

Phénologie des bourgeons de l'Aulne et du Peuplier en plantations mélangées forestière et agroforestière

Anais Thomas¹, Nicolas Marron¹, Erwin Dallé¹, Pierrick Priault¹

1. Université de Lorraine, AgroParisTech, INRAE, UMR Silva, 54000, Nancy, France

Auteur correspondant : anais.grosjean@univ-lorraine.fr

ORCID : 0000-0003-4960-1723

Phénologie des bourgeons de l'Aulne et du Peuplier en plantations mélangées forestière et agroforestière

La durée de la saison de végétation est importante à considérer puisqu'elle va directement impacter l'absorption photosynthétique saisonnière qui va conditionner la croissance des arbres. Cette étude avait pour objectifs de proposer une échelle de notation visuelle pour les processus de débourrement et d'entrée en dormance chez l'Aulne glutineux et de déterminer l'effet de l'association de l'Aulne avec le Peuplier hybride, entre eux et avec des cultures herbacées, sur la durée de la saison de végétation des espèces ligneuses, comparativement à leurs monocultures respectives. Bien que la durée de la saison de végétation n'était pas significativement différente entre les arbres en mélange et leurs monocultures respectives, les Aulnes agroforestiers ont eu tendance à débourrer plus tard et à entrer en dormance plus tôt, tandis que le contraire a été observé pour les Peupliers agroforestiers.

Phenology of alder and poplar buds in mixed-forest and agroforestry plantations

The length of the vegetative season is an important parameter because it directly impacts seasonal photosynthetic absorption, which in turn influences tree growth. The aims of the present study were to i) propose a visual assessment scale of bud burst and the onset of dormancy in common alder, and ii) determine the effect of co-cultivation with hybrid poplar, in the presence or in the absence of grasses, on the length of the vegetative season of these woody species compared with their respective monocultures. Although the lengths of the vegetative seasons of the mixed- and mono-cultured trees were not significantly different, the buds of the agroforestry alders tended to burst later and start dormancy earlier, whereas the opposite was observed for agroforestry poplars.

Messages clés :

- Le mélange d'espèces n'a pas eu d'influence sur la phénologie du bourgeon de l'Aulne et du Peuplier.
- Les Aulnes agroforestiers ont eu tendance à débourrer plus tard et à entrer en dormance plus tôt par rapport à leur monoculture.
- Les Peupliers agroforestiers ont eu tendance à débourrer plus tôt et à entrer en dormance plus tard par rapport à leur monoculture.

Mots clés : débourrement, entrée en dormance, phénologie, Aulnes, Peupliers, plantations

Highlights:

- Species mixture had no influence on the phenology of alder and poplar buds.
- The buds of agroforestry alders tended to burst later and start dormancy earlier than those of monocultured alders.
- The buds of agroforestry poplars tended to burst earlier and start dormancy later than those of monocultured poplars.

Keywords: Bud burst, onset of dormancy, phenology, alder, poplar, plantation

Citation de l'article : Thomas, A., Marron, N., Dallé, E., & Priault, P. (2023). Phénologie des bourgeons de l'Aulne et du Peuplier en plantations mélangées forestière et agroforestière. *Revue forestière française*, 74(3), 335-346. <https://doi.org/10.20870/revforfr.2023.7685>



Licence Creative Commons
Attribution - 4.0 International (CC BY 4.0)

En 2020 en France, les plantations forestières, c'est-à-dire les forêts à prédominance d'arbres établis par plantation et/ou ensemencement délibéré, couvraient près de 2 millions d'hectares à destination principalement de la production de bois (IGN, 2021). Du fait de leur capacité de production élevée, les espèces appartenant au genre *Populus* sont les essences de feuillus les plus fréquemment cultivées sur de grandes surfaces, et représentaient 200 000 hectares en 2019 en France (CIP, 2020). La plupart des plantations de Peupliers est cultivée dans le cadre de cycles forestiers à courte rotation (TCR) de 15 à 18 ans ou à très courte rotation (TTCR) de 3 à 5 ans. En outre, elles requièrent des quantités importantes d'eau et d'azote pour produire de grands volumes de biomasse (Dawson & Hansen, 1983 ; Navarro *et al.*, 2018).

Au cours des trois dernières décennies, de nombreuses études ont mis en évidence la valeur des plantations mixtes et leurs avantages par rapport aux systèmes monospécifiques (Pretzsch *et al.*, 2017). En effet, les plantations mélangées sont considérées comme une option résiliente permettant de produire davantage en utilisant plus efficacement les ressources nécessaires à la croissance des arbres (l'eau, la lumière, les nutriments), tout en étant plus respectueuses de l'environnement que les monocultures (Loreau & Hector, 2001). Le succès de ces plantations est généralement évalué en mesurant l'augmentation de la production végétale par rapport aux monocultures correspondantes. L'introduction d'espèces fixatrices d'azote dans ces mélanges peut également être un atout supplémentaire pour réduire les besoins en intrants azotés de synthèse. L'Aulne est apprécié dans les peuplements mélangés (souvent *Alnus glutinosa*, *Alnus rubra* et *Alnus subcordata*), du fait notamment de sa faculté à fixer l'azote atmosphérique en association avec la bactérie *Frankia* qui peut améliorer la fertilité du sol (Marron & Epron, 2019). En effet, l'Aulne est une plante actinorhizienne pouvant fixer jusqu'à 100 kg d'azote atmosphérique par hectare et par an suivant les espèces (Le Tacon *et al.*, 1988). Ainsi, l'Aulne a le potentiel de favoriser la croissance des autres essences ligneuses comme le Peuplier, le Douglas ou encore le Chêne quand ils sont associés (Claessens, 1990 ; Lévy & Lefèvre, 2001 ; Binkley, 2003 ; Lefèvre *et al.*, 2006 ; Ghorbani *et al.*, 2018 ; Lebourgeois *et al.*, 2022). L'Aulne est également une essence utilisée en agroforesterie, associée à une culture herbacée non fixatrice d'azote. Parmer *et al.* (2022) ont récemment décrit l'intérêt de l'Aulne (*A. nepalensis*) et son effet sur la productivité accrue des cultures (rotation maïs – moutarde – pomme de terre), comparativement à la monoculture agricole, en Inde.

