

Echecs de régénération du chêne en présence de molinie : au-delà d'une simple compétition pour les ressources.

Marine Fernandez, Philippe Malagoli, Antoine Vernay, Thierry Ameglio,
Philippe Balandier

► **To cite this version:**

Marine Fernandez, Philippe Malagoli, Antoine Vernay, Thierry Ameglio, Philippe Balandier. Echecs de régénération du chêne en présence de molinie : au-delà d'une simple compétition pour les ressources.. Les Rendez-Vous Techniques, ONF, 2020, 67-68 (Eté-automne 2020), pp.39-45. hal-03117740

HAL Id: hal-03117740

<https://hal.inrae.fr/hal-03117740>

Submitted on 21 Jan 2021

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.

ÉCHECS DE RÉGÉNÉRATION DU CHÊNE EN PRÉSENCE DE MOLINIE : AU-DELÀ D'UNE SIMPLE COMPÉTITION POUR LES RESSOURCES

Marine Fernandez⁽¹⁾, Philippe Malagoli⁽¹⁾,
Antoine Vernay⁽²⁾, Thierry Améglio⁽¹⁾,
Philippe Balandier⁽³⁾

(1) Université Clermont Auvergne, INRAE, UMR 547 PIAF

(2) Université Claude Bernard Lyon 1, CNRS, ENTPE, UMR 5023
LEHNA

(3) INRAE, UR Ecosystèmes Forestiers (EFNO), Nogent-sur-Vernisson

RÉSUMÉ

L'effet de compétition de la molinie sur les jeunes chênes est une problématique bien connue dans les forêts tempérées. La poacée est particulièrement efficace dans l'absorption de l'eau et de l'azote du sol, entraînant d'importants échecs de régénération dans les chênaies. Toutefois, les interactions entre la molinie et les tout jeunes chênes ne semblent pas se limiter à de la simple compétition pour les ressources. Des expérimentations en pot ont mis en évidence que la molinie pourrait émettre des molécules ayant un effet négatif sur la croissance du chêne. Inversement, le chêne faciliterait la croissance des molinies en relarguant rapidement de l'azote dans le sol. Cet azote capté par la molinie permet une croissance plus rapide de cette dernière en comparaison à sa croissance sans chêne. Cette étude met en évidence que les interactions entre le jeune chêne et la molinie vont au-delà de la simple compétition pour les ressources.

La présence de molinie (*Molinia caerulea*) dans les chênaies induit très souvent d'importants échecs de régénération du chêne. Les travaux de Vernay *et al.* (2018a) ont mis en évidence un phénomène de compétition qui apparaît très tôt entre la molinie et les semis de chêne sessile (*Quercus petraea*). Le développement rapide de la molinie et son système racinaire fasciculé très dense lui permettent de capter rapidement et en grande quantité l'eau et l'azote du sol. La compétition a tendance à s'intensifier dans les trouées où la croissance de la molinie est favorisée par une luminosité plus importante. La gestion de la quantité de lumière arrivant dans le sous-bois, et donc le dosage des coupes d'arbres adultes, permettrait d'optimiser, dans une certaine mesure, l'installation et le développement des semis (Vernay *et al.* 2019).

Plus généralement, la compétition pour les ressources, ou « compétition par exploitation », a longtemps monopolisé l'attention. La disponibilité des ressources et les stratégies d'acquisition mises en place par les plantes ont jusqu'à présent été considérées comme le principal moteur de la dynamique des communautés végétales. Or il est aussi établi que les plantes sont capables de produire et libérer des molécules dans leur environnement, notamment dans le sol.

L'émission de telles substances au niveau des racines s'appelle rhizodéposition (terme qui inclut la libération de matières organique par les racines mortes ; Fig. 1). Lorsque ces composés nuisent au développement et à la survie des voisins, on parle d'allélopathie. L'allélopathie est une « compétition par interférence » dans la mesure où elle ne concerne pas les ressources, mais exerce une action négative sur les plantes voisines via des molécules chimiques.

Les propriétés allélopathiques de la molinie ont rarement été démontrées. Cependant elles pourraient avoir un rôle important dans le dépérissement des jeunes chênes en ciblant des acteurs majeurs de leur développement : le mycélium des champignons qui forment avec les racines des arbres les associations symbiotiques appelées mycorhizes.

