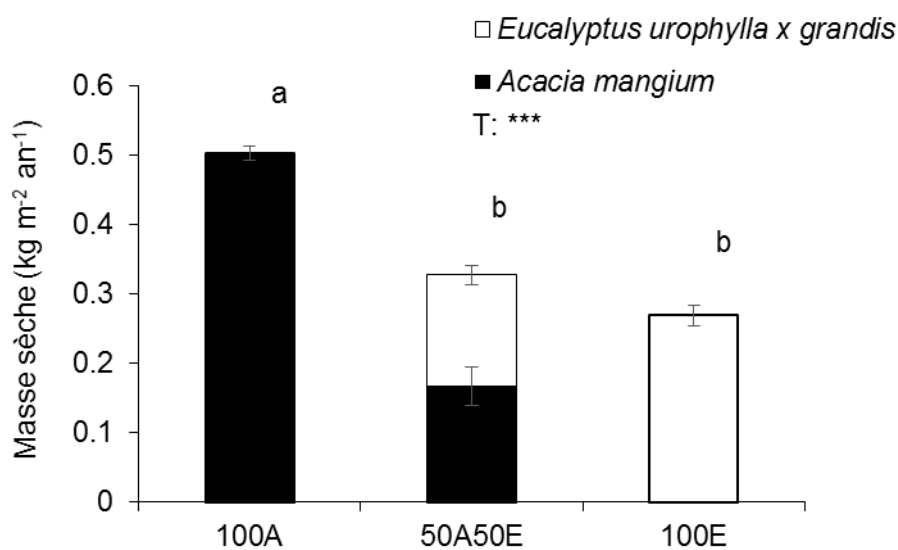


Figure 6 Masses sèches des chutes de litières cumulées de juin 2013 à mars 2014 dans les traitements purs d'acacia (100A) et d'eucalyptus (100E), et, dans le traitement mixte (50A50E). Pour chaque traitement, des lettres différentes indiquent des différences significatives entre les traitements T (test HSD de Tuckey) au risque de 5% lorsque l'effet traitement T (ANOVA) est significatif à 5% (*), 1% (**) ou 0.1%(***). Les barres verticales indiquent les erreurs standards entre les blocs (n = 5).

La production primaire nette des compartiments aériens des arbres de la plantation a été estimée entre 12 et 24 mois. Cette estimation prenait en compte la biomasse aérienne pérenne et non pérenne (chutes de litière aérienne). Les résultats ne montraient pas de différence significative entre les traitements 100A et 50A50E dont l'ANPP s'élevait à $2.4 \text{ kg m}^{-2} \text{ an}^{-1}$ (Figure 7). Elle était cependant significativement plus élevée dans le 100A que dans le 100E ($1.6 \text{ kg m}^{-2} \text{ an}^{-1}$). La production primaire nette de feuilles, qui inclut la variation de la biomasse foliaire et les chutes de litière et de branches était plus élevée dans le 100A et le 50A50E que

dans le 100E (Figure 7). La Figure 7 montre une production de bois sensiblement plus élevée dans le 100E que dans le 100A. La différence observée n'est cependant pas significative à ce stade de développement.

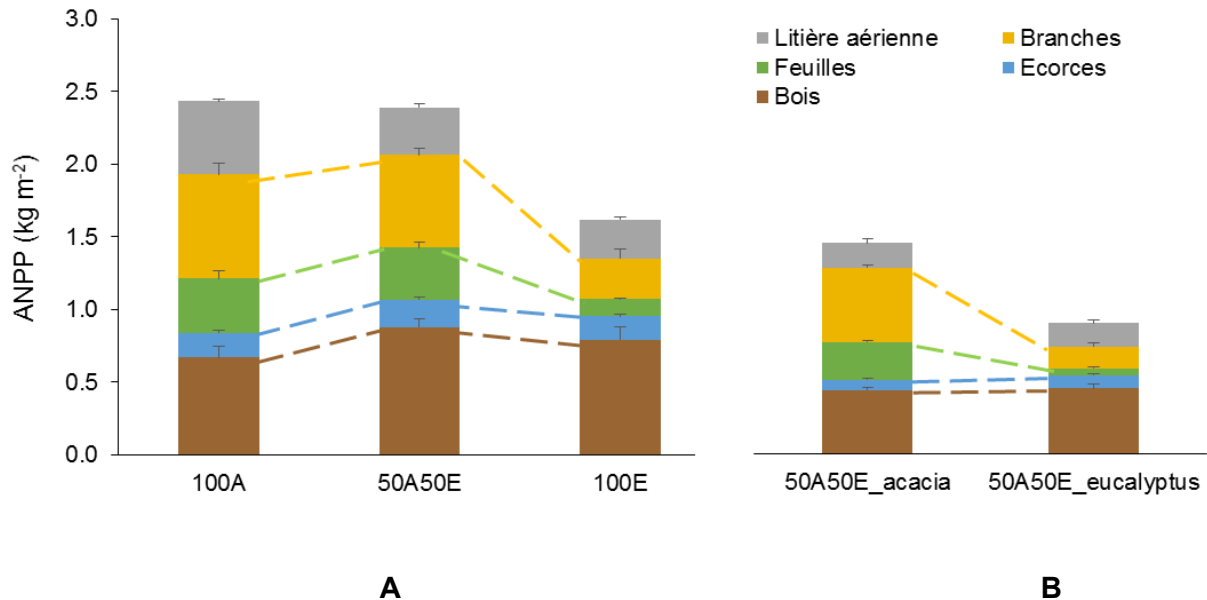


Figure 7 Production primaire nette aérienne (ANPP) : variation de la biomasse des branches ($dB_{branches}$), des feuilles ($dB_{feuilles}$), des écorces ($dB_{écorces}$), du bois (dB_{bois}) et chute annuelle de litière aérienne dans les traitements purs d'acacia (100A) et d'eucalyptus (100E) et dans le traitement mixte (50A50E) (Histogramme A). La contribution de chacune des espèces dans le traitement mixte a été décomposée (Histogramme B). Les barres verticales indiquent l'erreur standard entre les blocs ($n=5$).

Le Tableau 3 présente la biomasse des racines fines (RF), moyennes (RM) et grosses (RG) mesurée à l'âge de 24 mois, dans les peuplements purs d'acacia et d'eucalyptus (100A, 100E) ainsi que dans le peuplement mixte (50A50E) de la plantation. Aucune différence significative n'a été observée entre les traitements pour ces trois classes de racines.

Tableau 3 Biomasse des grosses (RG), moyennes (RM) et fines (RF) racines à l'âge de 24 mois dans les peuplements purs d'acacia (100A), d'eucalyptus (100E) et dans les peuplements mixtes (50A50E) de la plantation. Il s'agit de moyenne (\pm erreur standard) estimée sur cinq blocs. Pour chaque classe de racines, l'effet traitement est non significatif (ns). La contribution de chacune des espèces dans le traitement mixte est indiquée dans les deux dernières colonnes.

| Biomasse racinaire (kg m ⁻²) | | | | | | |
|--|-----------------|-----------------|-----------------|------------------|-----------------|-----------------|
| | 100A | 50A50E | 100E | Effet traitement | 50A | 50E |
| RG | 0.14 \pm 0.01 | 0.16 \pm 0.01 | 0.13 \pm 0.02 | ns | 0.09 \pm 0.00 | 0.07 \pm 0.01 |
| RM | 0.12 \pm 0.02 | 0.16 \pm 0.04 | 0.14 \pm 0.01 | ns | 0.07 \pm 0.02 | 0.09 \pm 0.04 |
| RF | 0.27 \pm 0.05 | 0.20 \pm 0.03 | 0.15 \pm 0.02 | ns | 0.11 \pm 0.02 | 0.09 \pm 0.02 |

3.1.2 Effet du voisinage sur les arbres

La Figure 8 présente la variation de l'accroissement de la surface terrière d'un arbre (surface de la section transversale à 1.30 m de hauteur) en fonction de son indice de voisinage calculé dans les traitements purs (100A et 100E) et dans le traitement mixte (50A50E). La différence de pente entre traitement pour chacune des deux espèces sur les trois années d'étude a été testée (Tableau 4). Les résultats présentés dans le Tableau 4 permettent de voir une pente plus élevée pour les acacias dans le 50A50E que dans le 100A au cours des deux premières années de croissance. Ces résultats indiquent que pour les acacias et durant cette période, la compétition interspécifique est plus importante que la compétition intraspécifique dans cette plantation mixte. Les résultats de la troisième année de croissance ont montré que les pentes des droites de régression n'étaient pas significativement différentes. Pour les eucalyptus, les valeurs des pentes des droites de régression linéaire semblaient indiquer une influence positive du voisinage au cours des deux premières années de croissance, mais cette tendance était non significative à cet âge de la plantation (Tableau 4). Pour la troisième année, la tendance était inversée, sans que la différence entre le 100E et le 50A50E soit significative.

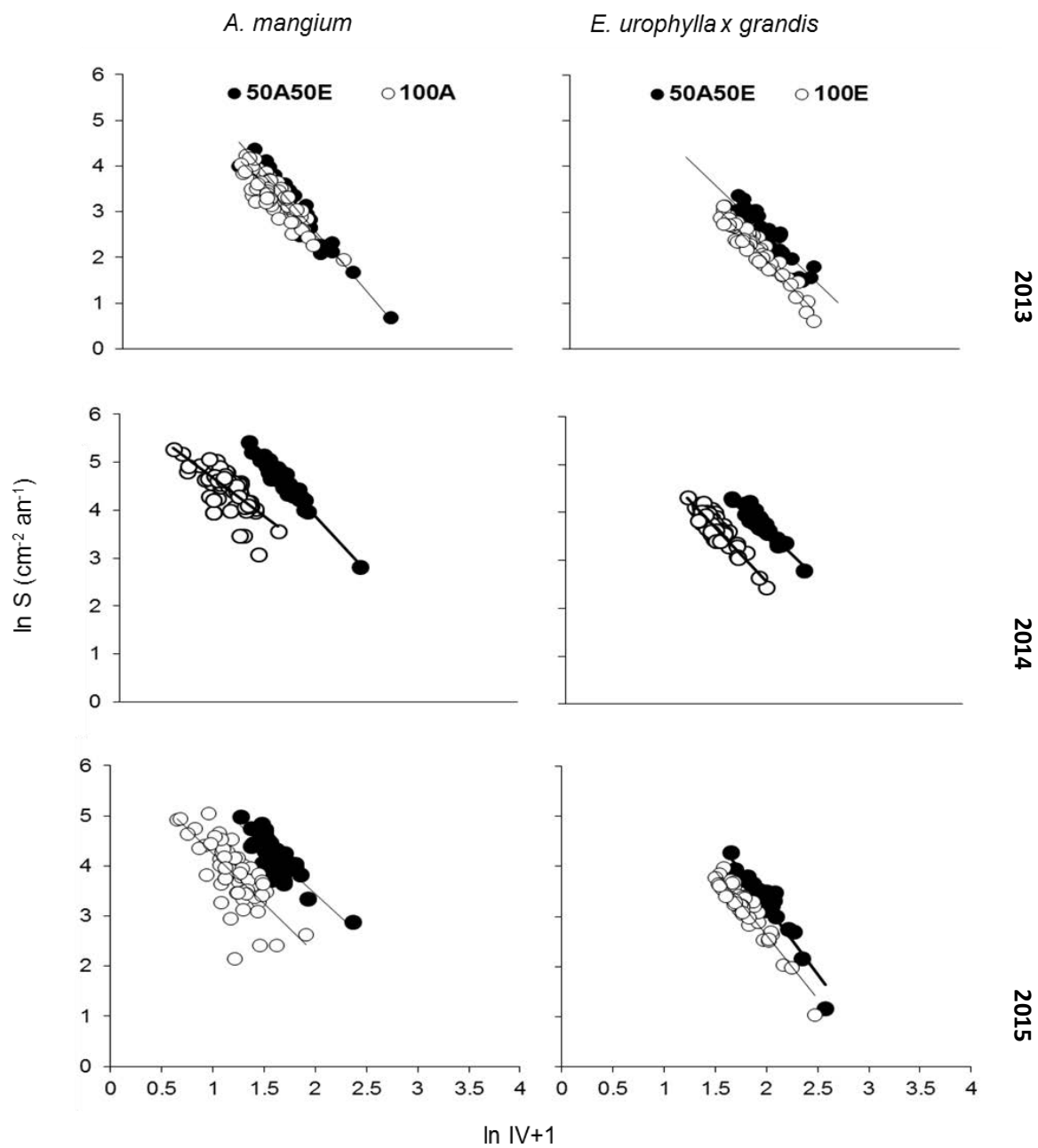


Figure 8 Logarithme de l'accroissement de la surface terrière d'un arbre en fonction du logarithme de son indice de voisinage pour l'acacia et l'eucalyptus dans les traitements purs (100A, 100E) et dans le traitement mixte (50A50E). Les pentes des droites et les coefficients de corrélation (r^2) sont indiqués dans le tableau 4.

Tableau 4 Effets du voisinage sur les arbres dans les traitements purs (100A et 100E) et dans le mixte (50A50E). Pour chaque année, l'interaction entre l'indice de voisinage et le traitement (IV*T) est significatif à 5% pour l'acacia (année 1 et 2), (ns) indique une interaction non significative. La variation du logarithme de l'indice du voisinage est illustrée sur la figure 8.

| Espèces | Age (année) | Pur | | | Mixte | | | Statistiques |
|------------|-------------|-----------|------------|----------------|-----------|------------|----------------|--------------|
| | | Rayon (m) | Pente | r ² | Rayon (m) | Pente | r ² | IV * T |
| Acacia | 1 | 10 | -2.1 ± 0.1 | 0.77 | 13 | -2.5 ± 0.1 | 0.91 | * |
| | 2 | 7.2 | -1.5 ± 0.2 | 0.49 | 12 | -2.2 ± 0.1 | 0.94 | * |
| | 3 | 8 | -1.9 ± 0.2 | 0.53 | 13 | -1.8 ± 0.2 | 0.69 | ns |
| Eucalyptus | 1 | 13 | -2.3 ± 0.1 | 0.94 | 13 | -2.0 ± 0.2 | 0.81 | ns |
| | 2 | 9 | -2.2 ± 0.1 | 0.81 | 12 | -2.0 ± 0.1 | 0.91 | ns |
| | 3 | 12 | -2.4 ± 0.1 | 0.92 | 13 | -2.7 ± 0.2 | 0.88 | ns |

3.1.3 Discussion

Les résultats obtenus ont permis de mettre en évidence l'effet de l'introduction de l'acacia dans le traitement pur d'eucalyptus sur la croissance, la production de biomasse et les relations de voisinage entre les espèces.

Dans un premier temps, ils montrent que la hauteur des eucalyptus dans les traitements mixtes est positivement affectée par la présence des acacias. Un effet positif du mélange sur la croissance de l'eucalyptus a également été observé dans certaines études qui montrent une augmentation de la croissance moyenne des eucalyptus par rapport à l'espèce fixatrice introduite (Boyden et al, 2005 ; Bouillet et al, 2013). De plus, nous avons observés un diamètre moyen des acacias significativement plus grand dans le 50A50E que dans le 100A. Pourtant, en fin de première rotation, il a été montré que la croissance des acacias était nettement réduite dans le peuplement mixte par rapport au traitement pur (Epron et al, 2013). Malgré des diamètres moyens plus élevés dans le 50A50E que dans le 100A, la croissance en surface terrière de chaque acacia semble plus sensible à une augmentation de l'indice de voisinage en présence d'eucalyptus. Par contre, les résultats ne montrent aucun effet significatif du voisinage sur les eucalyptus, qu'ils soient en peuplement pur ou en mixte certainement lié à

l'âge juvénile de la plantation. En effet, il est probablement trop tôt à ce stade pour conclure définitivement sur la nature des interactions au sein du peuplement mixte, celles-ci évoluant rapidement dans les peuplements juvéniles avant d'être stables dans les peuplements plus matures (Forrester et al, 2011). La production primaire de biomasse aérienne (ANPP) apparaît plus importante dans le 100A que dans le 100E, et n'est pas significativement différente dans le 50A50E (Figure 7). Ce n'était cependant pas le cas à la fin de la première rotation de plantation mixte où une ANPP significativement supérieure dans le 50A50E ($1.29 \text{ kg m}^{-2} \text{ an}^{-1}$) que dans le 100A ($0.86 \text{ kg m}^{-2} \text{ an}^{-1}$) avait été trouvée (Epron et al, 2013). Par contre cette étude met en évidence une production primaire nette de bois, nettement plus élevée dans le 50A50E et dans le 100E que dans le 100A. Cette tendance est également observée dans nos résultats, mais ceux-ci ne sont pas encore significatifs à ce stade de développement de la plantation. Cependant, les résultats obtenus sur toute une rotation de plantation mixte au Brésil ont montré une faible production de bois dans le 50A50E comparé au 100E lié à une faible production primaire nette et brute (Nouvellon et al, 2012). Au contraire, dans une parcelle contenant de l'*Eucalyptus globulus* et de l'*Acacia mearnsii*, le traitement mixte produisait plus de biomasse que les traitements purs avec peu de fertilisants. À un niveau élevé de fertilisants, l'eucalyptus avait tendance à dominer l'acacia mais produisait autant de biomasse que dans le traitement pur d'eucalyptus (Forrester et al, 2005). Ainsi, à la fin de la seconde rotation de plantation mixte du site de Kissoko, il est possible que la production primaire nette puisse présenter une tendance autre que celle observée actuellement, soulignant ainsi l'intérêt de poursuivre cette étude.