La production de biomasse dépend de la croissance individuelle des arbres, qui est elle-même régie par des déterminants structurels (Broeckx *et al.*, 2012), fonctionnels (Forrester, 2015), biochimiques (Benomar *et al.*, 2012) ou phénologiques (Elferjani *et al.*, 2016). En tant que déter-

minant phénologique, la durée de la saison de végétation est importante à considérer puisqu'elle a le potentiel d'impacter l'absorption photosynthétique saisonnière qui va conditionner la croissance de l'arbre (Marchand *et al.*, 2020), bien que la relation entre durée de la saison feuillée et croissance du bois ait été rarement reportée (Čufar *et al.*, 2015 ; Cabon *et al.*, 2022). Chez les espèces ligneuses tempérées, la croissance est caractérisée par l'alternance d'une période d'activité et d'inactivité des bourgeons. Chez l'Aulne comme chez le Peuplier, la croissance est indéterminée (DeBell et Giordano, 1994). La croissance primaire débute avec le débourrement, qui marque le début de la saison de croissance et se poursuit tant que les conditions climatiques sont favorables ; elle se termine par l'entrée en dormance des bourgeons, qui consiste en un arrêt progressif de la croissance jusqu'à la formation des bourgeons d'hiver (Dox *et al.*, 2022). En climat tempéré, la photopériode (durée du jour) et la température sont les principaux facteurs environnementaux qui rythment les processus phénologiques (Bréda *et al.*, 2000 ; Chuine, 2000 ; Delpierre *et al.*, 2016 ; Gauzere *et al.*, 2017 ; Adole *et al.*, 2019). Il a par exemple été montré que la date de débourrement du Chêne sessile (*Quercus petraea*) était retardée lorsqu'ils croissent en mélange avec des Pins (*Pinus sylvestris*) en raison du feuillage persistant du Pin qui intercepte une partie du rayonnement solaire, affectant la température perçue par les bourgeons du Chêne sessile, retardant ainsi l'accumulation de chaleur nécessaire à son débourrement (Perot *et al.*, 2021). Outre ces deux facteurs, photopériode et température, l'augmentation de la disponibilité en nutriments peut impacter la durée de la saison de végétation. En effet, la présence d'une espèce fixatrice dans le mélange peut affecter la durée de la saison de végétation de l'espèce non fixatrice. Par exemple, Sigurdsson (2001) a montré qu'un excès d'azote dans le sol du système pouvait retarder l'entrée en dormance des bourgeons et donc le processus de sénescence des feuilles en automne chez les Peupliers (*Populus trichocarpa*).

Il est aisé de trouver des références en matière d'échelle de suivi pour le débourrement et l'entrée en dormance de certaines espèces (comme le Peuplier) ; pour les Aulnes en revanche, aucune échelle de suivi phénologique n'a, à notre connaissance, été établie. Certaines études sur la phénologie du débourrement de l'Aulne se sont appuyées sur l'échelle BBCH (Biologische Bundesanstalt Bundessortenamt und Chemische Industrie) appliquée aux espèces ligneuses, de manière générale, par manque d'informations spécifiques sur l'Aulne (par exemple : Kort *et al.*, 2016 ou Badeau *et al.*, 2017). La présente étude avait donc pour objectifs de proposer une échelle de notation visuelle pour les processus de débourrement et d'entrée en dormance chez *A. glutinosa* et de déterminer l'effet de l'association d'*A. glutinosa* avec *P. deltoides* × *P. nigra*, entre eux (mélange forestier) et avec des cultures herbacées (agroforesterie), sur la durée de la saison de végétation des deux espèces, comparativement à leurs monocultures respectives.

MÉTHODES

Site d'étude

Les observations ont été effectuées sur le site expérimental agroforestier de La Bouzule dans le Nord-Est de la France (48°44'19" N, 6°18'50" E, 219 m d'altitude). La plantation expérimentale a été installée au cours du printemps 2014 et mesure 448 m de long et 73 m de large, pour une superficie totale de 3,27 ha. Elle est composée de mélanges forestiers et agroforestiers d'espèces fixatrices / non fixatrices d'azote ligneuses (Peupliers et Aulnes) et herbacées (succession luzerne / trèfle, graminées), ainsi que de leurs monocultures respectives. Les Peupliers (*Populus deltoides* Bartr. ex Marsh. × *P. nigra* L., clone 'Dorskamp') étaient, à l'installation, des boutures de 30 cm tandis que les Aulnes (*Alnus glutinosa* L. Gaertn.) étaient des plants enracinés de 50 à 80 cm, âgés d'un an. Chaque parcelle unitaire d'un traitement donné mesure environ 0,15 ha. Les parcelles forestières (monoculture et mélange forestier) ont été plantées à une densité de 2 000 arbres par hectare tandis que les parcelles agroforestières comptent 1 000 arbres par hectare, puisqu'une rangée d'arbres sur deux a été remplacée par une culture herbacée (voir Thomas *et al.*, 2021 pour plus de détails). Des instruments de suivi des conditions environnementales ont été mis en place dans la plantation en 2014, et comprennent notamment un pluviomètre et un thermistor positionnés à 2 m de hauteur hors couvert. Sur le site expérimental, entre 2016 et 2020, la température moyenne annuelle a varié entre 10,2 °C (en 2016) et 11,3 °C (en 2020) et les précipitations cumulées annuelles ont varié entre 490 mm (en 2019) et 746 mm (en 2017).

Échelles de notation visuelle

Pour suivre le débourrement et l'entrée en dormance des bourgeons des deux espèces d'arbres, nous nous sommes appuyés sur la méthode de notation en classes (Faucher *et al.*, 2006). Les échelles de notations visuelles établies par Turok *et al.* (1996) et Rohde *et al.* (2011) pour suivre le débourrement et l'entrée dormance des bourgeons de Peupliers (*P. deltoides* × *P. nigra*), ont été utilisées pour identifier les principaux stades phénologiques et les adapter à *A. glutinosa* (figures 1, p. 338 et 2, p. 339). L'échelle de notation a été divisée en sept stades phénologiques pour le débourrement et six pour l'entrée en dormance, chacun basé sur une observation visuelle du bourgeon terminal de la tige principale car il est à la base de la croissance en hauteur de l'arbre. Ces stades phénologiques vont du stade 1 (bourgeon complètement fermé) à 5 (bourgeon pleinement ouvert et croissance amorcée) pour le débourrement, ou du stade 3 (présence de feuilles en croissance) à 0 (bourgeon complètement fermé) pour l'entrée en dormance.

Ainsi, pour le débourrement, on aura : *Stade 1* : Aucun signe de rupture du bourgeon, *Stade 2* : Bourgeon commençant à se gonfler, *Stade 2.5* : Bourgeon rompu, *Stade 3* : Ébauche de feuille visible, *Stade 3.5* : Feuille enroulée visible, *Stade 4* : Présence de jeunes feuilles (ce stade correspond au débourrement proprement dit), *Stade 5* : Croissance des feuilles (figure 1, p. 338).

Pour l'entrée en dormance, on aura : *Stade 3* : Présence d'au moins deux feuilles enroulées, *Stade 2* : Dernière feuille enroulée et bourgeon non visible, *Stade 1.5* : Présence d'une feuille partiellement enroulée et bourgeon visible, *Stade 1* : Dernière feuille (F1) plus enroulée mais ressemblant à une feuille juvénile et bourgeon vert, *Stade 0.5* : F1 a l'apparence d'une feuille adulte et le bourgeon est vert, *Stade 0* : F1 a l'apparence d'une feuille adulte et le bourgeon est fermé et brun. Le stade 0 correspond à l'entrée en dormance du bourgeon (figure 2, p. 339).