Généralement les mycorhizes favorisent le développement en augmentant la capacité d'absorption de l'eau et des minéraux indispensables à la croissance du végétal qui, en échange, fournit la matière organique issue de la photosynthèse foliaire. À ce jour, une seule étude a mis en évidence les effets négatifs de la molinie sur la biodiversité fongique du jeune chêne, et il s'agissait de chêne rouge d'Amérique (Timbal *et al.* 1990).

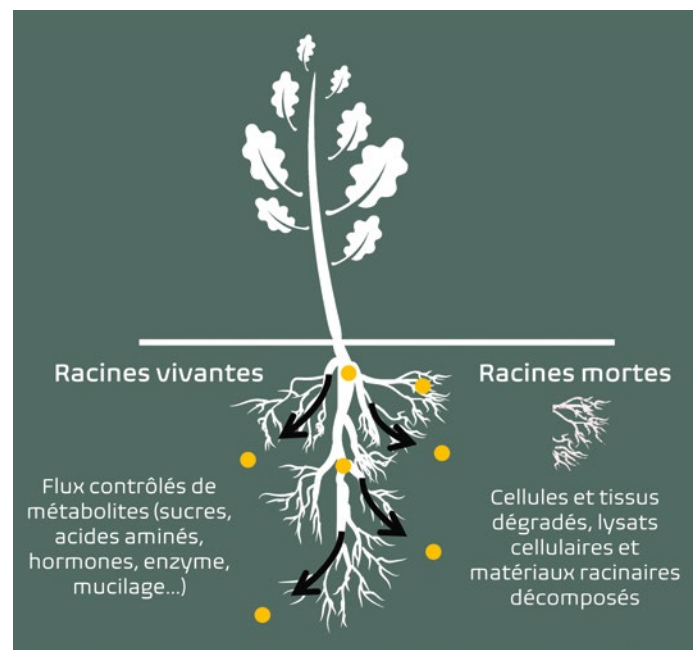


Figure 1. Schéma représentant les principaux mécanismes de la rhizodéposition.

Les flèches indiquent le flux sortant de métabolites (cercles orange) depuis les racines vivantes vers le sol. La libération de métabolites est aussi due à la dégradation des tissus racinaires vivants et à la sénescence racinaire.

Enfin, au-delà des effets négatifs de la molinie sur le chêne, Vernay *et al.* (2018a, b) ont observé que la présence de chêne favorisait la croissance de la molinie. D'une façon générale, les processus de facilitation entre les plantes impliquent divers mécanismes : diminution des perturbations ou effet de protection (environnement, pathogènes, herbivores...) ou bien augmentation de la disponibilité des ressources, comme l'exemple bien connu des transferts de nutriments d'une plante donneuse vers une plante receveuse. Dans le cas de la facilitation de la molinie par le chêne, les travaux de Vernay *et al.* (2018a) suggèrent le rôle important de l'azote : les résultats suggèrent que le chêne, au niveau racinaire, relargue dans le sol de l'azote qui est alors absorbé par la molinie.

Notre objectif était donc d'étudier plus avant les interactions, autres que la compétition pour les ressources, entre le chêne sessile et la molinie : d'une part la compétition *via* les mécanismes allélopathiques de la molinie sur la croissance et la mycorhization des semis de chênes, et d'autre part l'effet de facilitation du chêne sur la molinie. Nous avons conçu à cette fin deux expérimentations dont les résultats, comme nous l'expliquons dans cet article, révèlent l'importance de ces autres interactions.