3.2 L'azote dans le peuplement

3.2.1 Minéralomasse azotée aérienne et racinaire

La minéralomasse azotée aérienne était significativement différente entre tous les traitements et pour chaque compartiment aérien à 12 mois. Elle était globalement plus

importante dans le 100A (10.3 g N m⁻²) que dans le 50A50E (6.0 g N m⁻²) et le 100E (2.1 g N m⁻²) (Tableau 5). Il y avait globalement plus d'azote dans le bois dans le 100A (0.40 g N m⁻²) que dans le 50A50E (0.27 g N m⁻²) et le 100E (0.15 g N m⁻²) (Tableau 5). Cette tendance était la même pour la minéralomasse azotée des écorces, des feuilles et des branches. La minéralomasse azotée des feuilles se distinguait de celle des autres compartiments aériens par des valeurs largement supérieures. En effet, elle s'élevait à 8.4 g N m⁻², 4.9 g N m⁻² et 1.7 g N m⁻² respectivement dans le 100A, le 50A50E et le 100E alors qu'elle n'était que de 0.6 g N m⁻², 0.3 g N m⁻² et 0.1 g N m⁻² respectivement dans ces mêmes traitements en ce qui concerne les écorces (Tableau 5) A 24 mois, la minéralomasse azotée de tous les compartiments aériens ainsi que la minéralomasse totale n'était pas significativement différente entre le 100A et le 50A50E : 30.1 g N m⁻² dans le 100A et 23.5 g N m⁻² dans le 50A50E pour la minéralomasse aérienne totale (Tableau 5). Elle était significativement plus élevée dans ces deux traitements que dans le 100E où elle n'atteignait que 6.3 g N m⁻² (Tableau 5). Comme à 12 mois, les feuilles avaient la minéralomasse azotée la plus importante et était significativement plus élevée dans le 100A (19.7 g N m⁻²) et le 50A50E (15.2 g N m⁻²) que dans le 100E (4.1 g N m⁻²) (Tableau 5). À 24 mois, la minéralomasse azotée des grosses racines était significativement différente entre les traitements (1.0 g N m⁻², 1.2 g N m⁻², 0.5 g N m⁻² respectivement dans le 100A, le 50A50E et le 100E). Au niveau des racines moyennes des différences significatives sont observées entre les deux traitements purs, ainsi qu'entre le 50A50E et le 100E. La minéralomasse des racines fines est significativement enrichie en N dans les traitements où il y a de l'acacia par rapport au 100E (Tableau 6).

Tableau 5 Minéralomasse azotée des compartiments aériens et minéralomasse azotée totale pour les âges 12 et 24 mois dans les peuplements purs d'acacia (100A) et d'eucalyptus (100E) et dans les peuplements mixtes (50A50E) de la plantation. Pour chaque année et chaque compartiment, des lettres différentes indiquent des différences significatives entre les traitements (test HSD de Tuckey) au risque de 5% lorsque l'effet traitement (ANOVA) est significatif à 5% (*), 1% (**) ou 0.1%(***), (ns) indique un effet traitement non significatif.). La contribution de chacune des espèces dans le traitement mixte est indiquée dans les deux dernières colonnes.

| | | Minéralomasse azotée (g N m ⁻²) | | | | | |
|----------------|----------|---|---------------|--------------|---------------------|--------------|-------------|
| | | 100A | 50A50E | 100E | Effet Traitement | 50A | 50E |
| 12 mois | Bois | 0.4 ± 0.03 a | 0.3 ± 0.04 ab | 0.1 ± 0.01 b | *** | 0.20 ± 0.03 | 0.10 ± 0.02 |
| | Ecorces | 0.6 ± 0.04 a | 0.3 ± 0.04 b | 0.1 ± 0.01 c | *** | 0.30 ± 0.04 | 0.05 ± 0.01 |
| | Feuilles | 8.4 ± 0.40 a | 4.9 ± 0.50 b | 1.7 ± 0.10 c | *** | 3.80 ± 0.40 | 1.07 ± 0.10 |
| | Branches | 0.9 ± 0.05 a | 0.5 ± 0.05 b | 0.2 ± 0.01 c | *** | 0.40 ± 0.04 | 0.15 ± 0.02 |
| | Total | 10.3 ± 0.50 a | 6.0 ± 0.60 b | 2.1 ± 0.10 c | *** | 4.61 ± 0.50 | 1.40 ± 0.20 |
| 24 mois | Bois | 1.8 ± 0.2 a | 1.8 ± 0.1 a | 1.0 ± 0.1 b | ** | 1.20 ± 0.06 | 0.65 ± 0.04 |
| | Ecorces | 2.7 ± 0.3 a | 2.0 ± 0.1 ab | 0.5 ± 0.1 b | *** | 1.70 ± 0.08 | 0.30 ± 0.01 |
| | Feuilles | 19.7 ± 1.8 a | 15.2 ± 0.8 a | 4.1 ± 0.3 b | *** | 12.40 ± 0.60 | 2.82 ± 0.33 |
| | Branches | 5.8 ± 0.5 a | 4.5 ± 0.4 a | 0.6 ± 0.1 b | *** | 3.62 ± 0.20 | 0.90 ± 0.30 |
| | Total | 30.1 ± 2.8 a | 23.5 ± 1.4 a | 6.3 ± 0.6 b | *** | 18.90 ± 0.92 | 4.70 ± 0.70 |

Tableau 6 Minéralomasse azotée des racines fines (RF), moyennes (RM) et grosses (RG) des arbres à l'âge de 24 mois dans les peuplements purs d'acacia (100A), d'eucalyptus (100E) et dans les peuplements mixtes (50A50E) de la plantation. Il s'agit de moyenne (\pm erreur standard) estimée sur cinq blocs. Pour chaque classe de racines, des lettres différentes indiquent des différences significatives entre les traitements (test HSD de Tuckey) au risque de 5% lorsque l'effet traitement (ANOVA) est significatif à 5% (*), 1% (**) ou 0.1%(***), (ns) indique un effet traitement non significatif.). La contribution de chacune des espèces dans le traitement mixte est indiquée dans les deux dernières colonnes.

| | | Minéralomasse azotée (g N m ⁻²) | | | Effet Traitement | 50A | 50E |
|---------|----|---|----------------|----------------|---------------------|-----------------|-----------------|
| | | 100A | 50A50E | 100E | | | |
| 24 mois | RG | 1.0 \pm 0.1a | 1.2 \pm 0.1a | 0.5 \pm 0.1b | *** | 0.72 \pm 0.04 | 0.47 \pm 0.05 |
| | RM | 1.3 \pm 0.2ab | 1.7 \pm 0.4a | 0.5 \pm 0.0b | * | 1.00 \pm 0.30 | 0.74 \pm 0.34 |
| | RF | 5.2 \pm 1.0a | 2.7 \pm 0.5b | 1.0 \pm 0.1b | *** | 1.83 \pm 0.4 | 0.83 \pm 0.20 |

3.2.2 Fixation de l'azote atmosphérique et transfert de l'azote fixé

La fixation du N atmosphérique par l'*Acacia mangium* a été évaluée par la méthode de dilution isotopique à partir de la deuxième année de croissance. Le pourcentage d'azote fixé par l'acacia deux ans après la plantation de la seconde rotation, était plus élevé dans le 50A50E (80%) que dans le 100A (59%) (Tableau 7). Dans le traitement mixte, le pourcentage s'élevait à 64% en considérant l'azote contenu dans la biomasse des deux espèces. La quantité d'azote contenu dans la biomasse provenant de la fixation de l'azote atmosphérique par l'acacia a été estimée à 28 g m⁻² dans le 100A et à 22 g m⁻² dans le 50A50E sans distinction d'espèce, en prenant en compte l'azote contenu dans les chutes de litière. Seulement 1.5 g m⁻² de cet azote ont été retrouvés dans les compartiments de l'eucalyptus dans le 50A50E. A ce stade de développement, le transfert de l'azote fixé par l'acacia à l'eucalyptus a été estimé à 7% (Tableau 7).

Tableau 7 Pourcentage d'azote d'origine atmosphérique contenu dans la biomasse (Ndfa) et estimation de la fixation (Nfix) de l'azote dans le 100A, et dans le 50A50E. Pourcentage d'azote d'origine atmosphérique transféré à l'eucalyptus par l'acacia dans le traitement mixte. Les lettres A et E désignent respectivement *Acacia mangium* et *Eucalyptus urophylla x grandis*.

| | Espèces | Ndfa (%) | Nfix (g m ⁻²) | Transfert (%) |
|--------|---------|----------|---------------------------|---------------|
| 100A | A | 59% | 27.5 | |
| 50A50E | A | 80% | 20.6 | |
| 50A50E | E | 17% | 1.5 | 7% |
| 50A50E | A + E | 64% | 22.0 | |

3.2.3 Discussion

L'apport d'azote dans les plantations forestières établies sur des sols pauvres est nécessaire pour en garantir une production durable. L'option respectueuse de l'environnement s'opposant ou complétant l'option fertilisation, a été celle de l'introduction d'une espèce

fixatrice d'azote. L'isotope 15 de l'azote (^{15}N) a été utilisé pour estimer le pourcentage d'azote dans les plantes qui est issu de la fixation symbiotique du N_2 . Les résultats ont permis de mettre en évidence un pourcentage d'azote atmosphérique fixé très élevé à 24 mois dans les traitements 100A et 50A50E. Ceci rejoint les résultats de Galiana et al, (1996) obtenus dans une plantation d'*A. mangium* intercalée de lignes d'eucalyptus en Côte d'Ivoire. Ces auteurs ont montré que le potentiel fixateur de l'*Acacia mangium* était particulièrement élevé sur des sites pauvres en azote comme c'est le cas sur notre site expérimental. Ils montrent en outre un enrichissement en azote des parties aériennes de l'acacia par rapport à celles des eucalyptus. De plus, ces concentrations fortes en azote dans les compartiments aériens de l'acacia sont la conséquence directe de la fixation symbiotique de l'azote atmosphérique, comme l'ont montré Bouillet et al (2008). Ces auteurs trouvent également un Ndfa (58.8 %) équivalent à celui trouvé dans notre étude pour des acacias âgé de 30 mois au Brésil. Cette valeur est cependant supérieure au pourcentage d'azote fixé dans une étude menée aux Philippines (45 %) chez des acacias âgé de 4 ans (Mercado et al, 2011). Cette étude visait à montrer si la capacité de l'*Acacia mangium* à fixer le N_2 était affectée par son âge. Les auteurs de cette étude ont trouvé 16 g N m^{-2} d'azote fixé mais ne mettent cependant pas en évidence une corrélation entre l'âge de l'acacia et le pourcentage d'azote fixé (Mercado et al, 2011). Comparé à ce qu'ils trouvent, on pourrait être amené à croire que le pourcentage de fixation du N atmosphérique baisse avec l'âge avancé de la légumineuse. Pour le vérifier, il serait intéressant de refaire une étude sur la fixation du N_2 à un âge plus avancé de notre plantation mixte. Par ailleurs, d'après le Tableau 7 le Ndfa de l'acacia est beaucoup plus élevé dans le traitement mixte (50A50E) que dans le traitement pur en dépit du fait que la densité d'acacia y est réduite de moitié. Ceci pourrait être lié à l'effet négatif du voisinage sur les acacias dans le 50A50E (Tableau 7). Le Tableau 4 permet de voir un effet négatif du voisinage des eucalyptus sur l'acacia dans le 50A50E comparé au 100A. Ainsi, le mélange engendrerait chez l'acacia une réaction traduite par une augmentation de la fixation symbiotique dans le 50A50E visant à compenser une compétition accrue pour les formes minérales d'azote dans le sol. Cette observation a également été faite au Brésil grâce à la méthode de dilution isotopique

(Bouillet et al, 2008). Bien que la fixation par l'acacia soit très élevée dans le peuplement mixte, le transfert vers les eucalyptus reste assez faible (7%) à 2 ans. Dans une étude antérieure réalisée au Brésil, le transfert était encore plus faible (Bouillet et al, 2008). Il est possible que la durée d'observation soit trop courte pour permettre un retour au sol sous forme organique et la minéralisation de l'azote fixé par l'acacia. Il serait intéressant de poursuivre ce travail afin de mieux appréhender les processus de transferts de l'azote vers l'eucalyptus sur une durée plus longue.

3.3 Stocks d'azote dans le sol

3.3.1 Apport d'azote par les litières aériennes

Dans cette plantation installée en 2012, les concentrations de N retournant au sol via les chutes de litière aérienne cumulées de juin 2013 à mars 2014 étaient significativement plus élevées dans le 100A que dans le 50A50E et le 100E avec respectivement 8,4 et 2 g m⁻² an⁻¹ (Figure 9). L'apport d'azote par les litières d'acacia (3 g m⁻² an⁻¹) était significativement plus élevé que celui apporté par les eucalyptus (1 g m⁻² an⁻¹) dans 50A50E.

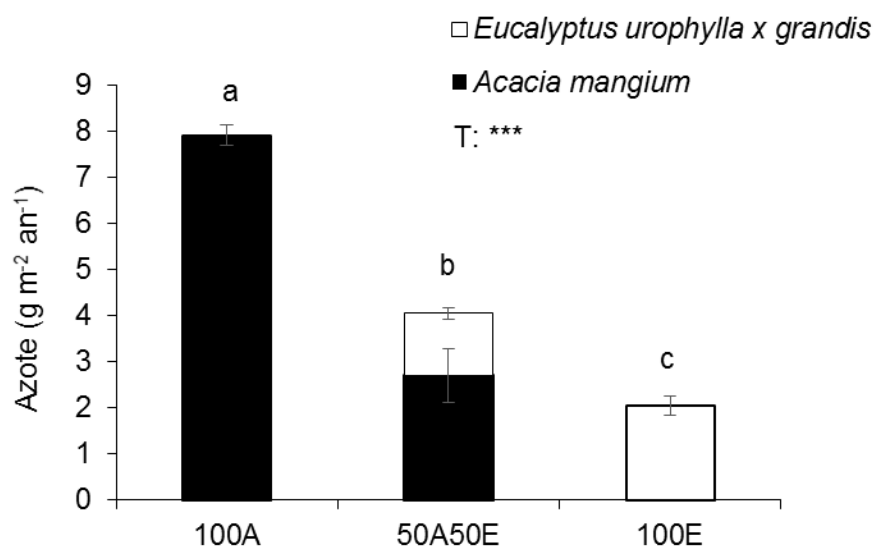


Figure 9 Apport annuel d'azote par les chutes de litière cumulées de juin 2013 à mars 2014, dans les traitements purs (100A, 100E) et mixte (50A50E). Les barres verticales indiquent l'erreur standard entre les blocs (n = 5). Pour chaque espèce et chaque traitement les lettres différentes indiquent des différences significatives entre les traitements (test HSD de Tuckey) au risque de 5% lorsque l'effet traitement T (ANOVA) est significatif à 5% (*), 1% (**) ou 0.1%(***)

3.3.2 Rémanents d'exploitation et stock d'azote dans la litière au sol

Un an après la plantation, l'effet du traitement observé au moment de la coupe à blanc était toujours marqué en raison de la décomposition des rémanents d'exploitation qui entraînent une augmentation du stock d'azote retrouvé dans la litière au sol.

Il y avait significativement plus de rémanents d'exploitation dans les traitements 100A (24.9 g m⁻²) et 50A50E (21.4 g m⁻²) que dans le 100E (12.3 g m⁻²). Les apports d'azote par les rémanents d'exploitation de la première rotation ont été 3.4 et 2.6 fois respectivement plus élevés dans les traitements 100A et 50A50E que dans le 100E (Figure 10 A). Le stock le plus élevé a été observé dans les rémanents des acacias où il était significativement plus élevé que celui observé dans les rémanents des eucalyptus. En effet, le stock de N des rémanents d'exploitation était significativement plus élevé dans le 100A (23.1 g m⁻²) et le 50A50E (17.5 g m⁻²) que dans le 100E (6.7 g m⁻²).