Mise en œuvre

Les suivis des deux processus phénologiques ont été effectués sur un échantillonnage de 20 peupliers et de 20 aulnes dans les trois systèmes de plantations différents (monoculture / mélange forestier / agroforesterie), soit un total de 120 arbres. Les campagnes ont été effectuées du 12 mars au 29 avril 2021 pour le débourrement, et du 26 août au 27 septembre 2021 pour l'entrée en dormance des bourgeons. Il s'agissait de la huitième saison de végétation des arbres. La durée de la saison de croissance a été déterminée à partir des dates de débourrement et d'entrée en dormance pour chaque espèce et chaque traitement.

Analyses statistiques

Une analyse de variance (ANOVA) à deux facteurs a été utilisée pour évaluer les effets de l'espèce (*E*), du traitement (*T*; trois traitements : monoculture, agroforesterie, mélange forestier) et de leur interaction (*E* × *T*) sur les dates de débourrement (*Stade 4*), et d'entrée en dormance (*Stade 0*) des bourgeons. Les effets de l'espèce, du traitement, de la date (*D*), et de leurs interactions (*E* × *T*, *E* × *D*, *T* × *D* et *E* × *T* × *D*) ont été testés sur les dynamiques des stades phénologiques du débourrement et de l'entrée en dormance des bourgeons. Un modèle à effet mixte, prenant en compte des effets fixes et aléatoires, a été ajusté aux données pour tester les effets fixes (fonction *lmer* du package *lme4*). Le modèle avait la forme suivante :

Variables ~ Espèce * Traitement * Date + (1|ID).

Espèce, Traitement et Date ont été définis comme effets fixes ; ID, correspondant à chaque arbre mesuré, a été défini comme effet aléatoire.

Figure 1 | Échelle de notation en classes pour le suivi du débourrement des bourgeons pour *Alnus glutinosa* (adaptée de Turok *et al.*, 1996)














Stade	<i>A. glutinosa</i>	Description	Feuilles / Écailles
1		Bourgeon fermé	Aucun signe de rupture
2		Bourgeon fermé	Bourgeon légèrement à entièrement gonflé
2.5		Bourgeon rompu	Écailles proches du bourgeon, Bourgeon vert visible
3		Éclatement des écailles	Écailles écartées du bourgeon, Ébauche de feuille
3.5		Transition bourgeon - feuille	Feuille enroulée visible
4		Éclatement des bourgeons	Pousses deviennent vertes Jeunes feuilles observées
5		Croissance des feuilles	Feuilles commencent à croître Nervures apparaissent

Figure 2 | Échelle de notation en classes pour le suivi de l'entrée en dormance des bourgeons pour *Alnus glutinosa* (adaptée de Rohde *et al.*, 2011).

Les flèches rouges indiquent la pousse ou le bourgeon décrit.

Stade	<i>A. glutinosa</i>	Description	Feuilles / Écailles
3		Pousse apicale en pleine croissance	> 2 feuilles enroulées
2		Élongations des inter-noeuds presque terminées	Dernière feuille enroulée, Aucun bourgeon visible
1.5		Transition vers structure des bourgeons	Dernière feuille partiellement enroulée, Bourgeon visible et vert
1		Bourgeon visible	Toutes les feuilles sont étirées, Dernière feuille avec un aspect juvénile, Écailles du bourgeon vertes
0.5		Bourgeon fermé	Dernière feuille avec un aspect adulte, Écailles du bourgeon vertes à rouges
0		Bourgeon en dormance	Bourgeon rouge-brun, Bourgeon gonflé et dur

Les analyses statistiques ont été réalisées avec le logiciel libre R, version 2022.02.1 (R Development Core Team, 2022). Les moyennes sont exprimées avec leur erreur standard. Les tests statistiques ont été considérés comme si-

gnificatifs à $P \leq 0,05^*$, $P \leq 0,01^{**}$ ou $P \leq 0,001^{***}$. Lorsqu'un effet significatif a été observé ($P \leq 0,05$), un test de Tukey a été effectué pour les comparaisons multiples entre les différents niveaux de facteurs.

RÉSULTATS

Conditions climatiques

En 2021, année des observations de la phénologie du bourgeon, les précipitations mensuelles cumulées étaient comprises entre 21 mm en avril et 146,5 mm en juillet (total de 804 mm sur l'année). Des températures comprises entre 2 °C en janvier et 19,1 °C en juin (moyenne de 10,4 °C sur l'année) ont été enregistrées sur le site expérimental l'année du suivi phénologique (figure 3, ci-dessous).

Dates de débourrement et d'entrée en dormance

Le débourrement (Stade 4) des Peupliers et des Aulnes a eu lieu entre les jours 91 (1^{er} avril) et 119 (29 avril) de l'année 2021 sur le site expérimental (tableau 1, ci-dessous). En moyenne, le débourrement des Aulnes a eu lieu significativement plus tôt que pour les Peupliers ($P \leq 0,01$), à savoir le jour 109 (19 avril) contre le jour 112 (22 avril). Pour les deux espèces, la date moyenne de débourrement ne différait pas suivant le traitement ($P = 0,3$). Pour les Peupliers, la variabilité du débourrement était de 14 jours (monoculture) à 18 jours (agroforesterie), tandis qu'elle était de 21 jours (monoculture) à 28 jours pour les Aulnes (agroforesterie ; tableau 1, ci-dessous).

Figure 3 | Graphique ombrothermique des précipitations cumulées mensuelles (mm, histogrammes) et des températures moyennes mensuelles (°C, courbe en rouge) enregistrées du 1^{er} janvier au 31 décembre 2021 sur le site expérimental

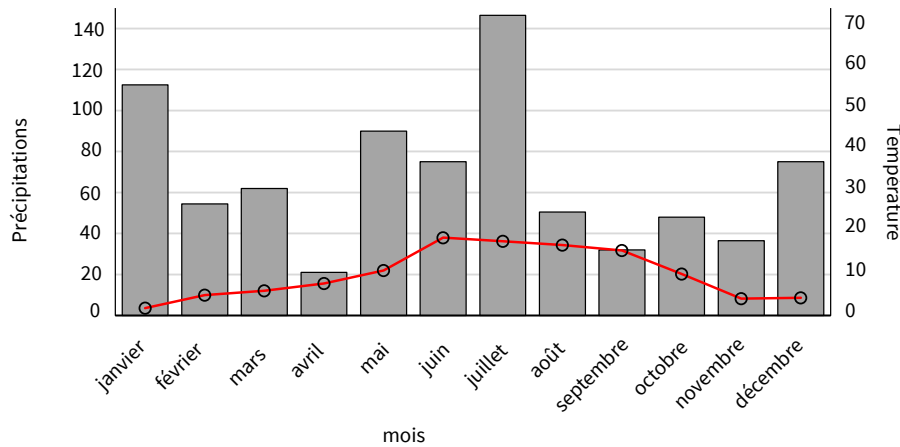


Tableau 1 | Variabilité du débourrement et de l'entrée en dormance pour les peupliers et les aulnes en agroforesterie, mélange forestier et en monoculture

La valeur minimale (min) et maximale (max), ainsi que la moyenne (\pm erreur standard) sont indiquées dans le tableau pour chaque espèce et chaque traitement. Les effets de l'espèce (E), du traitement (T), et de leur interaction ($E \times T$) sont indiqués pour $P \leq 0,01^{**}$, ns pour non significatif. JDA = jour de l'année. n = 20.