Hypothèses testées et dispositif expérimental

La première hypothèse testée (Expérimentation 1) est que les racines de molinie produisent et émettent dans le sol des molécules qui vont avoir un effet négatif sur la croissance et le taux de mycorhization du chêne. Le chêne est une espèce principalement ectomycorhizée, c'est-à-dire que les hyphes (filaments de mycélium) forment un manteau autour des racines de l'arbre sans en pénétrer les cellules. La seconde hypothèse (Expérimentation 2) est que le chêne, *via* la rhizodéposition, transfère de l'azote à la molinie dont il favorise ainsi la croissance. Les expérimentations ont été menées en pot afin, d'une part, de contrôler le niveau de certains facteurs comme l'eau ou la lumière et, d'autre part, de récolter la totalité des systèmes racinaires pour les mesures et de limiter les pertes d'eau et d'azote par lessivage du sol. Tous les pots ont été placés en conditions naturelles, sur le domaine expérimental de l'UMR PIAF, site INRAe de Clermont-Ferrand (Photo A). L'ensemble des chênes (*Quercus petraea*), issus d'une pépinière locale, étaient âgés de 1 an à la plantation. Pour travailler dans des conditions aussi proches que possible des conditions naturelles, les touffes de molinie (l'expression « les molinies » sera utilisée pour la suite de cet article) et le sol ont été prélevés dans une chênaie à molinie en forêt de Paray-le-Frésil (Allier, Photo B). Le sol (luvisol typique-rédoxisol à pseudogley de nappe d'eau perchée à 30 cm de la surface, oligosaturé, sablo-limoneux devenant limono sablo-argileux à 50 cm de profondeur, issu de colluvions de formations sableuses des sables et argiles du Bourbonnais) a été tamisé pour retirer les éléments grossiers pouvant perturber la croissance racinaire.

Pour l'**expérimentation 1** (Fig. 2), 16 chênes et 12 molinies ont été plantés seuls dans des pots de 5L en avril 2017. Chaque semaine, à partir du mois de juin, une molinie a été prélevée et seul son système racinaire a été conservé. Les racines restent vivantes et continuent de rhizodéposer quelques jours après avoir été séparées des parties aériennes. Après lavage doux, le système racinaire de la molinie a été pesé et mis à macérer dans de l'eau pendant 48h afin d'obtenir une solution d'exsudat.

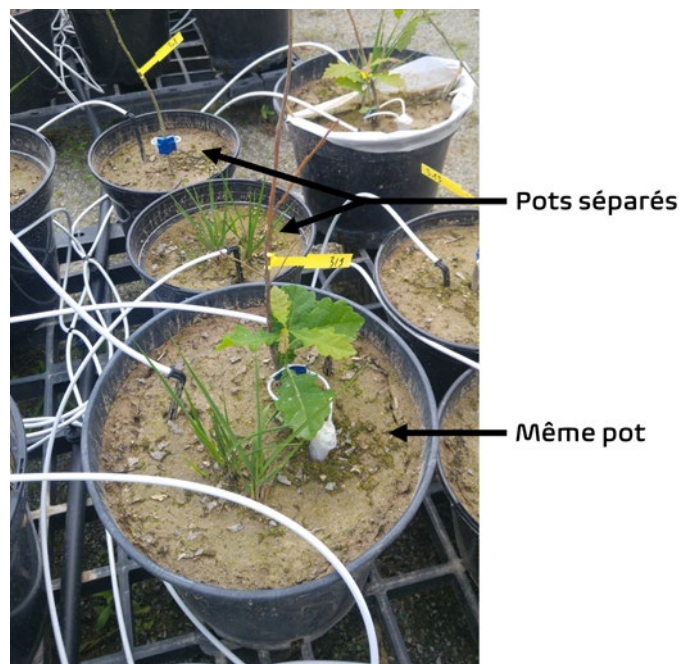


Photo A. Chêne et molinie dans un « même pot » ou en « pots séparés ».

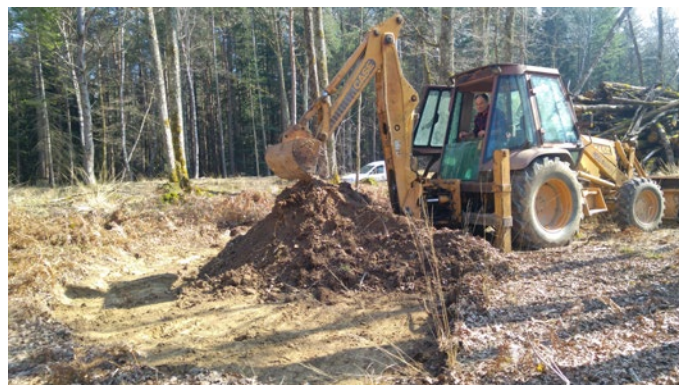


Photo B. Récolte des couches supérieures du sol par Monsieur Charrier à Paray-le-Frésil.