Il n'y avait pas d'effet du traitement sur les quantités de litière au sol entre les traitements 100A, 100E et dans le peuplement mixte (Figure 10 B) pour les deux dates. Le stock de N quantifié dans la litière au sol, était significativement différent entre les traitements. Il était plus élevé dans le 100A que dans le 50A50E et dans le 100E, avec 25.4 g m⁻², 14.4 g m⁻² et 7.2 g m⁻² respectivement dans ces traitements (Figure 10 C).

3.3.3 Discussion

La décomposition de la litière à la surface du sol constitue une source d'azote pour la plantation. La durabilité des plantations d'eucalyptus établis sur des sols sableux pauvres en azote repose en grande partie sur les rémanents organiques (Versini et al, 2014b). Les apports de litière dans le sol tout au long de la rotation peuvent avoir un impact majeur sur la quantité et la qualité de la matière organique du sol (MOS) (Tiarks et Ranger, 2008).

Le stock d'azote dans les rémanents d'exploitation combiné à celui de la litière au sol était significativement plus élevé dans le 100A et dans le 50A50E que dans le 100E. Ces résultats sont en accord avec les résultats obtenus sur la rotation précédente qui montraient une croissance élevée, un indice foliaire et une biomasse à la récolte significativement supérieure dans le 100A et le 50A50E (Bouillet et al. 2013 ; Epron et al. 2013). De plus, les résultats indiquent un stock en N deux à trois fois plus élevé dans les rémanents et dans la litière au sol des acacias comparé à celui des eucalyptus. Ainsi, ce stock d'azote significativement élevé, combiné aux grandes quantités de biomasse des rémanents d'exploitation des traitements 100A et 50A50E, expliquent l'augmentation de l'azote disponible dans le sol à la fin de la première rotation. Le stock d'azote des rémanents d'exploitation est également une conséquence directe de la fixation symbiotique réalisés par les acacias au cours de la première rotation. En effet au cours de cette précédente rotation, 90% de la teneur en N des acacias provenait de la fixation symbiotique du N atmosphérique dans le traitement mixte 50A100E (Bouillet et al. 2013). L'azote fixé a été évalué à 34.0 g m⁻² d'azote fixé durant les 34 premiers mois qui ont suivies la plantation (Bouillet et al, 2013). Par ailleurs, par la méthode d'abondance naturelle, la fixation annuelle de l'azote sur le site de Kissoko a été estimée à 21.0 g m⁻² an⁻¹ durant les 2.5 premières années de la plantation (Bouillet et al. 2010 ; Epron et al. 2013). Nos résultats sur le stock d'azote dans la litière au sol concordent avec des précédents résultats qui montraient un stock d'azote plus élevé sous les espèces fixatrices d'azote (Rothe et al. 2002 ; Inagaki et al. 2011 ; Voigtlaender et al. 2012). Ceci pourrait aussi s'expliquer par le fait qu'au cours de la rotation les litières aériennes issues des acacias étaient significativement riche en azote. En effet, le stock d'azote annuel dans la litière aérienne durant la rotation précédente était de 112 kg ha⁻¹, 63 kg ha⁻¹ et 30 kg ha⁻¹ respectivement dans le 100A, le 50A50E et le 100E (Koutika et al. 2014). Nos résultats ont montrés une tendance semblable à celle de cette précédente étude, ce qui nous permet de comprendre l'enrichissement en azote du sol à la fin de la première rotation. Un fractionnement de la matière organique ainsi que l'étude la minéralisation de cet azote s'avère être important afin d'évaluer le recyclage de l'azote fixé dans le sol et comprendre l'effet sur la croissance des arbres.

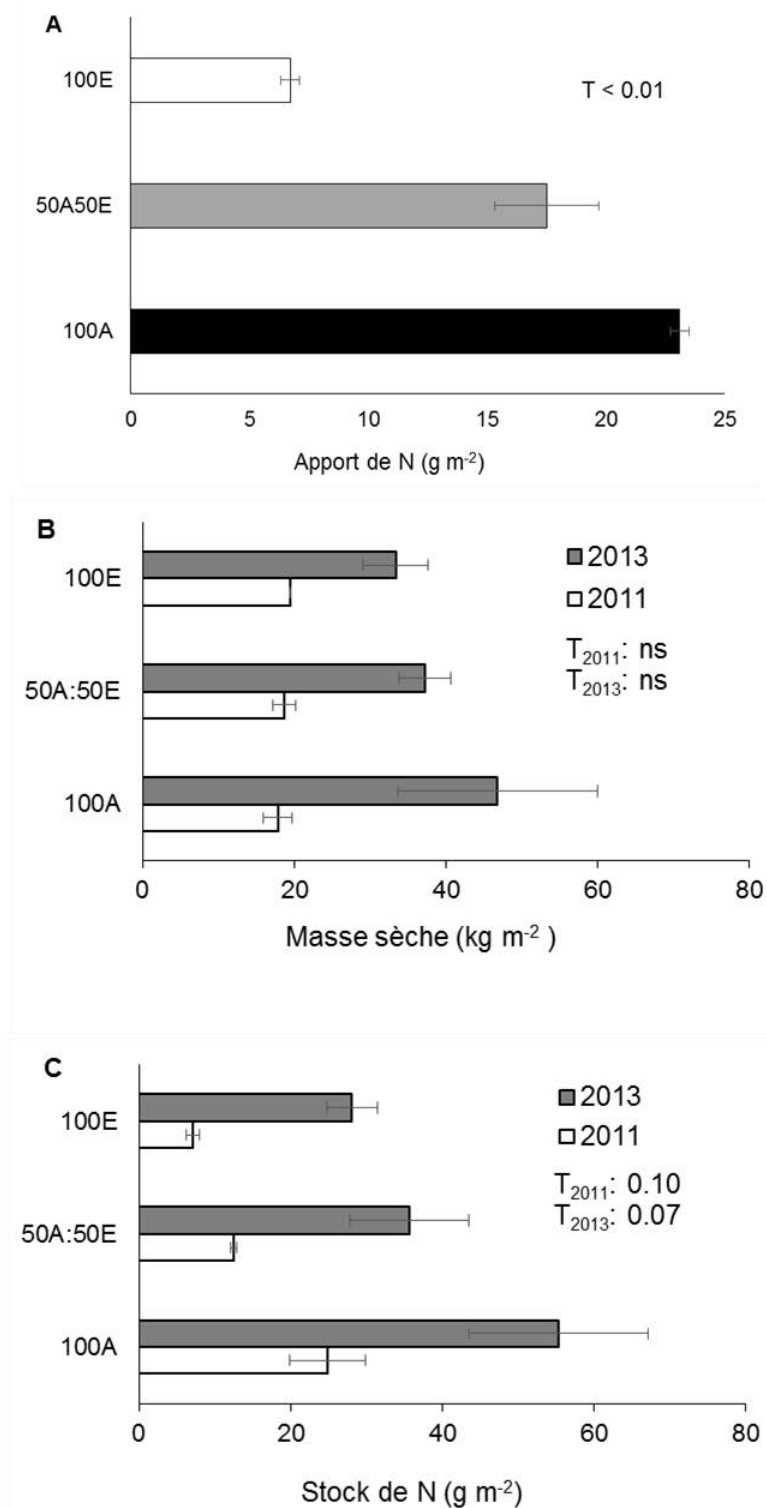


Figure 10 Apport d'azote par les rémanents d'exploitation avant l'installation de la nouvelle rotation (A). Masse sèche (B) et stock d'azote dans la litière au sol en fin de première rotation et à un an de seconde rotation (C). Les barres verticales indiquent l'erreur standard entre les blocs (n=3). Pour chaque année l'effet du traitement (T) indique les différences significatives entre les traitements (test HSD de Tuckey) au risque de 5% lorsque l'effet traitement (ANOVA) est significatif à 5% (*), 1% (**) ou 0.1% (***), (ns) indique un effet traitement non significatif.

3.4 Dynamique de l'azote dans les fractions de la matière organique du sol

3.4.1 Fin de première rotation de 7 ans

La fraction grossière de la matière organique (MOg) présentait une teneur en azote significativement plus élevée dans le 100A (19.7 g kg⁻¹ de fraction) que dans le 50A50E (15.3 g kg⁻¹ de fraction) et dans le 100E (13.8 g kg⁻¹ de fraction) (Figure 11). Le pourcentage d'azote du sol total contenu dans cette fraction était significativement plus faible dans le 100E (9.8 %) que dans le 50A50E (14 %) et dans le 100A (13.2 %) (Figure 12). La fraction fine de la matière organique particulaire (MO_f) ainsi que la fraction organo-minérale (OM) ne montraient aucune différence significative des paramètres étudiés entre les traitements (Figure 11, Figure 12 et Figure 13).

3.4.2 Deux ans après le début de la deuxième rotation

Deux ans après la mise en place de la seconde rotation, des différences significatives des masses pondérales apparaissaient entre les fractions grossière et fine de la MO des traitements (Tableau 8). En effet, la masse pondérale de la MOg (4000 – 250 µm) était significativement plus importante dans le 50A50E (24.6 g kg⁻¹ de sol) que dans le 100E (18 g kg⁻¹ de sol). La MO_f (250 – 50 µm) était significativement moins élevée dans le 100A (11.4 g kg⁻¹ de sol) que dans le 50A50E (15.1 g kg⁻¹ de sol) et dans le 100E (14.3 g kg⁻¹ de sol). Ces différences entre les traitements ont également été observées au niveau de la fraction organo minérale (0-50 µm). Les résultats montraient en effet une fraction organo-minérale significativement plus importante dans le 50A50E (82 g kg⁻¹ de sol) que dans le 100A (73.6 g kg⁻¹ de sol) et le 100E (78.6 g kg⁻¹ de sol) (Tableau 8).

La fraction grossière de la MO présentait des teneurs en azote significativement différentes dans les traitements 100A, 50A50E et 100E qui s'élevaient respectivement à 21.7 g kg⁻¹ de

fraction, 18.6 g kg⁻¹ de fraction et 16.6 g kg⁻¹ de fraction (Figure 11). Le pourcentage d'azote du sol total contenu dans cette fraction grossière était significativement plus faible dans le 100E (26%) que dans le 100A (36%) et le 50A50E (35%) (Figure 12). De même, la contribution azotée de la fraction grossière de la matière organique particulaire dans le sol était significativement plus élevée dans le 100A (0.5 g kg⁻¹) et dans le 50A50E (0.5 g kg⁻¹) que dans le 100E (0.3 g kg⁻¹) (Figure 13). La fraction fine de la MO présentait une teneur en azote significativement plus élevée dans le 100A (18.6 g kg⁻¹ de fraction) que dans le 50A50E (16.2 g kg⁻¹ de fraction) et dans le 100E (15.8 g kg⁻¹ de fraction) (Figure 11). Le pourcentage d'azote contenu dans le sol total et la contribution azotée des fractions dans le sol n'étaient pas significativement différents entre les traitements (Figure 12). La contribution azotée de la fraction OM était significativement plus élevée dans le 50A50E (0.60 g kg⁻¹ de sol) que dans les traitements purs 100A (0.53 g kg⁻¹ de sol) et 100E (0.53 g kg⁻¹ sol) (Figure 13). Aucune différence significative n'a été observée entre les traitements au niveau de la teneur et du pourcentage azoté de cette fraction (Figure 11, Figure 12).

3.4.3 Dynamique de l'azote dans les fractions MOg, MOf et OM

Dans la fraction MOg les résultats ont montré une interaction significative des effets du traitement et de l'année sur la contribution de cette fraction à l'azote du sol, à la fois en valeur absolue (en g N kg⁻¹ de sol, Figure 13) et en valeur relative (en % de l'azote total, Figure 12). A l'opposé, cette interaction n'était pas significative pour la masse pondérale de cette fraction et sa teneur en azote (Tableau 9). Par ailleurs, la masse pondérale des fractions grossières et fines a significativement augmenté après la fin de la première rotation, alors que pour la fraction OM, nous avons au contraire noté une diminution (Tableau 8). La contribution relative de la fraction grossière à l'azote totale du sol (en % de N total) a augmenté entre les deux dates de prélèvement, alors que la contribution relative de la fraction organo-minérale a

diminué. Celle de la fraction fine est restée stable. En valeur absolue (en g de N kg⁻¹ de sol), il y a plus d'azote dans les fractions organiques fine et grossière en seconde rotation qu'en fin de première rotation, alors que cette valeur est restée stable pour la fraction organo-minérale.

3.4.4 Discussion

L'azote organique des sols forestiers est réparti dans des particules de différentes tailles de la matière organique. Ainsi, faire une estimation quantitative des fractions de la MOS est nécessaire pour comprendre leur dynamique dans les différents systèmes de gestion existants (Cambardella et Elliot, 1992). L'utilisation de la matière organique particulaire comme indicateur des MO est due au rapide changement de sa concentration en azote et en carbone après un temps relativement court; alors que les différences ne sont pas encore perceptibles dans les sols totaux (Koutika et al, 2001). Dans les systèmes de jachères plantées dans le sud Cameroun, une augmentation de concentration en azote dans la MOP des sols sous légumineuses herbeuses comparés à ceux sous jachère naturel avait pu être observée dès 9 mois (Koutika et al. 2001) et après 3 ans de jachère (Koutika et al 2002). Malgré une importante documentation sur le cycle des éléments nutritifs dans les plantations des plaines côtières congolaises (Bernhard-Reversat et al, 1993 ; Laclau et al, 2000, 2001, 2003a, 2003b, 2005 ; Koutika et al, 2014), peu d'études ont été consacrées à la dynamique de MOS, malgré son importance dans ces écosystèmes particulièrement fragiles (Bernhard-Reversat et al, 2002 ; Nzila et al, 2002 ; D'Annunzio, 2008 ; Epron et al, 2015). A la fin de la première rotation (7 ans) et à deux ans de la seconde rotation, la présence de l'*Acacia mangium* induit une augmentation de la teneur en azote de la fraction MOg dans le 100A. Il y a globalement toujours plus d'azote dans les traitements en présence de l'espèce fixatrice d'azote (100A et 50A50E). Ces observations sont en adéquation avec les effets connus de la présence des légumineuses sur la croissance (Bernhard-Reversat et al, 1993 ; Epron et al, 2013, Bouillet et al, 2013; Koutika et al 2014) et sur la MOP (Koutika et al, 2001) notamment en lien avec leur

capacité à fixer l'azote atmosphérique via des symbioses racinaires, et donc à accroître le flux d'azote revenant au sol via les chutes de litière. La fraction MOg apparaît être la fraction la plus réactive, à la fois à la présence de l'acacia et au changement de rotation. En dépit du fait que de sensibles différences entre les traitements apparaissent dans les fractions MOf et OM à deux ans de la seconde rotation, les résultats de l'analyse montrent que l'interaction entre traitement et date est plus marquée pour la fraction MOg, qui est donc bien la plus réactive en raison de l'apport massif d'azote par les rémanents entre ces deux dates de prélèvements. L'augmentation du contenu azoté de la MOg dans le 100A et dans le 50A50E entre les deux prélèvements indique un enrichissement en azote du sol lié à la présence des acacias, en accord avec des résultats obtenus antérieurement sur des systèmes non forestiers (Koutika et al, 2001 ; Koutika et al, 2005). À quelques kilomètres du site de Kissoko, plus précisément à Kondi, Versini et al. (2014b) ont montré que la production des plantations d'eucalyptus sur des sols sableux pauvres en azote reposait en grande partie sur les rémanents organiques. La fraction grossière de la matière organique est composée de rémanents organiques grossiers issus des chutes de litière ou des rémanents d'exploitation. Notre étude a permis de constater qu'il y avait significativement plus de rémanents d'exploitation sous acacia à la fin de la première rotation. Ceci se traduit par un stock en azote dans la litière au sol significativement plus élevé dans le 100A que dans le 50A50E et le 100E. Par ailleurs, comparées aux litières d'acacias, les litières d'eucalyptus sont pauvres en azote (Bernhard-Reversat et al, 1993) ; ce qui permet d'expliquer les fortes teneurs en azote des fractions de la MO observées dans les traitements 100A et 50A50E deux ans après la seconde rotation. Les apports de litière tout au long d'une rotation et de rémanents à la fin d'une rotation peuvent effectivement avoir un impact majeur sur les propriétés du sol, et en particulier sur la quantité et la qualité de la MOS (Nzila et al, 2002 ; Tiarks et Ranger, 2008 ; Versini et al, 2014b). Pour confirmer ces résultats, il serait intéressant de réaliser à la fin de la seconde rotation de nouveaux prélèvements de sol afin de comparer les observations de la fin de la première rotation à celle de la fin de la seconde rotation de cette plantation mixte, pour mieux estimer la dynamique de l'azote dans les fractions de la matière organique particulière (MOg et MOf).