Espèce	Traitement	Débourrement (JDA)			Dormance (JDA)			Saison de croissance (jours)		
		Stade 4			Stade 0			Durée		
		min	max	moyenne \pm SE	min	max	moyenne \pm SE	min	max	moyenne \pm SE
Peuplier	Agroforesterie	98	116	110,9 \pm 1,4	256	270	266,5 \pm 1,2	140	172	155,9 \pm 2,4
	Mélange forestier	102	117	112,5 \pm 1,0	263	270	266,2 \pm 0,8	147	168	153,7 \pm 1,3
	Monoculture	102	116	112,8 \pm 0,9	263	270	267,5 \pm 0,8	147	168	155,0 \pm 1,1
Aulne	Agroforesterie	91	119	110,1 \pm 1,6	256	270	264,2 \pm 1,4	137	172	154,8 \pm 2,2
	Mélange forestier	91	116	107,3 \pm 1,8	246	270	266,9 \pm 1,4	144	179	159,9 \pm 2,1
	Monoculture	98	119	109,6 \pm 1,3	263	270	266,9 \pm 0,9	147	172	156,9 \pm 1,8
		<i>E</i> **			<i>E</i> ns ($P = 0,5$)			<i>E</i> ns ($P = 0,7$)		
		<i>T</i> ns ($P = 0,6$)			<i>T</i> ns ($P = 0,2$)			<i>T</i> ns ($P = 0,7$)		
		<i>E</i> \times <i>T</i> ns ($P = 0,3$)			<i>E</i> \times <i>T</i> ns ($P = 0,4$)			<i>E</i> \times <i>T</i> ns ($P = 0,1$)		

L'entrée en dormance (*Stade 0*) des deux espèces a eu lieu entre les jours 246 (3 septembre) et 270 (27 septembre) sur le site expérimental (tableau 1, p. 340). En moyenne, les bourgeons sont entrés en dormance (*Stade 0*) le jour 267 (24 septembre) pour les deux espèces ($P = 0,5$) et quel que soit le traitement ($P = 0,4$). L'entrée en dormance variait de 7 (mélange forestier et monoculture) à 14 jours (agroforesterie) pour les Peupliers et de 7 (monoculture) à 24 jours (mélange forestier) pour les Aulnes. Pour les Aulnes, la durée de la saison de croissance était en moyenne de 157 jours, et celle des Peupliers de 155 jours, quel que soit le traitement pour les deux espèces (tableau 1, p. 340).

Dynamiques des stades phénologiques du débourrement et de l'entrée en dormance

Il n'y avait pas de différence dans la dynamique de débourrement entre les Peupliers et les Aulnes ($P = 0,8$; figure 4,

ci-dessous). Sur l'ensemble de la période, les bourgeons des Aulnes en agroforesterie sont passés plus lentement, en moyenne, d'un stade phénologique au suivant, par rapport aux bourgeons des Aulnes en mélange forestier ($P \leq 0,001$, effet $E \times T$) et en monoculture ($P \leq 0,001$, effet $E \times T$; figure 4A). Au contraire, pour les Peupliers, ce sont les bourgeons des arbres en mélange forestier ($P \leq 0,01$, effet $E \times T$) et en monoculture ($P \leq 0,001$, effet $E \times T$) qui sont passés plus lentement d'un stade phénologique au suivant, par rapport aux bourgeons des arbres en agroforesterie (figure 4B, ci-dessous).

La dynamique d'entrée en dormance des bourgeons des Peupliers et des Aulnes ne différait pas entre les deux espèces ($P = 0,5$; figure 5, p. 342). Sur l'ensemble de la période, les bourgeons des Aulnes en agroforesterie sont, en moyenne, passés plus rapidement d'un stade phénologique au suivant par rapport aux bourgeons des Aulnes

Figure 4 | Évolution des stades phénologiques de débourrement des bourgeons (A) des Aulnes et (B) des Peupliers en monoculture, agroforesterie et mélange forestier en 2021

Pour chaque date et traitement : moyenne \pm erreur standard ; $n = 20$. Les effets de l'espèce (E), du traitement (T), de la date (D) et leurs interactions ($E \times T$, $T \times D$, $E \times D$, $S \times T \times D$) sont indiqués pour $P \leq 0,01^{**}$, $P \leq 0,001^{***}$, et ns pour non-significatif. L'aire grisée correspond à la température moyenne cumulée.