Figure 2. Chênes ayant reçu de l'eau (à gauche) et chênes ayant reçu des exsudats racinaires de molinies (à droite).



Figure 3. Modalités chêne-molinie en « pots séparés » (à gauche) et dans le « même pot » (à droite).

La moitié des chênes (8) ont reçu chaque semaine un volume équivalent de solution d'exsudats racinaires de molinie (2 %), les 8 autres ont reçu un même volume d'eau, directement appliqué sur le sol (Fig. 3). Les 16 chênes ont été récoltés au mois d'août après 12 semaines consécutives d'apports. Les parties aériennes et le système racinaire ont été séparés puis séchés et pesés.

Pour l'expérimentation 2 (Fig. 3), 16 chênes et 16 molinies ont été plantés seuls dans des pots de 5L et 16 autres chênes ont chacun été placés avec une touffe de molinie dans un pot de 10L, en avril 2017. Afin d'identifier et de quantifier les transferts d'azote du chêne vers la molinie, de l'urée marquée au ¹⁵N, un isotope lourd de l'azote naturel, a été apportée au mois de juin 2017 à la totalité des 32 chênes par la méthode du cotton-wick (Encadré, Fig. 4). À chaque saison à partir de l'été 2017, une récolte (représentant un quart de l'ensemble des pots) a été effectuée pour tenir compte du cycle de vie des plantes et des processus de sénescence racinaire. Pour chaque récolte, la partie aérienne et le système racinaire des plantes ont été séparés. La totalité du système racinaire a été récoltée à l'aide d'un tamis permettant le passage du sol et sa récupération dans un récipient. Une partie du système racinaire du chêne a été placée dans des sacs plastiques et conservée à -20°C afin d'être utilisée pour quantifier les mycorhizes. Le reste du système racinaire, les parties aériennes ainsi qu'une partie du sol ont été placés à l'étuve à 60°C pendant 48h. Le poids sec a été déterminé puis chacun des échantillons a été broyé en une fine poudre et envoyé à l'analyse au spectromètre de masse afin de mesurer la teneur en azote et l'abondance en ¹⁵N.

Le marquage à l'isotope ¹⁵N : méthode du cotton-wick

La méthode du cotton-wick (« fil de coton ») a été mise au point par Russell et Fillery en 1996. Elle consiste à perfuser les plantes pour leur apporter une solution souhaitée. Les étapes détaillées du cotton-wick sont présentées en figure 4. Le fil de coton est inséré transversalement dans la tige permettant le contact avec les faisceaux conducteurs (xylème et phloème). Les deux extrémités du fil baignent ici dans une solution d'urée marquée avec un isotope stable de l'azote (¹⁵N), qui, par capillarité, va imbiber la totalité du fil et être absorbée par la plante.

L'urée (CO(NH₂)₂) est une molécule azotée qui résulte d'un processus de dégradation des protéines. Elle est considérée comme la forme d'azote la plus appropriée pour le marquage des plantes en raison de sa polarité, de son absorption rapide, de sa faible phytotoxicité et de sa solubilité élevée. Dans la nature le ¹⁵N est présent en quantité très faible. L'excès de ¹⁵N dans la plante et le sol suite au marquage permet donc de tracer la mobilité des molécules azotées marquées dans le système sol – plante.