Tableau 8 Masse pondérale ($M_{f_{sol}}$) des fractions grossière MOg (4000 – 250 μm), fine MOf (250 – 50 μm) de la MO et de la fraction organo-minérale OM (0 - 50 μm) prélevées à la fin de la première rotation (R1) et à 2 ans de la seconde rotation (R2). Pour chaque année et pour chaque fraction, les lettres a, b et c indiquent les différences significatives entre les traitements au risque 5% lorsque l'effet du traitement est significatif à 5% (*), 1% (**) ou 0.1%(***)).

| | MOg | | | MOf | | | OM | | |
|----|-------------|------------|-----------|------------|------------|-------------|------------|-------------|-------------|
| | 100A | 50A50E | 100E | 100A | 50A50E | 100E | 100A | 50A50E | 100E |
| R1 | 5.5±0.7 a | 7.7±1.1 a | 4.9±0.5 a | 9.9±1.0 a | 9.5±1.3 a | 8.3±0.9 a | 95.6±0.4 a | 93.1±2.6 a | 91.7±3.7 a |
| R2 | 20.6±1.7 ab | 24.6±1.4 b | 18±1.3 a | 11.4±0.6 a | 15.1±0.7 b | 14.3±1.2 ab | 73.6±1.6 a | 82.02±1.5 b | 78.6±2.5 ab |

Tableau 9 Effets mixtes des traitements et de l'année de la rotation sur la masse pondérale ($M_{f_{sol}}$) la teneur en azote (Nf), le pourcentage azoté dans le sol ($N_{f_{sol}}$) et la contribution azotée au sol total (Nsol) des fractions grossière MOg (4000 – 250 μm), fine MOf (250 – 50 μm) de la MO et de la fraction organo-minérale OM (0 - 50 μm) prélevées à la fin de la première rotation (R1) et à 2 ans de la seconde rotation (R2). L'effet du traitement a été testé (ANOVA) et était significatif à 5% (*), 1% (**) ou 0.1%(***) , (ns) indique un effet traitement non significatif.

| | MOg | | | | MOf | | | | OM | | | |
|-------|-----------------------|-----------------------|---------------|-----------------------|-----------------------|-----------------------|---------------|-----------------------|-----------------------|-----------------------|---------------|-----------------------|
| | $M_{f_{sol}}$ | Nf | $N_{f_{sol}}$ | Nsol | $M_{f_{sol}}$ | Nf | $N_{f_{sol}}$ | Nsol | $M_{f_{sol}}$ | Nf | $N_{f_{sol}}$ | Nsol |
| | (g kg ⁻¹) | (g kg ⁻¹) | (%) | (g kg ⁻¹) | (g kg ⁻¹) | (g kg ⁻¹) | (%) | (g kg ⁻¹) | (g kg ⁻¹) | (g kg ⁻¹) | (%) | (g kg ⁻¹) |
| T | *** | *** | *** | *** | ns | *** | ns | ns | ns | ns | ns | *** |
| A | *** | ** | *** | *** | * | *** | ns | *** | *** | *** | *** | ns |
| A x T | ns | ns | * | * | * | *** | ns | ns | * | ns | ns | ns |

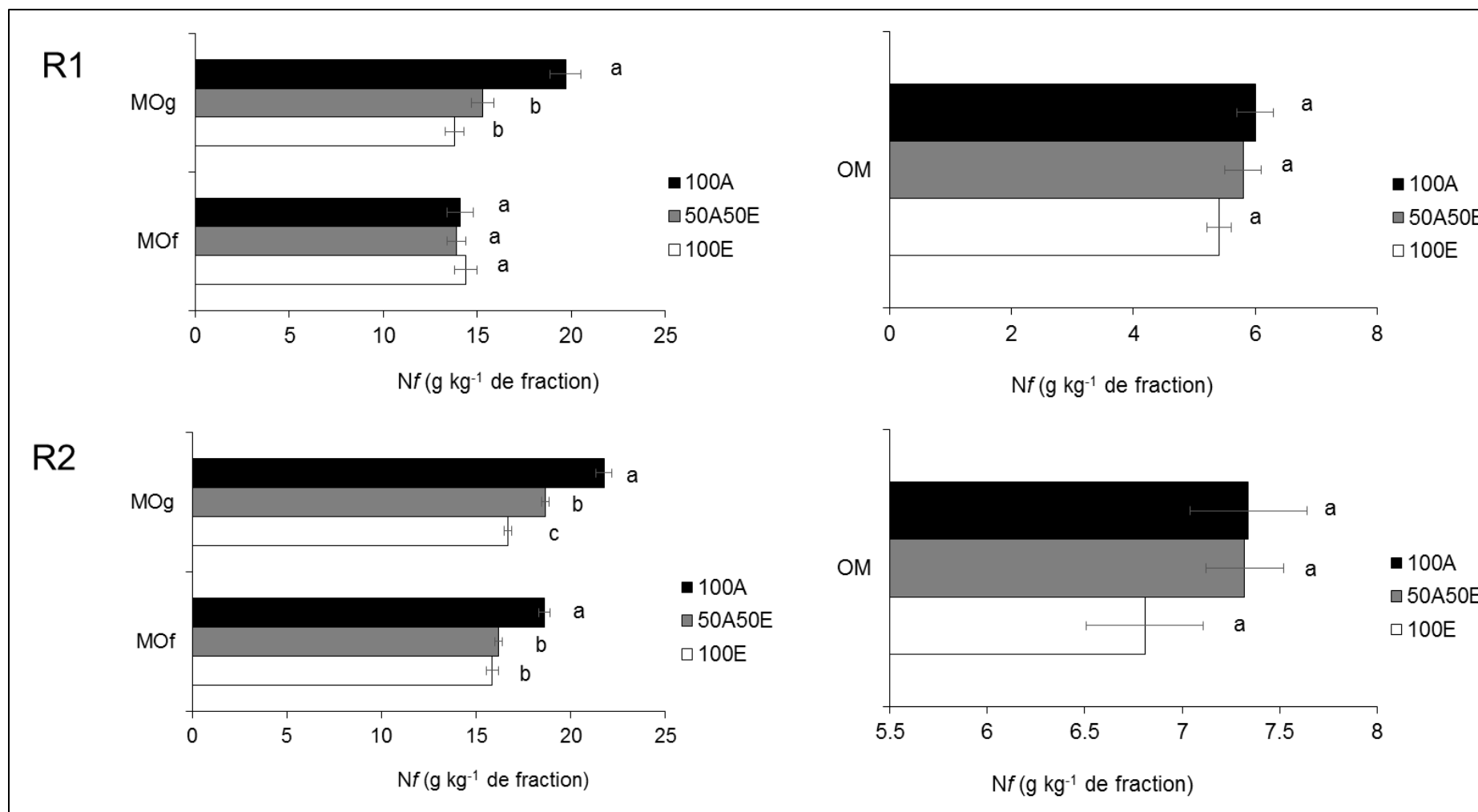


Figure 11 Teneur en azote (Nf) des fractions grossière MOg (4000 – 250 µm), fine MOf (250 – 50 µm) de la MOS et de la fraction organo-minérale OM (0 - 50 µm) à la fin de la première rotation (R1) et à 2 ans de la seconde rotation (R2). Pour chaque année et pour chaque fractions de la MOS, les lettres a, b et c indiquent les différences significatives entre les traitements 100A, 50A50E et 100E au risque 5%.

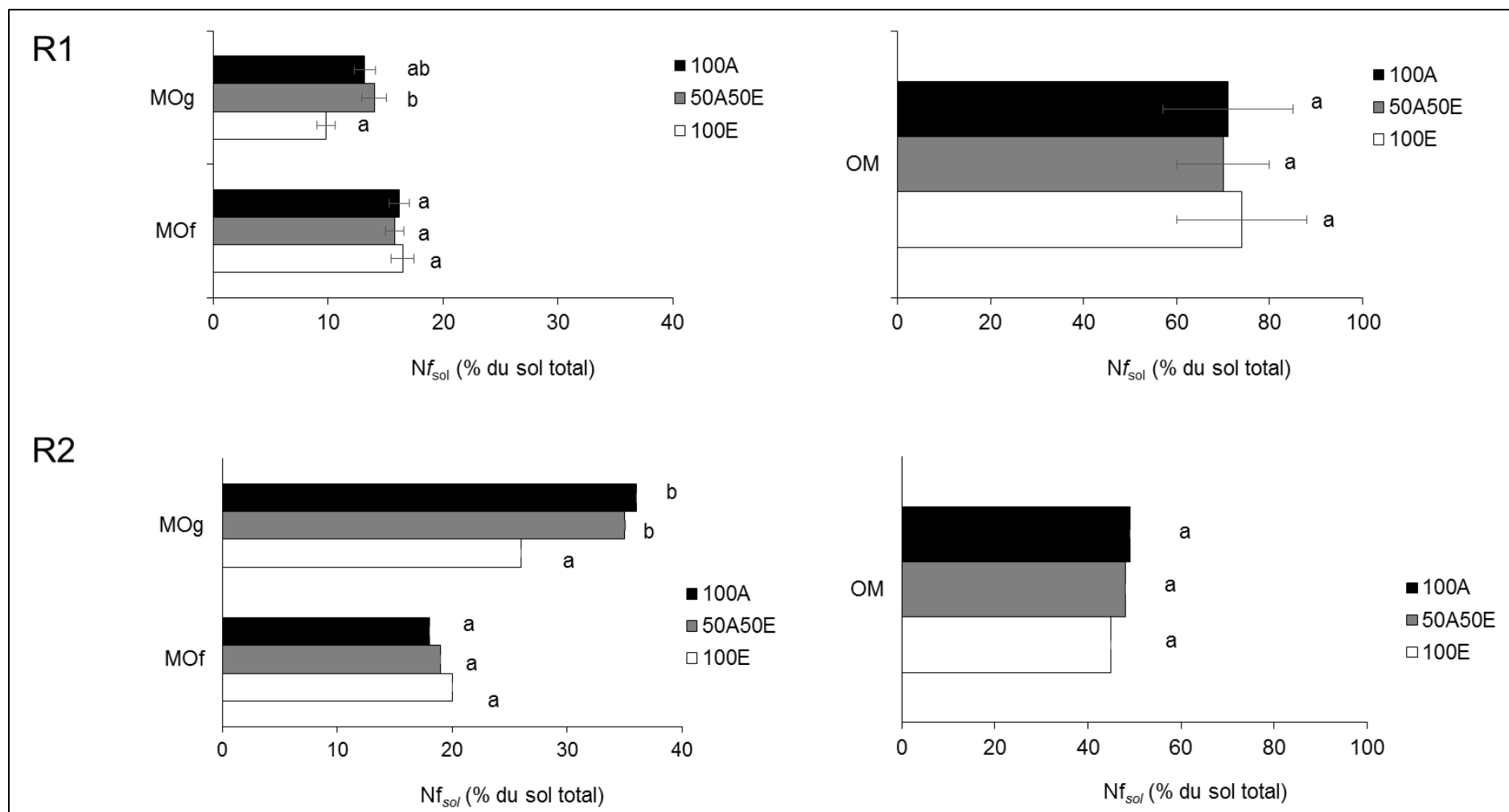


Figure 12 Pourcentage d'azote du sol total (Nf_{sol}) dans les fractions grossière MOg (4000 – 250 μ m), fine MOf (250 – 50 μ m) de la MO et de la fraction organo-minérale OM (0 - 50 μ m) à la fin de la première rotation (R1) et à 2 ans de la seconde rotation (R2). Pour chaque année et pour chaque fractions de la MOS, les lettres a, b et c indiquent les différences significatives entre les traitements 100A, 50A50E et 100E au risque 5%.

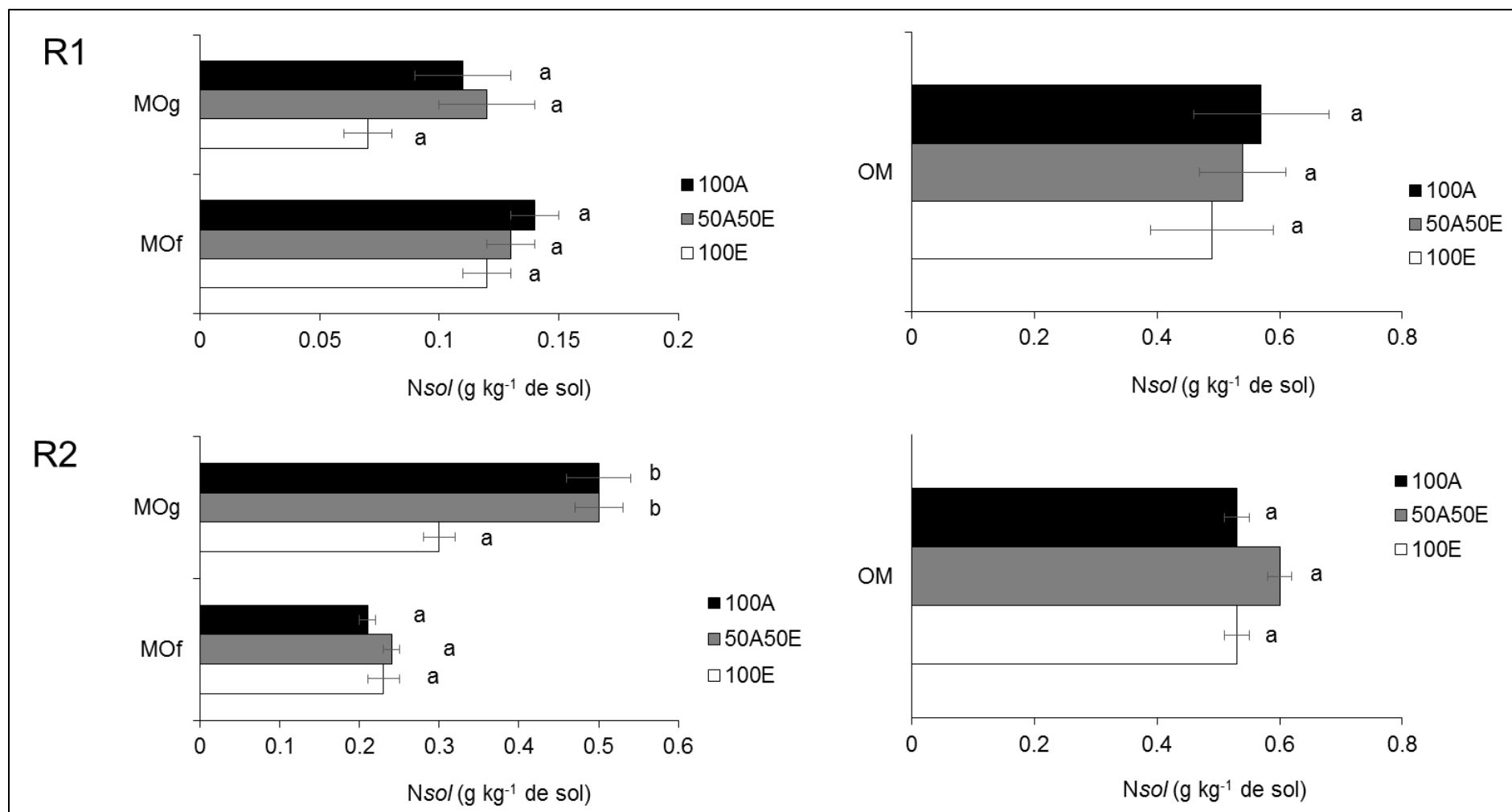


Figure 13 Contribution azotée (*Nsol*) des fractions grossière *MOg* (4000 – 250 μm), fine *MOf* (250 – 50 μm) de la MO et de la fraction organo-minérale *OM* (0 - 50 μm) dans le sol total à la fin de la première rotation (R1) et à 2 ans de la seconde rotation (R2). Pour chaque année et pour chaque fractions de la MOS, les lettres a, b et c indiquent les différences significatives entre les traitements 100A, 50A50E et 100E au risque 5%.

3.5 Minéralisation de l'azote du sol

3.5.1 Contenu et production d'azote minéral dans le sol

Les résultats présentés dans la Figure 14 B mettent en évidence une augmentation du stock d'azote minéral dans les sols au cours de la première moitié de l'année de plantation atteignant un maximum de 4.5 g m^{-2} , 3.3 g m^{-2} et 2.3 g m^{-2} dans les traitements 100A, 50A50E et 100E respectivement. Une diminution drastique a ensuite été observée d'août à décembre pour tous les traitements et les quantités restaient inférieures à 1.5 g m^{-2} au cours de la deuxième année de croissance.

La Figure 14 C présente la minéralisation nette de l'azote dans les traitements purs et dans le traitement mixte. D'après les résultats, cette minéralisation n'était pas significativement différente dans les traitements 100A et 50A50E. En moyenne sur l'année, la minéralisation observée dans le 100A et le 50A50E était supérieure à celle observée dans le 100E. Dans tous les traitements une baisse de la minéralisation nette de N a été observée de juin à août, période la plus sèche de l'année (Figure 14 A et Figure 14 B). Globalement, l'évolution saisonnière de la minéralisation nette de l'azote correspondait aux variations saisonnières des précipitations et des températures.