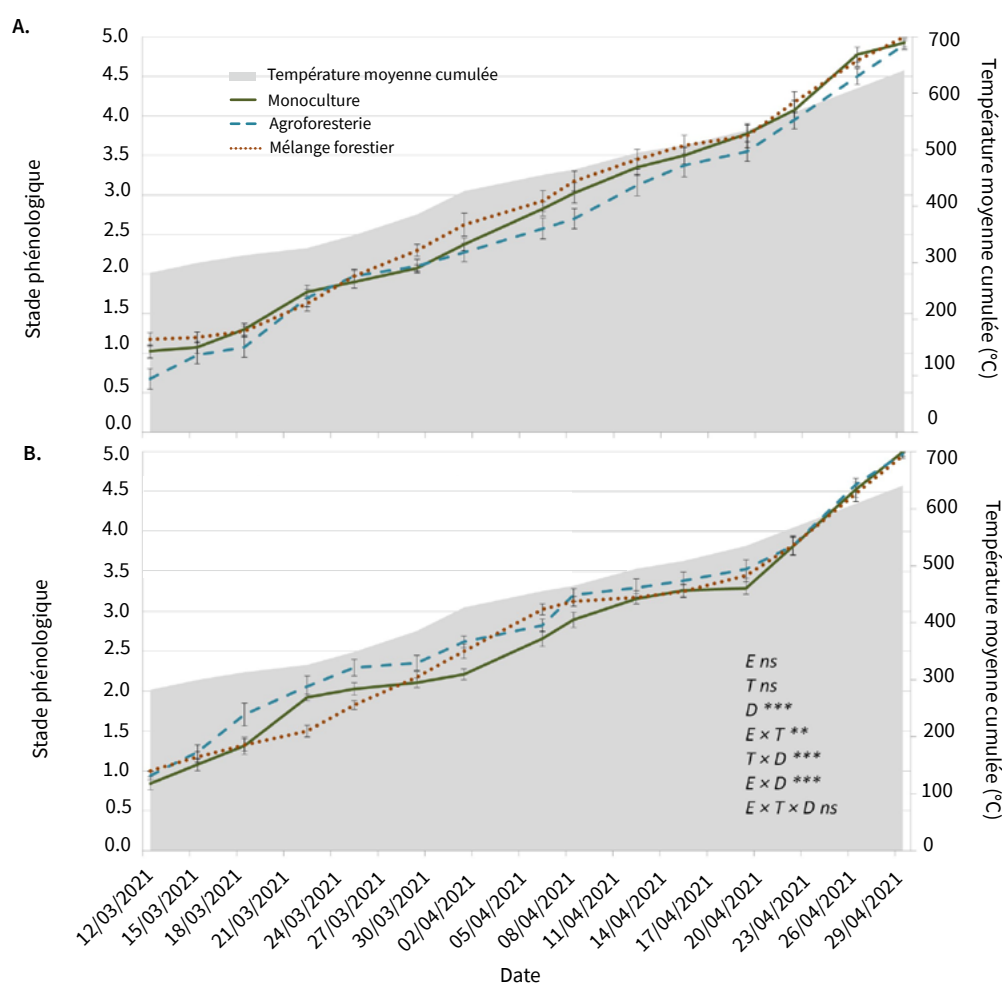
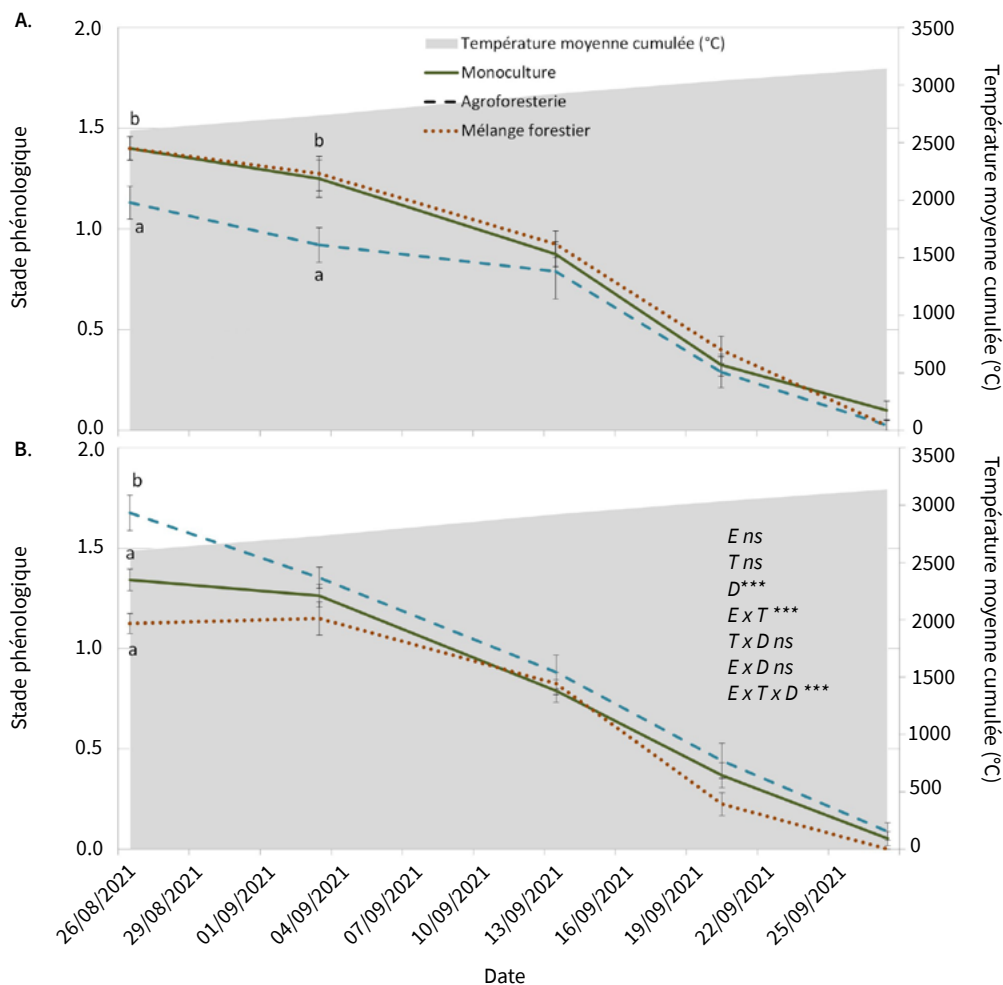


Figure 5 | Évolution des stades phénologiques d'entrée en dormance des bourgeons (A) des Aulnes et (B) des Peupliers en monoculture, agroforesterie et mélange forestier en 2021

Pour chaque date et traitement : moyenne \pm erreur standard ; n = 20. Les effets de l'espèce (E), du traitement (T), de la date (D) et leurs interactions ($E \times T$, $T \times D$, $E \times D$, $S \times T \times D$) sont indiqués pour $P \leq 0,001^{***}$, et ns pour non-significatif. Pour une date donnée, des lettres différentes indiquent des différences significatives entre les traitements pour chaque espèce. L'aire grisée correspond à la température moyenne cumulée.



en mélange forestier ($P \leq 0,001$, effet $E \times T$) et en monoculture ($P \leq 0,01$, effet $E \times T$; figure 5A); cela était plus marqué au début du processus, entre le 26 août et le 3 septembre 2021 ($P \leq 0,05$, effet $E \times T \times D$). Pour les Peupliers, les bourgeons des arbres en agroforesterie sont passés d'un stade phénologique au suivant moins rapidement que les bourgeons des arbres en mélange forestier ($P \leq 0,001$, effet $E \times T$), alors qu'il n'y avait pas de différence avec la monoculture ($P = 0,06$, effet $E \times T$); ce décalage était surtout marqué à la première date de suivi ($P \leq 0,05$, effet $E \times T \times D$; figure 5B, ci-dessus).

DISCUSSION ET CONCLUSION

Cette étude avait d'une part, pour objectif pratique de proposer une échelle de notation visuelle pour les processus de débourrement et d'entrée en dormance des bourgeons spécifique à *A. glutinosa* et d'autre part, d'évaluer l'influence de l'association d'*A. glutinosa* et *P. deltooides* \times *P. nigra*, entre eux et avec des cultures herbacées, sur la durée de la saison de végétation des arbres en comparaison de leurs monocultures.

Pour les deux espèces, les dates de débourrement recensées dans notre étude correspondaient aux valeurs déjà rapportées dans la littérature en Europe, avec un débourrement autour du 11 avril pour des Aulnes (*A. glutinosa*) dans le Nord-Est de la France et entre le 18 et le 23 avril pour des Peupliers (*P. deltoides* × *P. nigra*) en Belgique (DeWald & Steiner, 1986 ; Pellis *et al.*, 2004). Pour l'entrée en dormance des bourgeons, DeWald et Steiner (1986) ont rapporté une date plus précoce pour les Aulnes, à savoir le 1^{er} septembre (correspondant au JDA 244). Cette différence peut être expliquée par le fait que, depuis les années 1980, les arbres ont subi les conséquences du réchauffement climatique et, qu'à l'instar d'autres espèces ligneuses tempérées, la saison de croissance de l'Aulne s'est probablement allongée depuis cette époque (Linderholm, 2006 ; Estiarte & Peñuelas, 2015). En revanche, une date proche de celle trouvée dans notre étude a été précédemment rapportée par Rohde *et al.* (2011) pour les Peupliers (*P. deltoides* × *P. nigra* clone 'Robusta') dans le centre de la France, à savoir le 20 septembre. Notre étude n'est néanmoins basée que sur une seule année de suivi et il sera intéressant de la répéter pour des années contrastées en termes de conditions météorologiques.