Le cumul de la production d'ammonium et de nitrate a permis de déceler une différence significative entre les traitements. La quantité totale de NH_4^+ produite durant ces deux années de suivi, était de 15, 13 et 9 g m^{-2} dans les traitements 100A, 50A50E et 100E respectivement (Figure 15 A). La quantité totale de NO_3^- produite était supérieure à celle de l'ammonium dans tous les traitements et s'élevait à 19, 16 et 10 g m^{-2} dans les traitements 100A, 50A50E et 100E respectivement (Figure 15 B). Le cumul de la production totale azotée ($\text{NH}_4^+ + \text{NO}_3^-$) sur les deux années de suivi était également significativement plus élevé dans le 100A (34 g m^{-2}) que dans le 100E (19 g m^{-2}), avec une valeur intermédiaire dans le 50A50E (29 g m^{-2}). Le ratio $\text{NH}_4^+/\text{NO}_3^-$ était de 0.79 dans le 100A, 0.83 dans le 50A50E et 0.85 dans le 100E.

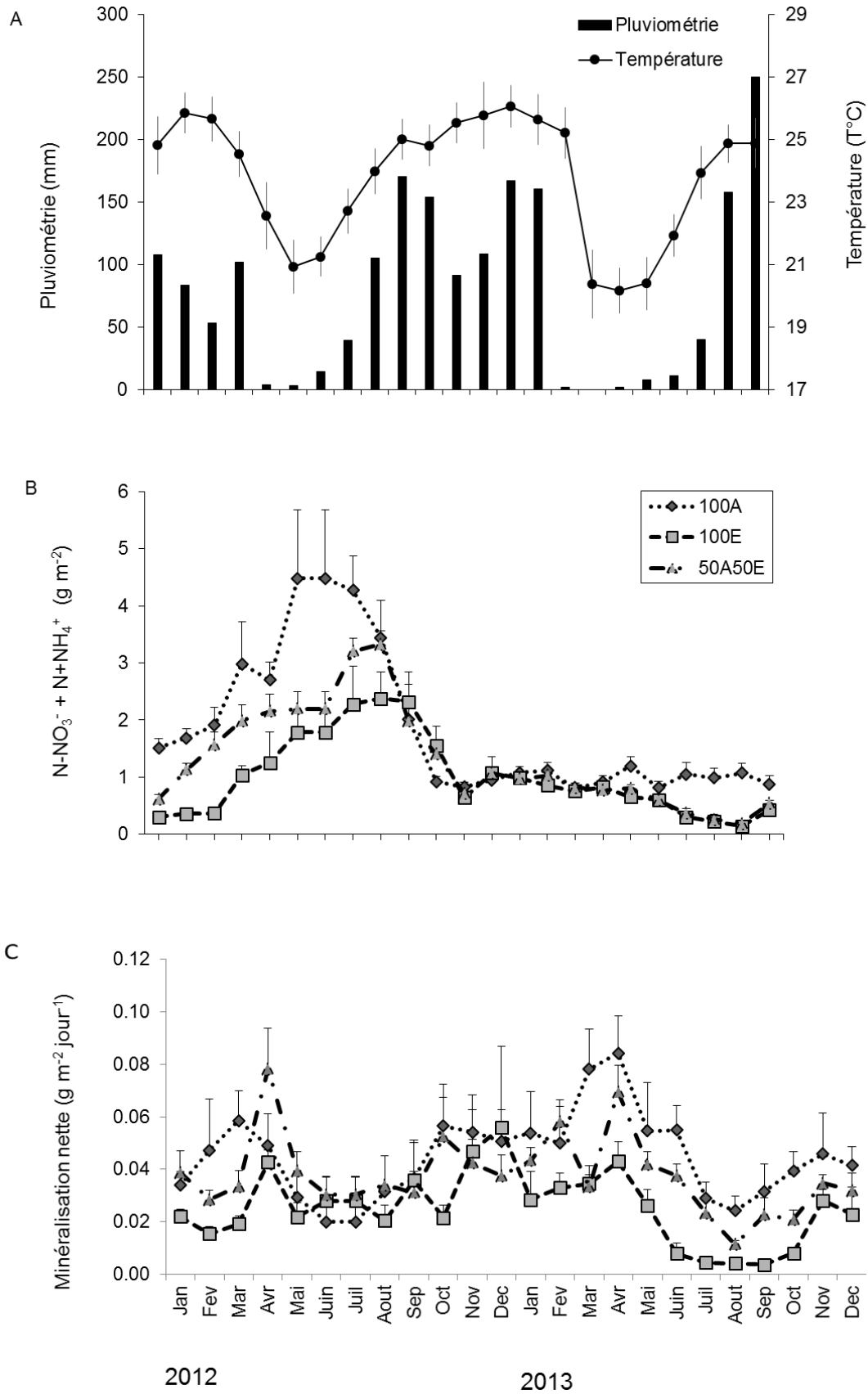


Figure 14 Température et pluviométrie mensuelles (A); teneur en azote minéral (B) et minéralisation nette de l'azote dans la couche 0 – 20 cm du sol (C). Les erreurs standards sont indiquées par les barres verticales.

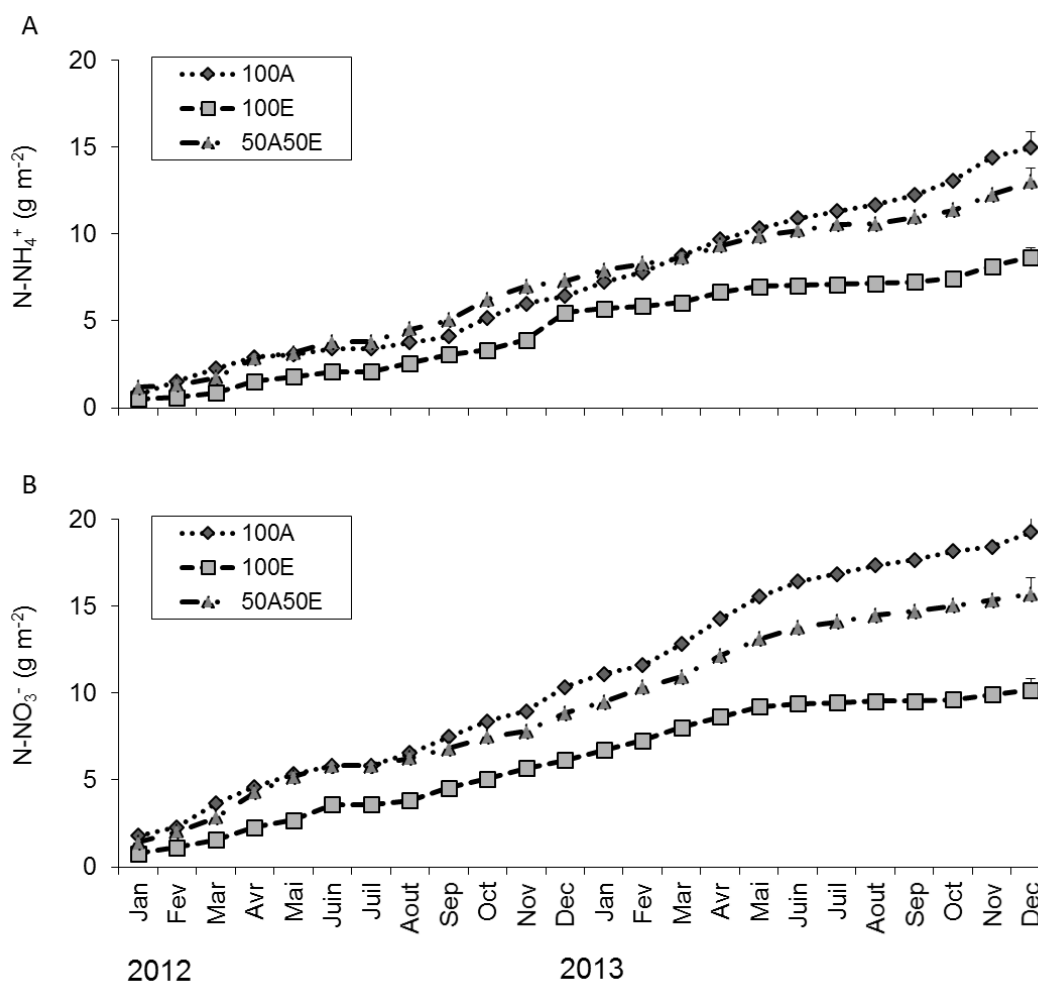


Figure 15 Production nette cumulée de N-NH₄⁺ (A), N-NO₃⁻ (B) dans les traitements purs (100A, 100E) et dans les traitements mixtes (50A50E). L'erreur standard entre les blocs est indiquée par les barres verticales (n = 3).

3.5.2 Discussion

Les résultats montrent que la minéralisation nette de l'azote du sol est significativement plus élevée dans le 100A et le 50A50E que dans le 100E. Le taux supérieur de minéralisation observé sous acacia comparée à celle de l'eucalyptus est concordant avec les résultats obtenus dans d'autres études (Voigtlaender et al. 2012 ; Li et al. 2001 ; Bernhard-Reversat, 1996 ; Parrotta, 1999 ; Forrester et al. 2005b) et suggère une intensification du cycle de N sous les traitements 100A et 50A50E par rapport au 100E. Cette intensification serait liée à la présence de la légumineuse dans ces traitements.

Adrianarisoa et al, (2010) ont mis en évidence une forte corrélation entre la nitrification, le rapport C:N du sol et les chutes de litière. En plus de la qualité de la matière organique, les essences installées peuvent aussi influencer les taux de minéralisation par l'intermédiaire de leur impact sur le microclimat grâce à l'interception de la lumière, des précipitations et de l'évapotranspiration (Joshi et al, 2003 ; Lovett et al, 2004). Bien qu'il soit généralement admis qu'un rapport C:N faible, améliore la minéralisation nette de N et l'activité microbienne, certaines études ont montré que l'ajout d'azote minéral à la matière organique ne permet pas de stimuler sa décomposition et pourrait même dans certains cas réduire l'activité microbienne (Craine et al, 2007). Par ailleurs, le rapport $\text{NH}_4^+/\text{NO}_3^-$ d'azote minéralisé dans le sol était très peu différent entre les traitements (de 0.79 à 0.85). Il est cependant très différent de celui trouvé dans le sol non incubé en présence de racines, lequel variait de 0.8 sous acacia à 2.5 sous eucalyptus. Peu d'informations existent sur la forme préférentielle d'azote minérale utilisée par l'acacia et l'eucalyptus, mais la différence dans le rapport $\text{NH}_4^+/\text{NO}_3^-$ observée suggère quand même une absorption préférentielle de NO_3^- par les eucalyptus. Ces résultats semblent aller à l'encontre de ceux trouvés par Garnett et al, (2001, 2003). Ces auteurs montrent, en utilisant une microélectrode, un prélèvement préférentiel de NH_4^+ des plants d'*Eucalyptus nitens* et d'*Eucalyptus globulus* âgés d'un mois.

4. DISCUSSION GENERALE

L'introduction d'une espèce fixatrice d'azote dans un peuplement pur apparaît comme une option pour parvenir à une augmentation durable de la productivité des plantations (Bouillet et al, 2013), mais la viabilité de ce type d'associations dépend fortement des interactions entre les espèces mélangées (Rothe et Binkley, 2001), qui conditionnent donc le succès des plantations mixtes. Ce succès va donc non seulement dépendant des paramètres pédoclimatiques qui caractérisent le milieu mais aussi de la nature des interactions inter et intra spécifiques au sein de l'écosystème (Rothe et Binkley, 2001 ; Jose et al, 2006).

Le premier l'objectif de ce travail était de caractériser l'effet de l'introduction de l'acacia sur la croissance des eucalyptus pour vérifier si sa présence en mélange avec les eucalyptus modifiait les relations de voisinage inter et intra spécifiques, et, améliorerait la nutrition azotée, permettant ainsi une production supérieure à celle des traitements purs d'eucalyptus en seconde rotation, comme cela avait été observé en première rotation (Epron et al, 2013).

Nos résultats permettent de vérifier cette hypothèse, car ils montrent que la hauteur des eucalyptus est significativement plus élevée dans le traitement mixte que dans le traitement pur (Figure 5). C'est également ce qui a été observé en Australie dans une plantation mixte d'*Eucalyptus pellita* et d'*Acacia peregrina* (Bristow et al, 2006). Ces effets sont aussi ceux observés au cours et en fin de première rotation sur le site de Kissoko (Bouillet et al, 2013 ; Epron et al, 2013). En effet Bouillet et al, (2013) ont montré que la hauteur des eucalyptus était significativement plus grande dans le 50A50E que dans le 100E avec une différence moyenne de 3.7 m entre les deux traitements au cours de la première rotation. Notre étude révèle une différence de croissance en hauteur des eucalyptus équivalente à 0.5 m entre les traitements 50A50E et 100E au début de la seconde rotation. Les eucalyptus sont significativement plus hauts dans le 50A50E que dans le 100E, car ils bénéficient de la présence des acacias dans ce traitement mixte. La croissance en diamètre et en volume des eucalyptus à 24 mois n'étaient pas significativement différent entre le 50A50E et le 100E (Figure 5). Ce n'était pas

le cas dans les résultats obtenus par Bouillet et al, (2013) dont l'étude a permis de constater une rapide augmentation de la circonférence des eucalyptus dans le 50A50E comparé au 100E à 34 mois. Contrairement aux résultats obtenus par Epron et al, (2013) en fin de rotation, nous n'avons pas observé d'effet significatif du traitement sur les eucalyptus entre le traitement pur et le peuplement mélangé pour l'indice de volume à 24 mois. Il était significatif en début de rotation, c'est-à-dire à 12 mois. Notons par ailleurs que nos résultats ont montré une production primaire nette aérienne totale significativement plus élevée dans le 100A et dans le 100E (Figure 7). Epron et al, (2013) ont trouvé une production primaire aérienne nette 33% plus élevée dans le 50A50E que dans le 100E à la fin de la première rotation (7 ans). Ces résultats montraient une production primaire nette de bois supérieure dans le 100E que dans le 100A, mais non significative à 24 mois.

Contrairement à l'eucalyptus, la croissance en hauteur des acacias ne présentait aucune différence significative entre le traitement pur et le traitement mixte à 12 et 24 mois (Figure 5). Ces résultats sont en adéquation avec ceux observés par Epron et al, (2013) et par Bouillet et al, (2013) en fin de rotation. Aucune différence significative n'a été observée entre le 100A et le 50A50E sur la production primaire nette aérienne des acacias (Figure 7). Ces résultats concordent avec ceux trouvés par Epron et al, (2013) en fin de première rotation, sur le site de Kissoko.

Au regard des résultats obtenus sur la croissance des deux espèces, il convient de noter que la hauteur des eucalyptus dans le 50A50E était plus importante que celle des acacias ; ce qui semblait traduire une stratification du couvert végétal des deux espèces. Il pourrait en résulter une complémentarité entre les deux espèces permettant une absorption et une utilisation plus importante du rayonnement solaire (Bauhus et al, 2004 ; Forrester et al, 2006b, Bouillet et al, 2013). Cette stratification a non seulement été observée au cours de la première rotation (Bouillet et al, 2013 ; Epron et al, 2013), mais aussi dans d'autres régions (Canham et al, 2004 ; Bauhus et al, 2004 ; Kely et al, 2006 ; Forrester et al, 2006b). Nous avons donc pu mettre en évidence une relation de complémentarité entre les espèces dans le 50A50E, bien

que Bouillet et al, 2013 aient indiqué que celle-ci n'était apparue que tardivement au cours de la première rotation, notamment à 77 mois avec une différence de 7.6 m entre les deux espèces.