La variabilité du débourrement et de l'entrée en dormance plus importante pour les Aulnes que pour les Peupliers était probablement liée au fait que les Peupliers étaient des clones, donc tous identiques, contrairement aux Aulnes qui sont issus de graines. Le débourrement des Aulnes a toutefois eu lieu quatre jours plus tôt que celui des Peupliers en 2021. La température est souvent le principal facteur influençant le débourrement (Kramer, 1990 ; Gleeson *et al.*, 2013). Cette différence entre les deux espèces pourrait donc s'expliquer par le fait que les Bétulacées débourrent dès que les conditions de températures sont favorables. En effet, l'Aulne est adapté à une large gamme de climat et son débourrement ne nécessite pas d'exigence particulière de photopériode ni de « chilling », c'est-à-dire d'exposition à des températures froides l'hiver (Claessens *et al.*, 2010 ; Basler & Körner, 2012 ; Peaucelle *et al.*, 2019). En revanche, ce n'est pas le cas pour les Peupliers dont le débourrement est sensible à l'augmentation des températures et qui nécessite une certaine quantité de froid l'hiver (Pellis *et al.*, 2004 ; Pletsers *et al.*, 2015). Le décalage entre les deux espèces pourrait aussi être lié à la présence de l'Aulne qui, en tant qu'espèce fixatrice d'azote, pourrait être plus efficace que le Peuplier pour la remobilisation de l'azote foliaire au moment du débourrement.

Bien que les Aulnes aient eu un débourrement plus précoce que les Peupliers, nos résultats ne vont pas dans le sens d'une saison de croissance plus longue pour les Aulnes. Cela étant, la durée de saison de croissance déterminée dans notre étude correspondait à ce qui est rapporté dans la littérature pour les Aulnes et les Peupliers : la saison de croissance des Aulnes en France est supérieure

à 145 jours et celle des Peupliers dans le Nord de l'Europe est d'environ 150 jours (DeWald & Steiner, 1986 ; Vico *et al.*, 2021). En outre, nos résultats n'ont pas mis en évidence de saison de végétation plus longue pour les Aulnes et les Peupliers en agroforesterie, comparativement à leur monoculture respective. L'année des observations, 2021, a connu un printemps et un été particulièrement humides en Lorraine ; la répétition des suivis une année plus contraignante en termes d'alimentation en eau pourrait permettre de maximiser les possibilités d'observation d'effets des mélanges selon l'hypothèse du gradient de stress qui prédit une augmentation des interactions positives entre espèces lorsque les conditions se dégradent (Bertness & Callaway, 1994). Cependant, lorsqu'on s'intéresse aux dynamiques de débourrement et d'entrée en dormance, les Aulnes en agroforesterie ont eu tendance à débourrer plus tardivement et à entrer en dormance plus tôt dans les traitements forestiers, indiquant une saison de végétation plus courte. Le contraire a été observé pour les Peupliers en agroforesterie qui ont eu un débourrement plus tôt et une entrée en dormance plus tardive. Dans Thomas *et al.* (2021), les performances de croissance (hauteur, diamètre à hauteur de poitrine) des Aulnes sur ce site expérimental ne différaient pas suivant le traitement alors que pour les Peupliers, les performances de croissance étaient accrues en agroforesterie comparativement aux traitements forestiers. Il est donc probable que l'absence d'une ligne d'arbres sur deux en agroforesterie ait eu un effet négatif sur la longueur de la saison de végétation pour les Aulnes. La différence étant plus importante entre les Aulnes agroforestiers et ceux dans le mélange forestier, on peut supposer que c'est parce que les Aulnes en mélange forestier étaient sous le houppier des Peupliers et que les variations climatiques étaient moins importantes qu'en agroforesterie. Pour les Peupliers, il est probable que les performances de croissance accrues en agroforesterie contrebalancent cet effet négatif lié à la densité plus faible que dans les traitements forestiers. Selon Rohde *et al.* (2011), le stade 0.5 (suivi de l'entrée en dormance) correspondrait à la fermeture des bourgeons, et le stade 0 aux bourgeons dormants matures. Dans notre étude, l'effet traitement mis en évidence pour l'entrée en dormance (stade 0) pour les deux espèces aurait, semble-t-il, été plus marqué (mais statistiquement inchangé) si nous avions utilisé le stade 0.5.

Au vu de ces résultats, l'utilisation des échelles de notation en classes proposées dans cette étude pour l'Aulne semble pertinente pour étudier ces deux processus phénologiques. Les suivis devront néanmoins être répétés pour des années aux conditions météorologiques contrastées afin de valider les échelles et de mettre éventuellement en évidence des différences plus marquées entre les placettes mélangées et de monoculture. L'introduction d'arbres dans les cultures agricoles a déjà par le passé été reconnue pour ses effets bénéfiques sur la régula-

tion du microclimat du système (Monteith *et al.*, 1991). Néanmoins, ces études s'intéressaient à l'effet de l'arbre sur la composante agricole en comparaison de la culture agricole pure. Lorsque l'on s'intéresse à la composante arborée dans ce contexte agroforestier en comparaison de la monoculture, l'effet sur l'arbre est contrasté suivant l'espèce. En effet, dans cette étude, l'absence d'une ligne d'arbres sur deux, comparativement aux traitements forestiers, tendait à avoir un effet négatif pour les arbres comme ce qui a été observé pour l'Aulne. En revanche, cela n'a pas été le cas du Peuplier en agroforesterie. ■