La production primaire nette aérienne est fonction de la production primaire nette des différents compartiments aériens. Nous avons montré que la biomasse totale des compartiments aériens était significativement différente entre tous les traitements à 12 mois, et, était significativement plus élevée dans le 100A et le 50A50E que dans le 100E à 24 mois. Ces observations rejoignent celles obtenues à la fin de la première rotation où une production primaire nette totale était significativement plus élevée dans le 50A50E que dans les deux traitements purs (Epron et al, 2013). La production de biomasse ligneuse dans le 100E était légèrement plus élevée que celle de le traitement pur d'acacias entre 12 et 24 mois, mais cette différence n'était pas significative (Figure 10). On peut cependant s'attendre à ce qu'elle le devienne comme en fin de première rotation où la production primaire nette de bois était significativement plus élevée dans le 50A50E et dans le 100E que dans le 100A (Epron et al. 2013). De plus, entre 12 et 24 mois, la production de bois d'acacia n'a augmenté que de 0.65 kg m⁻² tandis qu'elle augmente de 0.82 kg m⁻² pour les eucalyptus. Il sera en effet possible de calculer un incrément annuel tout au long de la rotation pour mesurer l'augmentation de biomasse ligneuse des eucalyptus dans le 50A50E par rapport au 100E comme cela a été mesuré durant la première rotation (Epron et al, 2013). Des différences significatives apparaissent cependant entre les traitements pour la production de feuilles et de branches. Elle est significativement plus élevée dans le 100A et le 50A50E que dans le 100E alors qu'aucune différence significative n'apparaissait entre les traitements en fin de première rotation (Epron et al, 2013). La biomasse racinaire a été évaluée à 24 mois et n'indique aucune différence significative entre les traitements même si les valeurs semblent indiquer une biomasse de racines fines supérieure dans le 100A par rapport au 100E. Ces observations s'opposent cependant à ce qui a été observé dans une plantation mixte au Brésil associant ces deux espèces. Dans cette étude, une augmentation des racines fines d'eucalyptus au détriment de celles des acacias a

été montrée (Laclau et al, 2012). La plantation installée sur le site de Kissoko est cependant plus jeune que celle du Brésil, ce qui peut expliquer que l'on ne voit pas encore de différence significative entre les traitements. Par ailleurs, étroitement liées à la production de biomasse aérienne, nos mesures ont révélé des chutes de litière aérienne significativement plus élevées dans le 100A que dans le 100E et le 50A50E. Dans le 50A50E cependant, où des valeurs intermédiaires ont été notées, les chutes de litière aérienne étaient équivalentes pour les deux espèces. Celles-ci contribuent donc de manière identique à la production de litière aérienne totale dans le 50A50E. La différence de croissance observée initialement entre les eucalyptus du 100E et ceux du 50A50E résulte probablement d'un enrichissement en azote lié à la présence des acacias de la rotation précédente, donc d'un effet indirect de facilitation. Et, même si les différences de production primaire nette de bois des eucalyptus entre le 100E et le 50A50E n'est pas encore significatif, l'accroissement entre 12 et 24 mois permet de déceler des effets bénéfiques dû à la présence des acacias dans le 50A50E. Ceci correspond à une relation de facilitation entre les deux espèces (Kelty et al, 2006 ; Forrester et al, 2006b). Cette facilitation se traduit par une amélioration de l'état nutritif du site liée à la présence des acacias dans le 50A50E, donc lié d'une part à la fixation symbiotique de l'azote atmosphérique, d'autre part à la stratification des houppiers des deux espèces.

Le deuxième objectif de cette étude était de montrer que les acacias fixaient de l'azote atmosphérique et que le transfert de l'azote fixé des acacias vers les eucalyptus était important, c'est-à-dire de démontrer que cet azote représentait une fraction significative de celui contenu dans les eucalyptus. L'azote fixé par les acacias est rendu disponible pour les eucalyptus, ce qui a vraisemblablement pour effet d'accroître sa productivité dans le 50A50E. Nous avons donc évalué le contenu azoté des espèces en calculant la minéralomasse azotée des compartiments aériens et racinaires. Nos résultats montrent que ceux des acacias sont significativement plus concentrés en azote que les compartiments aériens et racinaires des eucalyptus. Ceci a été observé dans d'autres plantations mixtes associant différentes espèces fixatrices d'azote (Parotta et al, 1999 ; Bouillet et al, 2008). Nous avons noté que le taux de

fixation symbiotique des acacias dans le 100A était moins élevé que dans le 50A50E. Cette augmentation du taux de fixation dans le traitement mixte semble être liée à une compétition entre les eucalyptus et les acacias pour l'azote minéral du sol. Le taux de fixation symbiotique observé dans le 50A50E serait donc une réaction mise en place par les acacias pour s'adapter à la baisse de la disponibilité en azote liée à la présence des eucalyptus. En effet, la pression engendrée par les eucalyptus en prélevant du N dans le 50A50E, pourrait être à l'origine d'une augmentation de la fixation par les acacias. De la même manière, les légumineuses fixent peu dans les sols riches en N. Le pourcentage d'azote d'origine atmosphérique dans le peuplement mixte était de l'ordre de 64% pour une fixation totale de 22 g m⁻². Ce taux de fixation élevée à 24 mois est lié à la capacité au potentiel fixateur des *Acacia mangium* particulièrement élevé sur des sols pauvres en azote (Galiana et al, 1996). Ces valeurs ont été calculées en tenant compte de l'azote qui retourne au sol avec les litières aériennes. Le traçage isotopique a permis d'évaluer qu'environ 7% de l'azote fixé a été retrouvé dans les compartiments des eucalyptus, ce qui met en évidence un potentiel transfert de l'azote fixé par les acacias dans le 50A50E. Le fait donc que les acacias soient plantés à proximité des eucalyptus favorise le transfert de l'azote fixé vers les eucalyptus suggérant le processus de facilitation.

Notre troisième objectif était donc de vérifier si la présence des acacias augmentait la production d'azote par minéralisation, et, l'accumulation de l'azote dans la fraction grossière de la matière organique. Nous avons vu que le stock d'azote dans la litière au sol était plus marqué dans les traitements avec acacias. En effet le stock de N dans la litière au sol était significativement plus élevé dans le 100A que dans le 100E avec des valeurs intermédiaires dans le 50A50E, du fait de la contribution des acacias. De plus, les quantités d'azote dans le sol issu d'une première rotation influencent la croissance des arbres au début de la rotation suivante dans certaines plantations d'eucalyptus (Gonçalves et al, 2008). Ainsi, avec l'apport d'azote par les chutes de litière, combiné à la décomposition des compartiments aériens et

racinaires des acacias issus de l'exploitation, on peut s'attendre à une forte production d'azote dans le sol par minéralisation.

C'est ce qui a justement été observée par le suivi de la minéralisation de l'azote dans le sol. La méthode d'*incubation in situ* a permis de révéler une forte production d'azote sous acacias, dans les traitements 100A et 50A50E. Nous avons observé une minéralisation nette de l'azote significativement plus élevée dans ces traitements. Durant les deux premières années de la seconde rotation, elle est respectivement de 43 à 34 % plus élevée dans les traitements 100A et 50A50E que dans le traitement 100E. Comme l'ont montré certaines études, il y aurait un recyclage beaucoup plus rapide de l'azote dans le sol et dans la litière au sol sous acacias par rapport aux eucalyptus (Voigtlaender et al, 2012 ; Li et al, 2001 ; Bernhard-Reversat, 1996, Parotta et al, 1999). Ceci est aussi lié au fait que les espèces influencent le taux de minéralisation du fait de leur impact sur le microclimat (Joshi et al, 2003 ; Lovett et al, 2004). L'interception plus ou moins importante de la lumière, des précipitations ou le fait de l'évapotranspiration conditionne fortement la vitesse de décomposition de la litière au sol. Par ailleurs, nous avons vu dans nos résultats que la production primaire nette de feuilles qui inclut la variation de biomasse et les chutes de litière, était significativement plus élevée dans le 100A que dans le 50A50E. C'est également dans ce compartiment et pour cette même espèce que la minéralomasse azotée est la plus élevée. Ceci s'est traduit par un flux d'azote retournant au sol via les chutes de litières significativement plus important pour les acacias, malgré une quantité de matière sèche annuelle non significativement différente entre les deux espèces. Ceci contribue à une minéralisation nette plus importante sous ces arbres par rapport aux eucalyptus. De plus l'incubation des sols a été réalisée dans la couche supérieure du sol, couche au niveau de laquelle s'accumulent les éléments grossiers de la litière (Bernhard-Reversat et al, 2001 ; D'Annunzio, 2008 ; Versini et al, 2014). Ce qui explique une accumulation d'azote plus importante dans la fraction grossière de la matière organique.

En effet, nous avons évalué la dynamique de l'azote accumulé dans la matière organique particulaire, entre la fin de la première rotation et à deux ans dans la nouvelle rotation. Par

des prélèvements de sol réalisés dans la couche 0 – 0.05 m, nous avons montré une augmentation significative de la teneur en azote des fractions de la matière organique, dans les traitements 100A et 50A50E. Sachant que les apports de litière durant une rotation influencent les propriétés du sol (Nzila et al, 2002 ; Tiarks et Ranger, 2008 ; Kumaraswamy et al, 2014), cette augmentation serait étroitement liée non seulement à l'apport d'azote par les litières mais aussi à la décomposition des rémanents d'exploitation. L'étude de la matière organique particulaire nous a permis d'évaluer la contribution azotée des fractions grossières et fine à la disponibilité de l'azote dans le sol. Il a été possible de déterminer dans laquelle des fractions l'azote s'accumule-t-il le plus, donc son influence dans l'approvisionnement du sol en azote. L'*Acacia mangium* pourrait être une espèce appropriée au contexte pédoclimatique du site de Kissoko pour améliorer durablement l'état azoté du sol à l'image des tests réalisés en République Démocratique du Congo dans le cadre du projet Makala. En effet, le système de jachère arborée mis en place dans ce projet est socialement responsable, économique rentable et environnementalement durable. Plusieurs produits sont issus du terrain exploité, notamment du charbon de bois, du bois de construction ou de chauffe, du maïs et du miel (<http://makala.cirad.fr>). Des études réalisées dans le cadre de ce projet, ont non seulement permis d'identifier les points forts de ce système, mais aussi ceux sur lesquels il faudrait avoir une attention particulière. Il s'agissait par exemple d'examiner davantage l'acceptation sociale qui constitue un facteur critique dans la diffusion à grande échelle de ce système innovant à la lumière des développements potentiels des droits fonciers traditionnels et modernes (Peltier et al. 2014). De plus, l'expérience de ce projet sur les changements affectant la couverture forestière a permis de révéler des signaux de dégradation du couvert forestier ont été observés en République du Congo (Gond et al. ; 2016). Ces signaux négatifs suggèrent la mise en place d'une politique de gestion rationnelle des ressources en bois, et de gestion durable des terres par les communautés, combinés à une réintroduction d'arbres sur les terres agricoles dans une optique de restauration durable du couvert forestier (Gond et al. ; 2016).

5. CONCLUSION ET PERSPECTIVES

Une forte fixation symbiotique de l'azote a été observée à 24 mois dans la plantation mixte d'eucalyptus et d'acacia. Celle-ci, combinée à des apports en azote des rémanents d'exploitation significativement plus élevés sous acacia, a entraîné une augmentation du contenu en azote du sol, en particulier dans la fraction grossière de la matière organique particulaire. Du fait de l'enrichissement en azote de la fraction grossière de la matière organique particulaire, nous avons observé une augmentation de la production d'azote par minéralisation révélant un recyclage beaucoup plus rapide de l'azote du sol. Ce travail a apporté des informations intéressantes sur la compréhension de l'effet rapide de l'introduction de l'acacia sur la croissance des eucalyptus et sur le fonctionnement des sols tropicaux. Il ouvre en effet de nombreuses perspectives pour les études des cycles biogéochimiques des plantations forestières au Congo mais aussi sur l'acceptabilité socio-environnementale du bénéfice économique par les populations riveraines, souvent très sceptique.

D'un point de vue scientifique, il serait intéressant d'intégrer les pertes d'azote par drainage en profondeur car dans ces sols où les pertes en azote sont négligeables, l'introduction d'une nouvelle espèce avec ses spécificités, en plus des eucalyptus, pourrait induire des pertes importantes en azote par drainage en profondeur. En plus de la facilitation liée à la fixation de N par l'acacia dans le traitement mixte, il serait intéressant d'évaluer la complémentarité des deux espèces pour l'acquisition des ressources (eau, lumière, nutriments). Cependant, l'*Acacia mangium* a été classé au niveau 8 des espèces végétales invasives, il faudrait donc également s'assurer de l'absence d'une propagation non contrôlée dans la région, même si ce caractère ne suscite pas jusque-là d'inquiétude. Enfin, compte tenu de l'existence de ce risque invasif, l'utilisation d'une autre espèce fixatrice d'azote, arborée ou arbustive (Exemple : *Leucaena leucocephala*, *Albizzia sp.*) pourrait être intéressante à tester. Ce travail ouvre également la porte à des perspectives d'application étant donné l'originalité des résultats obtenus. Il s'agirait par exemple de proposer à des industriels un système de rotation alternée

eucalyptus / acacia étant donné le fait que les deux espèces sont importantes pour l'industrie du bois. Ce schéma de gestion serait préférable au mélange 50% acacia et 50% eucalyptus (50A50E) car il est plus pratique en terme de préparation des plants en pépinière et en terme de circuit de commercialisation du bois à la fin de la rotation. Il serait enfin intéressant de tester les potentialités de ce système dans d'autres régions du Congo, comme sur les Plateaux Batékés, ou d'Afrique Centrale où les sols sont également des Arenosols ferralic. Enfin, à l'image du projet Makala en République Démocratique du Congo, les résultats obtenus dans ce travail sur l'*Acacia mangium* pourrait nous amener à proposer à des agriculteurs des systèmes d'agroforesterie impliquant une espèce ligneuse fixatrice d'azote atmosphérique.

6. REFERENCES BIBLIOGRAPHIQUES

- Andrianarisoa, K.S., Zeller, B., Poly, F., Siegenfuhr, H., Bienaimé, S., Ranger, J., Dambrine, E., 2010. Control of Nitrification by Tree Species in a Common-Garden Experiment. *Ecosystems* 13, 1171–1187. Doi: 10.1007/s10021-010-9390-x.
- Barua, S.K., Lehtonen, P., Pahkasalo, T., 2014. Plantation vision: potentials, challenges and policy options for global industrial forest plantation development. *Int. For. Rev.* 16, 117–127.
- Bauhus, J., van Winden, AP, Nicotra, AB, 2004. Above-ground interactions and productivity in mixed-species plantations of *Acacia mearnsii* and *Eucalyptus globulus*. *Can. J. Forest Res.* 34, 686–694.
- Bernhard Reversat, F., 1996. Nitrogen cycling in tree plantations grown on a poor sandy savanna soil in Congo. *Appl. Soil Ecol.* 4, 161–172. Doi:10.1016/0929-1393(96)00096-0.
- Bernhard-Reversat, F., Diangana, D., Tsatsa, M., 1993. Biomasse, minéralomasse et productivité en plantation d'*Acacia mangium* et *A. auriculiformis* au Congo. *Bois et forêts des tropiques* 238, 35–44.
- Bernhard-Reversat, F., Loumeto, J.J., 2002. The litter system in african forest tree plantations.
- Binkley, D., Fisher, R., 2012. *Ecology and management of forest soils*. John Wiley & Sons.
- Binkley, D., Giardina, C., Bashkin, M.A., 2000. Soil phosphorus pools and supply under the influence of *Eucalyptus saligna* and nitrogen-fixing *Albizia facaltaria*. *Forest Ecology and Management* 128, 241–247.
- Binkley, D., Hart, S.C., 1989. The components of nitrogen availability assessments in forest soils, in: *Advances in Soil Science*. Springer, pp. 57–112.
- Binkley, D., Senock, R., Bird, S., Cole, T.G., 2003. Twenty years of stand development in pure and mixed stands of *Eucalyptus saligna* and nitrogen-fixing *Facaltaria moluccana*. *Forest Ecology and Management* 182, 93–102.
- Binkley, D., Stape, J.L., 2004. Sustainable management of *Eucalyptus* plantations in a changing world, in: *Proceedings of IUFRO Conference, October*. pp. 11–15.
- Bonneau, M., COLIN-BELGRAND, M., Ranger, J., Nys, C., 1995. Disponibilité de l'azote dans les écosystèmes et production forestière. *Revue Forestière Française*, 1995, S, fascicule thématique“ Modélisation de la croissance des arbres forestiers et de la qualité des bois.”
- Bouillet, J.-P., Laclau, J.-P., de Moraes Goncalves, J.L., Voigtlaender, M., Gava, J.L., Leite, F.P., Hakamada, R., Mareschal, L., Mabiála, A., Tardy, F., 2013. *Eucalyptus* and *Acacia* tree growth over entire rotation in single-and mixed-species plantations across five sites in Brazil and Congo. *Forest Ecology and Management* 301, 89–101.