RÉFÉRENCES

- Adole, T., Dash, J., Rodriguez-Galiano, V., & Atkinson, P.M. (2019). Photoperiod controls vegetation phenology across Africa. *Communications Biology*, 2, 391. <https://doi.org/10.1038/s42003-019-0636-7>
- Badeau, V., Bonhomme, M., Bonne, F., Carré, J., Cecchini, S., Chuine, I., Ducatillion, C., Jean, F., & Lebourgeois, F. (2017). *Les plantes au rythme de saisons*. Biotope Édition. 336 p.
- Basler, D., & Körner, C. (2012). Photoperiod sensitivity of bud burst in 14 temperate forest tree species. *Agricultural and Forest Meteorology*, 165, 73-81. <https://doi.org/10.1016/j.agrformet.2012.06.001>
- Benomar, L., DesRochers, A., & Larocque, G.R. (2012). The effects of spacing on growth, morphology and biomass production and allocation in two hybrid poplar clones growing in the boreal region of Canada. *Trees*, 26, 939-949. <https://doi.org/10.1007/s00468-011-0671-6>
- Bertness, M.D., & Callaway, R. (1994). Positive interactions in communities. *Trends in Ecology and Evolution*, 9, 187-191. [https://doi.org/10.1016/0169-5347\(94\)90088-4](https://doi.org/10.1016/0169-5347(94)90088-4)
- Binkley, D. (2003). Seven decades of stand development in mixed and pure stands of conifers and nitrogen-fixing red alder. *Canadian Journal of Forest Research*, 33(11), 2274-2279. <https://doi.org/10.1139/x03-158>
- Bréda, N., Granier, A., & Aussenac, G. (2000). Évolutions possibles des contraintes climatiques et conséquences pour la croissance des arbres. *Revue forestière française*, 52(spécial « Conséquences des changements climatiques pour la forêt et la sylviculture »), 73-90. <https://doi.org/10.4267/2042/5407>
- Broeckx, L.S., Verlinden, M.S., & Ceulemans, R. (2012). Establishment and two-year growth of a bio-energy plantation with fast-growing Populus trees in Flanders (Belgium): Effects of genotype and former land use. *Biomass and Bioenergy*, 42, 151-163. <https://doi.org/10.1016/j.biombioe.2012.03.005>
- Cabon, A., Kannenberg, S.A., Arain, A., Babst, F., Baldocchi, D., Belmecheri, S., Delpierre, N., ... & Anderegg, W.R. (2022). Cross-biome synthesis of source versus sink limits to tree growth. *Science*, 376, 758-761. <https://doi.org/10.1126/science.abm4875>
- Chuine, I. (2000). A unified model for budburst of trees. *Journal of Theoretical Biology*, 207, 337-347. <https://doi.org/10.1006/jtbi.2000.2178>
- CIP, Commission Internationale du Peuplier (2021). *Activités liées à la culture et à l'utilisation des peupliers, des saules et d'autres arbres à croissance rapide (2016-2019)*. Rapport France – 2020. 26^e session, Rome, Italie, 5-9 octobre 2021. 45 p. https://www.peupliersdefrance.org/uploads/uploads-FR/Documents/CIP2020-Rapport-France_vdef.pdf
- Claessens, H. (1990). L'Aulne glutineux (*Alnus glutinosa* (L.) Gaertn.), essence forestière oubliée. *Silva Belgica*, 97, 25-33.
- Claessens, H., Oosterbaan, A., Savill, P., & Rondeux, J. (2010). A review of the characteristics of black alder (*Alnus glutinosa* (L.) Gaertn.) and their implications for silvicultural practices. *Forestry*, 83, 163-175. <https://doi.org/10.1093/forestry/cpp038>
- Čufar, K., De Luis, M., Prislán, P., Gričar, J., Črepinšek, Z., Merala, M., & Kajfež-Bogataj, L. (2015). Do variations in leaf phenology affect radial growth variations in *Fagus sylvatica*? *International Journal of Biometeorology*, 59, 1127-1132. <https://doi.org/10.1007/s00484-014-0896-3>
- Dawson, J.O., & Hansen, E.A. (1983). Effect of *Alnus glutinosa* on hybrid populus growth and nitrogen concentration in a mixed plantation. In: Hanse, E.A., ed. Intensive plantation culture: 12 years research. Gen. Tech. Rep. NC-91. St. Paul, MN: U.S. Department of Agriculture, Forest Service, North Central Forest Experiment Station, 29-34.
- DeBell, D.S., & Giordano, P.A. (1994). Growth patterns of red alder. Pp.116-130. In: Hibbs, D.E., DeBell, D.S., Tarrant, R.F. (éd.). *The biology and management of red alder*. Corvallis: Oregon State University Press.
- Delpierre, N., Vitasse, Y., Chuine, I., Guillemot, J., Bazot, S., & Rathgeber, C.B. (2016). Temperate and boreal forest tree phenology: from organ-scale processes to terrestrial ecosystem models. *Annals of Forest Science*, 73, 5-25. <https://doi.org/10.1007/s13595-015-0477-6>
- DeWald, L.E., & Steiner, K.C. (1986). Phenology, height increment, and cold tolerance of *Alnus glutinosa* populations in a common environment. *Silvae Genetica*, 35, 205-211.
- Dox, I., Mariën, B., Zuccarini, P., Marchand, L.J., Prislán, P., Gričar, J., Flores, O., Gehrmann, F., Fonti, P., Lange, H., Peñuelas, J., & Campioli, M. (2022). Wood growth phenology and its relationship with leaf phenology in deciduous forest trees of the temperate zone of Western Europe. *Agricultural and Forest Meteorology*, 327, 109229. <https://doi.org/10.1016/j.agrformet.2022.109229>
- Elferjani, R., DesRochers, A., & Tremblay, F. (2016). Plasticity of bud phenology and photosynthetic capacity in hybrid poplar plantations along a latitudinal gradient in northeastern Canada. *Environmental and Experimental Botany*, 125, 67-76. <https://doi.org/10.1016/j.envexpbot.2016.01.007>
- Estiarte, M., & Peñuelas, J. (2015). Alteration of the phenology of leaf senescence and fall in winter deciduous species by climate change: effects on nutrient proficiency. *Global Change Biology*, 21, 1005-1017. <https://doi.org/10.1111/gcb.12804>
- Faucher, M., Meslier, C., Veisse, D., Verger, M., & Bastien, J.C. (2006). Notations de phénologie foliaire sur arbres forestiers. *Cahier des Techniques de l'INRA*, 139-142. [ffhal-02665619](https://doi.org/10.1016/j.ct.2006.01.007)
- Forrester, D.I. (2015). Transpiration and water-use efficiency in mixed-species forests versus monocultures: effects of tree

- size, stand density and season. *Tree Physiology*, 35, 289-304. <https://doi.org/10.1093/treephys/tpv011>
- Gauzere, J., Delzon, S., Davi, H., Bonhomme, M., de Cortazar-Atauri, I. G., & Chuine, I. (2017). Integrating interactive effects of chilling and photoperiod in phenological process-based models. A case study with two European tree species: *Fagus sylvatica* and *Quercus petraea*. *Agricultural and Forest Meteorology*, 244, 9-20. <https://doi.org/10.1016/j.agrformet.2017.05.011>
- Ghorbani, M., Sohrabi, H., Sadati, S.E., & Babaei, F. (2018). Productivity and dynamics of pure and mixed-species plantations of *Populus deltoids* Bartr. ex Marsh and *Alnus subcordata* C. A. Mey. *Forest Ecology and Management*, 409, 890-898. <https://doi.org/10.1016/j.foreco.2017.11.016>
- Gleeson, E., Donnelly, A., McGrath, R., ní Bhroin, A., O'Neill, B.F., & Semmler, T. (2013). Assessing the Influence of a Range of Spring Meteorological Parameters on Tree Phenology. *Biology & Environment: Proceedings of the Royal Irish Academy*, 113, 1-10. <https://doi.org/10.3318/BIOE.2013.06>
- IGN (2021). *Le Mémento - Inventaire forestier*. Édition 2021. https://inventaire-forestier.ign.fr/IMG/pdf/memento_2021.pdf
- Kort, H.D., Mijnsbrugge, K.V., Vandepitte, K., Mergeay, J., Ovaskainen, O., & Honnay, O. (2016). Evolution, plasticity and evolving plasticity of phenology in the tree species *Alnus glutinosa*. *Journal of Evolutionary Biology*, 29, 253-264. <https://doi.org/10.1111/jeb.12777>
- Kramer, K. (1994). Selecting a model to predict the onset of growth of *Fagus sylvatica*. *Journal of Applied Ecology*, 31, 172-181. <https://doi.org/10.2307/2404609>
- Lebourgeois, F., Spicher, F., Daviller, S., Pires, B., Croizier, P., Lorentz, S., & Petitjean, C. (2022). Comportement des Chênes pédonculé et sessile sur deux sols à engorgement temporaire en Lorraine. *Rendez-Vous Techniques*, n° spécial 73 « Dossier Sols forestiers à engorgement temporaire », 29-36.
- Lefèvre, Y., Lebourgeois, F., & Bréda, N. (2006). Comportement des essences sur sol à nappe temporaire. *Revue forestière française*, 53(4 spécial « Eau et forêt »), 295-304. <https://doi.org/10.4267/2042/6700>
- Le Tacon, F., Bouchard, D., & Garbaye, J. (1988). Augmentation de la croissance initiale du Frêne (*Fraxinus excelsior* L.) par épandage de boues de station d'épuration urbaine et plantation intercalaire d'Aulne blanc (*Alnus incana* (L.) Moench.). *Revue forestière française*, 60(2), 117-125. <https://doi.org/10.4267/2042/25871>
- Lévy, G., & Lefèvre, Y. (2001). *La Forêt et sa culture sur sol à nappe temporaire*. Nancy : ENGREF. 223 p.
- Linderholm, H.W. (2006). Growing season changes in the last century. *Agricultural and Forest Meteorology*, 137, 1-14. <https://doi.org/10.1016/j.agrformet.2006.03.006>
- Loreau, M., & Hector, A., 2001. Partitioning selection and complementarity in biodiversity experiments. *Nature*, 412, 72-76. <https://doi.org/10.1038/35083573>
- Marchand, L.J., Dox, I., Gričar, J., Prislán, P., Leys, S., Van den Bulcke, J., Fonti, P., Lange, H., Matthysen, E., Peñuelas, J., Zuccarini, P., & Campioli, M. (2020). Inter-individual variability in spring phenology of temperate deciduous trees depends on species, tree size and previous year autumn phenology. *Agricultural and Forest Meteorology*, 290, 108031. <https://doi.org/10.1016/j.agrformet.2020.108031>
- Marron, N., & Epron, D. (2019) Are mixed-tree plantations including a nitrogen-fixing species more productive than monocultures? *Forest Ecology and Management*, 441, 242-252. <https://doi.org/10.1016/j.foreco.2019.03.052>
- Monteith, J.L., Ong, C.K., & Corlett, J.E. (1991). Microclimatic interactions in agroforestry systems. *Forest Ecology and Management*, 45 (1-4 "Agroforestry: Principles and Practice"), 31-44. [https://doi.org/10.1016/0378-1127\(91\)90204-9](https://doi.org/10.1016/0378-1127(91)90204-9)
- Navarro, A., Portillo-Estrada, M., Vanbeveren, S.P.P., Ariza-Carricondo, C., & Ceulemans, R. (2018). Transpiration at leaf and tree level in a poplar short-rotation coppice culture: seasonal and genotypic differences. *Acta Horticulturae*, 93-102. <https://doi.org/10.17660/ActaHortic.2018.1222.13>
- Parmar, B., Vishwakarma, A., Padbhushan, R., Kumar, A., Kumar, R., Kumari, R., Kumar Yadav, B., Giri, S.P., Kaviraj, M., & Kumar, U. (2022). Hedge and Alder-Based Agroforestry Systems: Potential Interventions to Carbon Sequestration and Better Crop Productivity in Indian Sub-Himalayas. *Frontiers in Environmental Science*, 10. <https://doi.org/10.3380/fenvs.2022.858948>
- Peaucelle, M., Janssens, I.A., Stocker, B.D., Descals Ferrando, A., Fu, Y.H., Molowny-Horas, R., Ciais, P., & Peñuelas, J. (2019). Spatial variance of spring phenology in temperate deciduous forests is constrained by background climatic conditions. *Nature Communication*, 10, 5388. <https://doi.org/10.1038/s41467-019-13365-1>
- Pellis, A., Laureysens, I., & Ceulemans, R. (2004). Genetic Variation of the Bud and Leaf Phenology of Seventeen Poplar Clones in a Short Rotation Coppice Culture. *Plant Biology*, 6, 38-46. <https://doi.org/10.1055/s-2003-44746>
- Perot, T., Balandier, P., Couteau, C., Delpierre, N., Jean, F., Perret, S., & Korboulewsky, N. (2021). Budburst date of *Quercus petraea* is delayed in mixed stands with *Pinus sylvestris*. *Agricultural and Forest Meteorology*, 300, 108326. <https://doi.org/10.1016/j.agrformet.2021.108326>
- Pletsers, A., Caffarra, A., Kelleher, C.T., & Donnelly, A. (2015). Chilling temperature and photoperiod influence the timing of bud burst in juvenile *Betula pubescens* Ehrh. and *Populus tremula* L. trees. *Annals of Forest Science*, 72, 941-953. <https://doi.org/10.1007/s13595-015-0491-8>
- Pretzsch, H., Forrester, D.I., & Bausch, J. (éd.) (2017). *Mixed-Species Forests*. Berlin, Heidelberg : Springer. <https://doi.org/10.1007/978-3-662-54553-9>
- R Development Core Team (2022). *R: A language and environment for statistical computing*. Vienna, Austria: R Foundation for Statistical Computing. <http://www.r-project.org/>
- Rohde, A., Storme, V., Jorge, V., Gaudet, M., Vitacolonna, N., Fabbri, F., Ruttink, T., Zaina, G., Marron, N., Dillen, S., Steenackers, M., Sabatti, M., Morgante, M., Boerjan, W., & Bastien, C. (2011). Bud set in poplar – genetic dissection of a complex trait in natural and hybrid populations. *New Phytologist*, 189, 106-121. <https://doi.org/10.1111/j.1469-8137.2010.03469.x>

Sigurdsson, B.D. (2001). Elevated [CO₂] and nutrient status modified leaf phenology and growth rhythm of young *Populus trichocarpa* trees in a 3-year field study. *Trees*, 15, 403-413. <https://doi.org/10.1007/s004680100121>

Thomas, A., Priault, P., Piutti, S., Dallé, E., & Marron, N. (2021). Growth dynamics of fast-growing tree species in mixed forestry and agroforestry plantations. *Forest Ecology and Management*, 480, 118672. <https://doi.org/10.1016/j.foreco.2020.118672>

Turok, J., Lefevre, S., Cagelli, L., & De Vries, S. (éd.) (1996). *Populus nigra* network: European Forest genetic resources programme, EUFORGEN; report of Second meeting; Casale Monferrato, Italy, 10-12 September 1995. Roma: IPGRI. ISBN : 978-92-9043-272-2.

Vico, G., Karacic, A., Adler, A., Richards, T., & Weih, M. (2021). Consistent Poplar Clone Ranking Based on Leaf Phenology and Temperature Along a Latitudinal and Climatic Gradient in Northern Europe. *BioEnergy Research*, 14(2), 445-459. <https://doi.org/10.1007/s12155-021-10249-5>