- Bouillet, J.P., Laclau, J.P., Gonçalves, J.L.M., Moreira, M.Z., Trivelin, P.C.O., Jourdan, C., Silva, E.V., Piccolo, M.C., Tsai, S.M., Galiana, A., 2008. Mixed-species plantations of *Acacia mangium* and *Eucalyptus grandis* in Brazil: 2: Nitrogen accumulation in the stands and biological N₂ fixation. *Forest Ecology and Management* 255, 3918–3930.
- Bouillet, J.P., Levillain, J., Deleporte, P., Goncalves, J.L.M., Nouvellon, Y., Gava, J.L., Silva, C.R., Leite, F.P., Moreira, M.Z., Thongo M'Bou, A., Galiana, A., Trivelin, P., Jourdan, C., Laclau, J.P., 2010. Ecological intensification of the silviculture in *Eucalyptus* plantations in Brazil and Congo through *Acacia mangium* association. In: Proceedings of 11th ESA Congress, Montpellier, France, 2p.
- Bouillet, J.-P., Safou-Matondo, R., Laclau, J.-P., Nzila, J.D., Ranger, J., Deleporte, P., 2004. Pour une production durable des plantations d'*Eucalyptus* au Congo: la fertilisation. *Bois et forêts des tropiques* 279, 23–34.
- Boyden, S., Binkley, D., Senock, R., 2005. Competition and facilitation between *Eucalyptus* and nitrogen-fixing *Falcataria* in relation to soil fertility. *Ecology* 86, 992–1001.
- Brendel, O., Wheeler, C., Handley, L., 1997. A statistical comparison of the two-source $\delta^{15}\text{N}$ and ^{15}N isotope dilution methods for estimating plant N₂-fixation using *Trifolium pratense* and *Lolium perenne*. *Functional Plant Biology* 24, 631–636.
- Bristow, M., Vanclay, J.K., Brooks, L., Hunt, M., 2006. Growth and species interactions of *Eucalyptus pellita* in a mixed and monoculture plantation in the humid tropics of north Queensland. *Forest Ecology and Management* 233, 285–294.
- Brockhoff, E.G., Jactel, H., Parrotta, J.A., Ferraz, S.F., 2013. Role of eucalypt and other planted forests in biodiversity conservation and the provision of biodiversity-related ecosystem services. *Forest Ecology and Management* 301, 43–50.
- Cambardella, C.A., Elliott, E.T., 1992. Particulate soil organic-matter changes across a grassland cultivation sequence. *Soil Science Society of America Journal* 56, 777–783.
- Canham, C.D., LePage, P.T., Coates, K.D., 2004. A neighborhood analysis of canopy tree competition: effects of shading versus crowding. *Canadian Journal of Forest Research* 34, 778–787.
- Carle, J., Vuorinen, P., Del Lungo, A., 2002. Status and trends in global forest plantation development. *Forest Products Journal* 52, 12–23.
- Chalk, P.M., Peoples, M.B., McNeill, A.M., Boddey, R.M., Unkovich, M.J., Gardener, M.J., Silva, C.F., Chen, D., 2014. Methodologies for estimating nitrogen transfer between legumes and companion species in agro-ecosystems: a review of 15 N-enriched techniques. *Soil Biology and Biochemistry* 73, 10–21.
- Corbeels, M., McMurtrie, R.E., Pepper, D.A., Mendham, D.S., Grove, T.S., O'Connell, A.M., 2005. Long-term changes in productivity of eucalypt plantations under different harvest residue and nitrogen management practices: a modelling analysis. *Forest Ecology and Management* 217, 1–18.
- Craine, J.M., Morrow, C., Fierer, N., 2007. Microbial nitrogen limitation increases decomposition. *Ecology* 88, 2105–2113.
- D'annunzio, R., 2008. Etude de la dynamique de la matière organique sous plantation clonale d'*Eucalyptus* au Congo. Thèse de doctorat.

- Davidson, E.A., Chorover, J., Dail, D.B., 2003. A mechanism of abiotic immobilization of nitrate in forest ecosystems: the ferrous wheel hypothesis. *Global Change Biology* 9, 228–236.
- De Dieu Nzila, J., Bouillet, J.-P., Laclau, J.-P., Ranger, J., 2002. The effects of slash management on nutrient cycling and tree growth in Eucalyptus plantations in the Congo. *Forest Ecology and Management* 171, 209–221.
- DeBell, D.S., Cole, T.G., Whitesell, C.D., 1997. Growth, development, and yield in pure and mixed stands of Eucalyptus and Albizia. *Forest Science* 43, 286–298.
- Dupuy, B., N'Guessan, K., 1990. La sylviculture de l'Acacia mangium. *Bois et Forêt des Tropiques* 225, 24-32.
- Epron, D., Mouanda, C., Mareschal, L., Koutika, L.-S., 2015. Impacts of organic residue management on the soil C dynamics in a tropical eucalypt plantation on a nutrient-poor sandy soil after three rotations. *Soil Biology and Biochemistry* 85, 183–189.
- Epron, D., Nouvellon, Y., Mareschal, L., e Moreira, R.M., Koutika, L.-S., Geneste, B., Delgado-Rojas, J.S., Laclau, J.-P., Sola, G., de Moraes Gonçalves, J.L., 2013. Partitioning of net primary production in Eucalyptus and Acacia stands and in mixed-species plantations: two case-studies in contrasting tropical environments. *Forest Ecology and Management* 301, 102–111.
- FAO, 1986. Les effets écologiques des eucalyptus. Etude FAO Forêt, N°59, 118. Rome, Italy.
- FAO, 1998. World Reference base for soil resource. FAO. World Soil Resource Reports, N°84. 88 pp.
- FAO, 2001. Global Forest Resources Assessment 2000. Main Report. FAO Forestry Paper 140, Food and Agriculture Organization of the United Nations, Rome. 479 pp.
- FAO, 2006. Global Forest Resources Assessment 2005 – Progress towards sustainable forest management. FAO Forestry Paper 147, Food and Agriculture Organization of the United Nations, Rome, Italy.
- FAO, 2010. Global Forest Resources Assessment 2010 – Main report. FAO Forestry Paper 163, Food and Agriculture Organization of the United Nations, Rome, Italy.
- Ferraz, S.F., de Paula Lima, W., Rodrigues, C.B., 2013. Managing forest plantation landscapes for water conservation. *Forest ecology and management* 301, 58–66.
- Forrester, D.I., Bauhus, J., Cowie, A.L., 2005. Nutrient cycling in a mixed-species plantation of Eucalyptus globulus and Acacia mearnsii. *Canadian Journal of Forest Research* 35, 2942–2950.
- Forrester, D.I., Bauhus, J., Cowie, A.L., Vanclay, J.K., 2006b. Mixed-species plantations of Eucalyptus with nitrogen-fixing trees: a review. *Forest Ecology and Management* 233, 211–230.
- Forrester, D.I., Cowie, A.L., Bauhus, J., Wood, J.T., Forrester, R.I., 2006a. Effects of Changing the Supply of Nitrogen and Phosphorus on Growth and Interactions between Eucalyptus globulus and Acacia mearnsii in a Pot trial. *Plant and soil* 280, 267–277.

- Fox, T.R., 2000. Sustained productivity in intensively managed forest plantations. *Forest Ecology and Management* 138, 187–202.
- Fried, M., Middelboe, V., Middleboe, V., 1977. Measurement of amount of nitrogen fixed by a legume crop. *Plant and soil* 713–715.
- FSC, F.S.C., 2012. Strategic review on the future of forest plantations.
- Galiana, A., N'Guessan Kanga, A., Gnahoua, G.M., Balle, P., Dupuy, B., DOMENACH, A.-M., Mallet, B., 1996. Fixation de l'azote chez *Acacia mangium* en plantation. *Bois et forêts des tropiques* 51–62.
- Ganry, F., Dommergues, Y., 1995. Rôle des arbres fixateurs d'azote dans le maintien de la fertilité azotée des sols, 53 -67.
- Garnett, T.P., Shabala, S.N., Smethurst, P.J., Newman, I.A., 2003. Kinetics of ammonium and nitrate uptake by eucalypt roots and associated proton fluxes measured using ion selective microelectrodes. *Functional plant biology* 30, 1165–1176.
- Gonçalves, J. de M., Stape, J.L., Laclau, J.P., Bouillet, J.P., Ranger, J., 2008. Assessing the effects of early silvicultural management on long-term site productivity of fast-growing eucalypt plantations: the Brazilian experience. *Southern Forests: a Journal of Forest Science* 70, 105–118.
- Gond, V., Dubiez, E., Boulogne, M., Gigaud, M., Péroches, A., Penneç, A., Fauvet, N., Peltier, R., 2016. Forest cover and carbon stock change dynamics in the Democratic Republic of Congo: case of the wood-fuel supply basin of Kinshasa. *Bois et Forêts des Tropiques* 327, 19-28.
- He, X., Xu, M., Qiu, G.Y., Zhou, J., 2009. Use of ¹⁵N stable isotope to quantify nitrogen transfer between mycorrhizal plants. *Journal of Plant Ecology* 2, 107–118.
- Hoogmoed, M., Cunningham, S.C., Baker, P.J., Beringer, J., Cavagnaro, T.R., 2014. Is there more soil carbon under nitrogen-fixing trees than under non-nitrogen-fixing trees in mixed-species restoration plantings? *Agriculture, Ecosystems & Environment* 188, 80–84.
- Huang, Z., Clinton, P.W., Davis, M.R., 2011. Post-harvest residue management effects on recalcitrant carbon pools and plant biomarkers within the soil heavy fraction in *Pinus radiata* plantations. *Soil Biology and Biochemistry* 43, 404–412.
- Inagaki, M., Kamo, K., Miyamoto, K., Titin, J., Jamalung, L., Lapongan, J., Miura, S., 2011. Nitrogen and phosphorus retranslocation and N: P ratios of litterfall in three tropical plantations: luxurious N and efficient P use by *Acacia mangium*. *Plant and Soil* 341, 295–307.
- Jose, S., Williams, R., Zamora, D., 2006. Belowground ecological interactions in mixed-species forest plantations. *Forest ecology and management* 233, 231–239.
- Joshi, A.B., Vann, D.R., Johnson, A.H., Miller, E.K., 2003. Nitrogen availability and forest productivity along a climosequence on Whiteface Mountain, New York. *Canadian Journal of Forest Research* 33, 1880–1891.
- Kelty, M.J., 2006. The role of species mixtures in plantation forestry. *Forest Ecology and Management* 233, 195–204.

- Khanna, P.K., 1997. Comparison of growth and nutrition of young monocultures and mixed stands of *Eucalyptus globulus* and *Acacia mearnsii*. *Forest Ecology and Management* 94, 105–113.
- Koutika, L. S., Vanderhoeven, S., Chapuis-Lardy, L., Dassonville, N., & Meerts, P., 2007. Assessment of changes in soil organic matter after invasion by exotic plant species. *Biology and Fertility of Soils*, 44 (2), 331-341.
- Koutika, L.-S., Didden, W.A.M., Marinissen, J.C.Y., 2001. Soil organic matter distribution as influenced by enchytraeid and earthworm activity. *Biology and fertility of soils* 33, 294–300.
- Koutika, L.-S., Epron, D., Bouillet, J.-P., Mareschal, L., 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 and soil* 379, 205–216.
- Koutika, L.-S., Hauser, S., Henrot, J., 2001. Soil organic matter assessment in natural regrowth, *Pueraria phaseoloides* and *Mucuna pruriens* fallow. *Soil Biology and Biochemistry* 33, 1095–1101.
- Koutika, L.-S., Hauser, S., Kamga, J.M., Yerima, B., 2005. Comparative study of soil properties under *Chromolaena odorata*, *Pueraria phaseoloides* and *Calliandra calothyrsus*. *Plant and Soil* 266, 315–323.
- Kumaraswamy, S., Mendham, D.S., Grove, T.S., O'Connell, A.M., Sankaran, K.V., Rance, S.J., 2014. Harvest residue effects on soil organic matter, nutrients and microbial biomass in eucalypt plantations in Kerala, India. *Forest Ecology and Management* 328, 140–149.
- Laclau, J.-P., 2001. Dynamique du fonctionnement minéral d'une plantation d'eucalyptus. Effet du reboisement sur un sol de savane du littoral congolais; conséquences pour la gestion des plantations industrielles. Thèse de doctorat.
- Laclau, J.-P., Bouillet, J.-P., Ranger, J., 2000. Dynamics of biomass and nutrient accumulation in a clonal plantation of *Eucalyptus* in Congo. *Forest Ecology and Management* 128, 181–196.
- Laclau, J.-P., Nouvellon, Y., Reine, C., de Moraes Gonçalves, J.L., Krusche, A.V., Jourdan, C., le Maire, G., Bouillet, J.-P., 2013. Mixing *Eucalyptus* and *Acacia* trees leads to fine root over-yielding and vertical segregation between species. *Oecologia* 172, 903–913.
- Laclau, J.-P., Ranger, J., de Dieu Nzila, J., Bouillet, J.-P., Deleporte, P., 2003. Nutrient cycling in a clonal stand of *Eucalyptus* and an adjacent savanna ecosystem in Congo: 2. Chemical composition of soil solutions. *Forest ecology and management* 180, 527–544.
- Laclau, J.-P., Ranger, J., de Moraes Gonçalves, J.L., Maquere, V., Krusche, A.V., M'Bou, A.T., Nouvellon, Y., Saint-Andre, L., Bouillet, J.-P., de Cassia Piccolo, M., 2010. Biogeochemical cycles of nutrients in tropical *Eucalyptus* plantations: main features shown by intensive monitoring in Congo and Brazil. *Forest Ecology and Management* 259, 1771–1785.

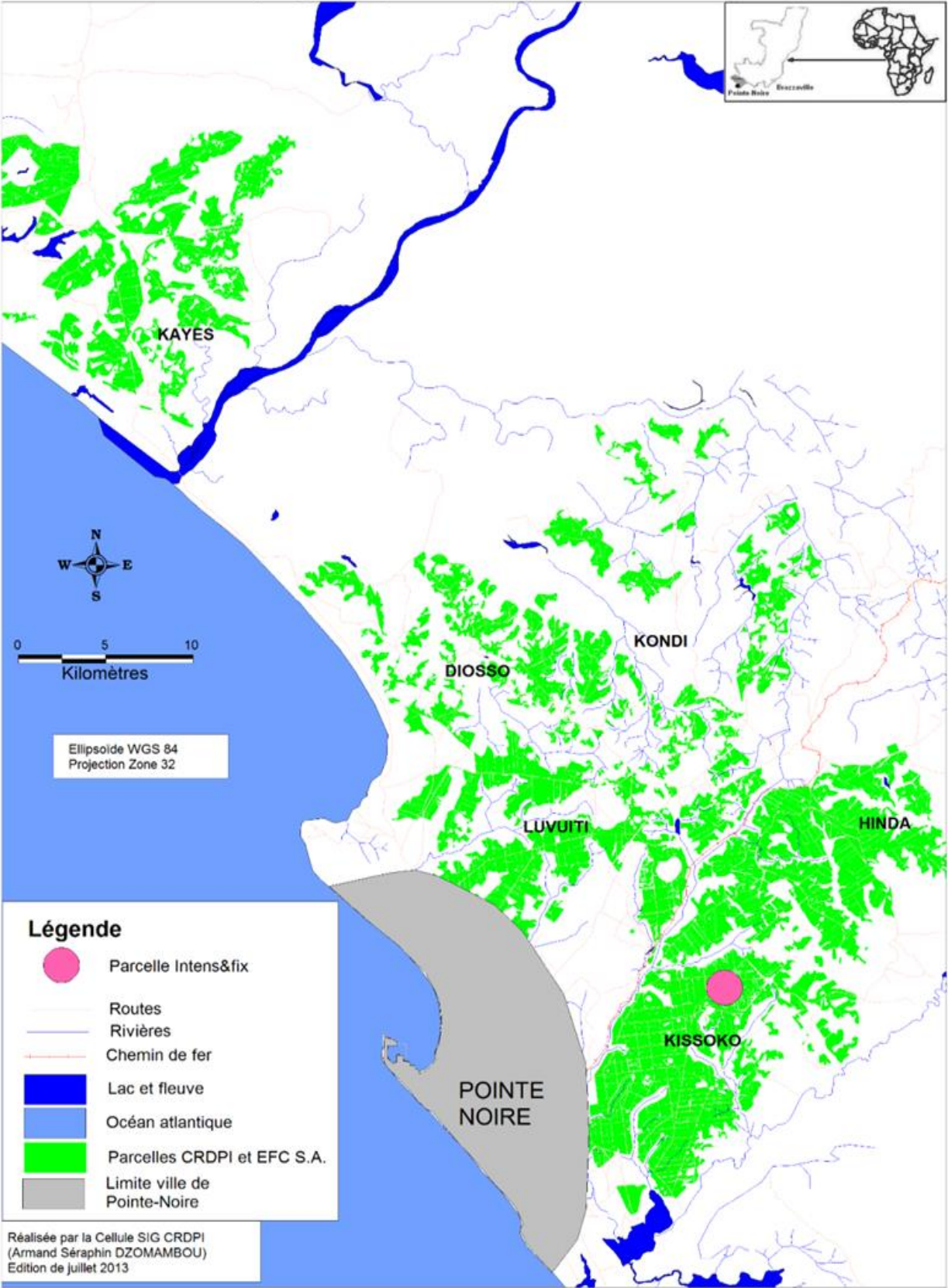
- Le Maire, G., Nouvellon, Y., Christina, M., Ponzoni, F.J., Gonçalves, J.L.M., Bouillet, J.-P., Laclau, J.-P., 2013. Tree and stand light use efficiencies over a full rotation of single- and mixed-species *Eucalyptus grandis* and *Acacia mangium* plantations. *Forest Ecology and Management* 288, 31–42.
- Levillain, J., M'Bou, A.T., Deleporte, P., Saint-André, L., Jourdan, C., 2011. Is the simple auger coring method reliable for below-ground standing biomass estimation in *Eucalyptus* forest plantations? *Annals of botany* mcr102.
- Li, Z., Peng, S., Rae, D.J., Zhou, G., 2001. Litter decomposition and nitrogen mineralization of soils in subtropical plantation forests of southern China, with special attention to comparisons between legumes and non-legumes. *Plant and Soil* 229, 105–116.
- Lovett, G.M., Weathers, K.C., Arthur, M.A., Schultz, J.C., 2004. Nitrogen cycling in a northern hardwood forest: do species matter? *Biogeochemistry* 67, 289–308.
- Luna-Orea, P., Waggener, M.G., Gumpertz, M.L., 1996. Decomposition and nutrient release dynamics of two tropical legume cover crops. *Agronomy Journal* 88, 758–764.
- Mareschal, L., Laclau, J.-P., Nzila, J.-D.-D., Versini, A., Koutika, L.-S., Mazoumbou, J.-C., Deleporte, P., Bouillet, J.-P., Ranger, J., 2013. Nutrient leaching and deep drainage under *Eucalyptus* plantations managed in short rotations after afforestation of an African savanna: Two 7-year time series. *Forest Ecology and Management* 307, 242–254.
- Mareschal, L., Nzila, J.D.D., Turpault, M.P., M'Bou, A.T., Mazoumbou, J.C., Bouillet, J.P., Ranger, J., Laclau, J.P., 2011. Mineralogical and physico-chemical properties of Ferralic Arenosols derived from unconsolidated Plio-Pleistocenic deposits in the coastal plains of Congo. *Geoderma* 162, 159–170.
- Marien, J.-N., Mallet, B., 2004. Nouvelles perspectives pour les plantations forestières en Afrique centrale. *Bois Forêts Trop* 282, 67–79.
- Martin, B., 2003. L'eucalyptus: Un arbre forestier stratégique. *Revue forestière française* 55, 141–154.
- Mendham, D.S., Kumaraswamy, S., Balasundaran, M., Sankaran, K.V., Corbeels, M., Grove, T.S., O'connell, A.M., Rance, S.J., 2004. Legume cover cropping effects on early growth and soil nitrogen supply in eucalypt plantations in south-western India. *Biology and fertility of soils* 39, 375–382.
- Ménétrier, J., 2008. Le peuplier hybride au Québec: une révolution, une évolution. *Le naturaliste canadien* 132, 46–54.
- Mercado Jr, A.R., Van Noordwijk, M., Cadisch, G., 2011. Positive nitrogen balance of *Acacia mangium* woodlots as fallows in the Philippines based on ¹⁵N natural abundance data of N₂ fixation. *Agroforestry systems* 81, 221–233.
- Moritsuka, N., Yanai, J., Mori, K., Kosaki, T., 2004. Biotic and abiotic processes of nitrogen immobilization in the soil-residue interface. *Soil Biology and Biochemistry* 36, 1141–1148.
- Nicolas, M., Zeller, B., Dambrine, E., Bienaimé, S., Ulrich, E., 2006. Etude isotopique du devenir de l'azote des litières dans les sols de six hêtraies du réseau RENECOFOR. *Etude et Gestion des Sols* 13, 33–51.

- Nouvellon, Y., Laclau, J.-P., Epron, D., Le Maire, G., Bonnefond, J.-M., Gonçalves, J.L.M., Bouillet, J.-P., 2012. Production and carbon allocation in monocultures and mixed-species plantations of *Eucalyptus grandis* and *Acacia mangium* in Brazil. *Tree physiology* 32, 680–695.
- O'connell, A.M., Grove, T.S., Mendham, D.S., Rance, S.J., 2004. Impact of harvest residue management on soil nitrogen dynamics in *Eucalyptus globulus* plantations in south western Australia. *Soil Biology and Biochemistry* 36, 39–48.
- Paquette, A., Messier, C., 2009. The role of plantations in managing the world's forests in the Anthropocene. *Frontiers in Ecology and the Environment* 8, 27–34.
- Peltier, R., Dubiez, É., Diowo, S., Gigaud, M., Marien, J. N., Marquant, B., Peroches, A., Procès, P., Vermeulen, C., 2014. Assisted Natural Regeneration in slash-and-burn agriculture: Results in the Democratic Republic of the Congo. *Bois et Forêts des Tropiques*, 321(3), 67-79.
- 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. *Forest Ecology and Management* 124, 45–77.
- Plassard, C., Chalot, M., Botton, B., Martin, F., 1997. Le rôle des ectomycorhizes dans la nutrition azotée des arbres forestiers. *Revue forestière française* 49, 82–98.
- Polge, H., Illy, G., 1968. Héritabilité de la densité du bois et corrélations avec la croissance étudiées à l'aide de tests non destructifs sur plants de Pins maritimes de quatre ans. *Silvae Genet* 17, 173–181.
- Puri, G., Ashman, M.R., 1999. Microbial immobilization of 15 N-labelled ammonium and nitrate in a temperate woodland soil. *Soil Biology and Biochemistry* 31, 929–931.
- Raison, R.J., Connell, M.J., Khanna, P.K., 1987. Methodology for studying fluxes of soil mineral-N in situ. *Soil Biology and Biochemistry* 19, 521–530.
- Recous, S., Mary, B., Faurie, G., 1990. Microbial immobilization of ammonium and nitrate in cultivated soils. *Soil Biology and Biochemistry* 22, 913–922.
- Richards, A.E., Forrester, D.I., Bauhus, J., Scherer-Lorenzen, M., 2010. The influence of mixed tree plantations on the nutrition of individual species: a review. *Tree Physiology*. 30, 1192-1208.
- Rothe A., Cromack K.J., Resh S.C., Makineci E., Son Y., 2002. Soil carbon and nitrogen changes under Douglas-fir with and without red alder. *Soil Science Society of America Journal* 66, 1988–1995.
- Rothe, A., Binkley, D., 2001. Nutritional interactions in mixed species forests: a synthesis. *Canadian Journal of Forest Research* 31, 1855–1870.
- Schimel, J.P., Firestone, M.K., 1989. Inorganic N incorporation by coniferous forest floor material. *Soil Biology and Biochemistry* 21, 41–46.
- Sierra, J., 2002. Nitrogen mineralization and nitrification in a tropical soil: effects of fluctuating temperature conditions. *Soil Biology and Biochemistry* 34, 1219–1226.

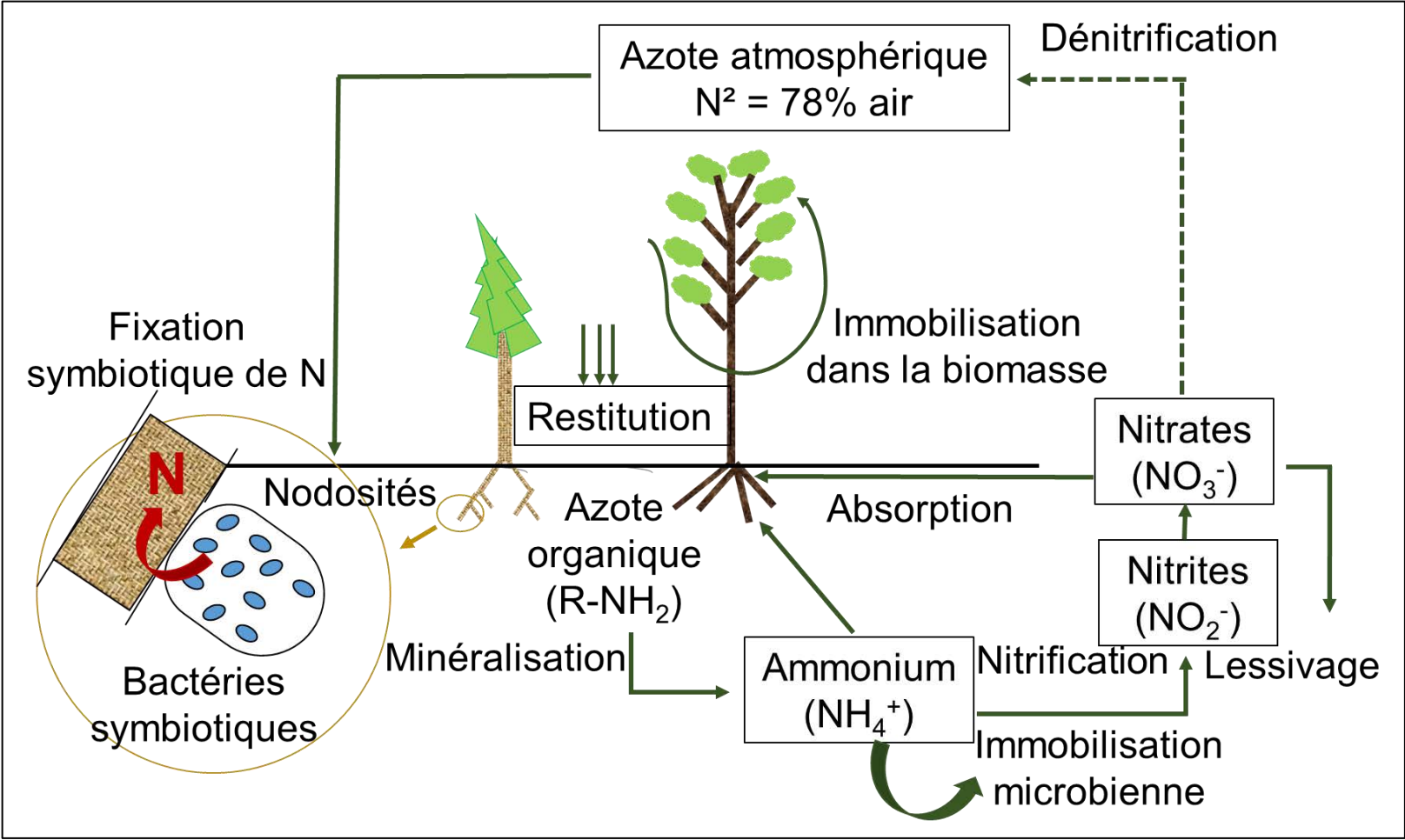
- Sikora, L.J., Yakovchenko, V., Cambardella, C.A., Doran, J.W., 1996. Assessing soil quality by testing organic matter. *Soil organic matter: Analysis and interpretation* 41–50.
- Stark, J.M., Hart, S.C., 1997. High rates of nitrification and nitrate turnover in undisturbed coniferous forests. *Nature* 385, 61–64.
- Switzer, G.L., Nelson, L.E., 1972. Nutrient accumulation and cycling in loblolly pine (*Pinus taeda* L.) plantation ecosystems: the first twenty years. *Soil Science Society of America Journal* 36, 143–147.
- Thongo M'Bou, A., 2008. Etude du système racinaire de l'Eucalyptus en plantation tropicale: analyse architecturale, croissance et respiration. Thèse de Doctorat.
- Tiarks, A., Ranger, J., Nambiar, E.K.S., 2008. Soil properties in tropical plantation forests: evaluation and effects of site management: a summary. *Site Management and Productivity in Tropical Plantation Forests*. Edited by EKS Nambiar. Centre for International Forestry Research, Jakarta, Indonesia 191–204.
- Turvey, N.D., Smethurst, P.J., 1983. Nitrogen fixing plants in forest plantation management, in: *Biological Nitrogen Fixation in Forest Ecosystems: Foundations and Applications*. Springer, pp. 233–259.
- Vanlauwe, B., Nwoke, O.C., Sanginga, N., Merckx, R., 1999. Evaluation of methods for measuring microbial biomass C and N and relationships between microbial biomass and soil organic matter particle size classes in West-African soils. *Soil Biology and Biochemistry* 31, 1071–1082. Doi:10.1016/S0038-0717 (99) 00021-8.
- Versini, A., Mareschal, L., Matsoumbou, T., Zeller, B., Ranger, J., Laclau, J.-P., 2014a. Effects of litter manipulation in a tropical Eucalyptus plantation on leaching of mineral nutrients, dissolved organic nitrogen and dissolved organic carbon. *Geoderma* 232–234, 426–436. doi:10.1016/j.geoderma.2014.05.018.
- Versini, A., Zeller, B., Derrien, D., Mazoumbou, J.-C., Mareschal, L., Saint-Andre, L., Ranger, J., Laclau, J.-P., 2014b. The role of harvest residues to sustain tree growth and soil nitrogen stocks in a tropical Eucalyptus plantation. *Plant Soil* 376, 245–260. Doi:10.1007/s11104-013-1963-y.
- Vigneron, P., 1992. Création et amélioration de variétés hybride d'Eucalyptus au Congo. *Bois et Forêts des Tropiques* 234: 29-42.
- Vitousek, P., Matson, P., Vancleve, K., 1989. Nitrogen Availability and Nitrification During Succession - Primary, Secondary, and Old-Field Series. *Plant Soil* 115, 229–239. Doi:10.1007/BF02202591.
- Voigtlaender, M., Laclau, J.-P., de Moraes Goncalves, J.L., Piccolo, M. de C., Moreira, M.Z., Nouvellon, Y., Ranger, J., Bouillet, J.-P., 2012. 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.
- Wander, M., 2004. Soil organic matter fractions and their relevance to soil function. *Soil organic matter in sustainable agriculture*. CRC Press, Boca Raton, FL 67–102.

ANNEXES

Annexe 1 Localisation, en vert, du massif d'Eucalyptus de la région de Pointe-Noire et du site expérimental de Kissoko (projet Intens&Fix).



Annexe 2 Cycle de l'azote dans une plantation mixte associant une espèce fixatrice d'azote à une espèce non fixatrice d'azote. La dénitrification sur les plaines côtières congolaises est négligeable.



RESUME

Les plantations forestières représentent 5% de la surface forestière mondiale mais assurent plus du tiers de l'approvisionnement en bois de la planète. La durabilité de ces systèmes de production repose sur le maintien à long terme de leur fertilité, sans recourir à la fertilisation. L'introduction d'une espèce fixatrice d'azote (N) dans les plantations forestières est une des solutions envisagées pour relever ce défi. L'objectif de la thèse était d'évaluer l'effet de l'introduction de l'*Acacia mangium* dans une plantation pure d'eucalyptus sur la croissance des arbres, la production de biomasse et la dynamique de N dans le sol. Pour atteindre cet objectif, des inventaires destructifs combinés à une collecte des chutes de litière ainsi qu'un suivi annuel de la minéralisation de N dans le sol, ont été réalisés. Ils ont été associés à l'étude de la fixation symbiotique de N et de l'enrichissement en N de la matière organique particulaire. Cette étude a permis de mettre en évidence un effet positif de l'acacia sur la croissance des eucalyptus à travers une modification des relations interspécifiques. La relation de facilitation engendrée par la fixation symbiotique de N a été à l'origine d'une augmentation de la croissance des eucalyptus et de la production primaire nette aérienne. Cette augmentation de croissance était liée à l'amélioration du contenu azoté du sol, en particulier dans la fraction grossière de la matière organique particulaire. Une augmentation de la production de N par minéralisation a révélé un recyclage beaucoup plus rapide du N du sol. Ces travaux ouvrent des perspectives pour une intensification écologique de la sylviculture des plantations tropicales.

Mots-clés : Plantation forestière tropicale, Eucalyptus, Acacia, Azote, Arenosols

ABSTRACT

Forest plantations represent 5% of the world forest area but provide more than one third of world wood supply. Sustainability of these systems is based on the long-term maintenance of their fertility without using fertilizers. The introduction of nitrogen (N) fixing species in forest plantations is one of the solutions to take-up this challenge. The aim of this work was to assess the effects of the introduction of *Acacia mangium* in pure stand of eucalypts on tree growth, biomass production and soil nitrogen dynamics. To achieve this goal, destructive inventories combined with quantification of N fluxes in litter fall and annual monitoring of N mineralization in soil, has been done. They were associated with study of the symbiotic fixation of N and N enrichment in particulate organic matter. The study highlighted a positive effect of acacia on the growth of eucalyptus through a modification of interspecific interactions. Facilitating relationship created by the symbiotic nitrogen fixation has been the source of an increase in the growth of eucalyptus and aboveground net primary production. This increased growth was related to improvement of the nitrogen content of the soil, especially in the coarse fraction of the particulate organic matter. An increase in nitrogen mineralization indicated a much faster soil nitrogen cycling. This work opens perspectives for an ecological intensification of tropical plantation forestry.

Key words: Tropical forest plantation, Eucalyptus, Acacia, Nitrogen, Arenosols