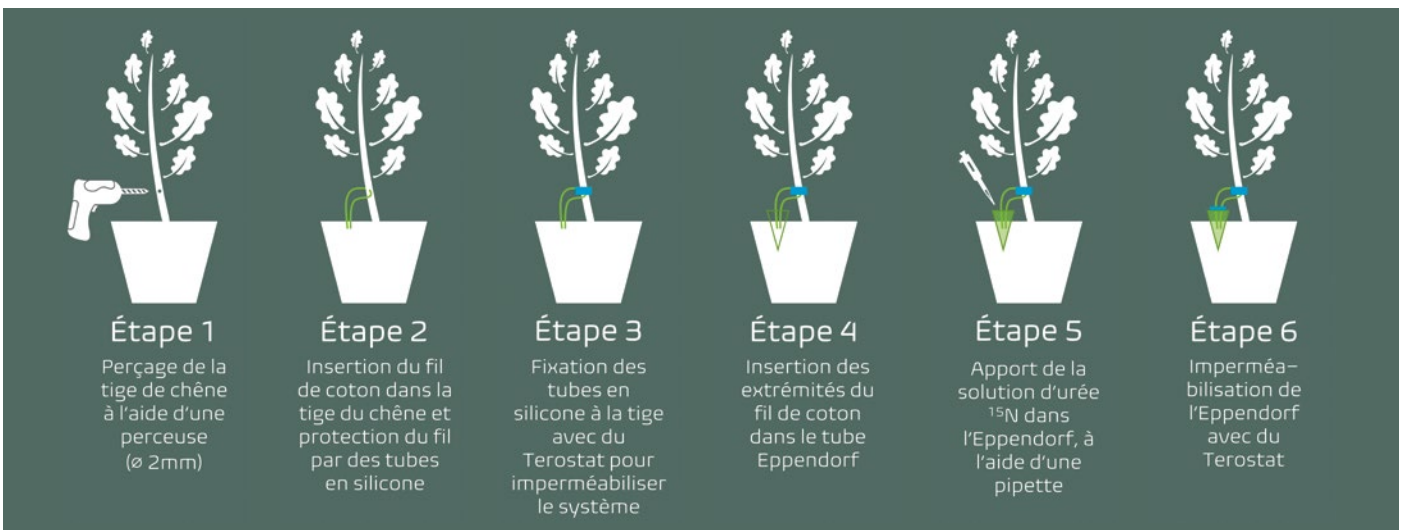


Figure 4. Les différentes étapes de l'installation du cotton-wick.

Résultats - Effets de la molinie sur le chêne

Effet négatif des exsudats racinaires de molinie sur la croissance des chênes

L'application d'exsudats racinaires de molinie a eu un effet négatif significatif sur la croissance des chênes (Fig. 5). La biomasse racinaire des chênes ayant reçu des exsudats racinaires de molinie est deux fois plus faible qu'en l'absence d'exsudats. Les parties aériennes sont relativement moins impactées malgré une diminution de biomasse d'un facteur 1,8.

Cette forme de compétition exercée par la molinie sur le chêne résulte vraisemblablement de l'action de molécules allélopathiques. Ces résultats soulignent que la compétition de la molinie sur le chêne ne s'explique pas uniquement par la compétition pour les ressources du sol. Si la molinie a des capacités intrinsèques d'acquisition de l'eau et des nutriments (tels que l'azote) supérieures à celles du chêne, elle lui nuit aussi en produisant des composés allélopathiques au niveau racinaire. Les molécules impliquées et leurs mécanismes d'action restent à identifier pour mieux définir les processus-cibles de ces molécules, qui pourraient concerner notamment la modulation du taux de mycorhization des racines du chêne.

Effet négatif de la présence de molinie sur le taux d'ectomycorhization des chênes

Une étude portant sur l'effet de la molinie sur le jeune chêne rouge d'Amérique (*Quercus rubra*) a mis en évidence une modification de la diversité ectomycorhizienne du chêne en présence de molinie : les champignons réputés efficaces dans l'absorption des nutriments étaient moins nombreux tandis que les espèces moins efficaces étaient plus

abondantes qu'en l'absence de molinie (Timbal *et al.* 1990). Les auteurs concluent à la probable émission de molécules allélopathiques ciblant les ectomycorhizes du chêne.

Dans notre étude, la présence de molinie dans le même pot qu'un chêne a induit une diminution d'environ 33 % du nombre de racines latérales chez le jeune plant, mais aussi et surtout une diminution de près de 41 % du nombre de mycorhizes rapporté au nombre de racines latérales (Fig. 6, photo C). À ce stade de l'étude, la diminution observée peut s'expliquer par deux hypothèses majeures : (i) la présence de molinie entraîne une diminution de la quantité de nutriments dans le pot et provoque une diminution de la croissance, du développement des racines latérales ainsi

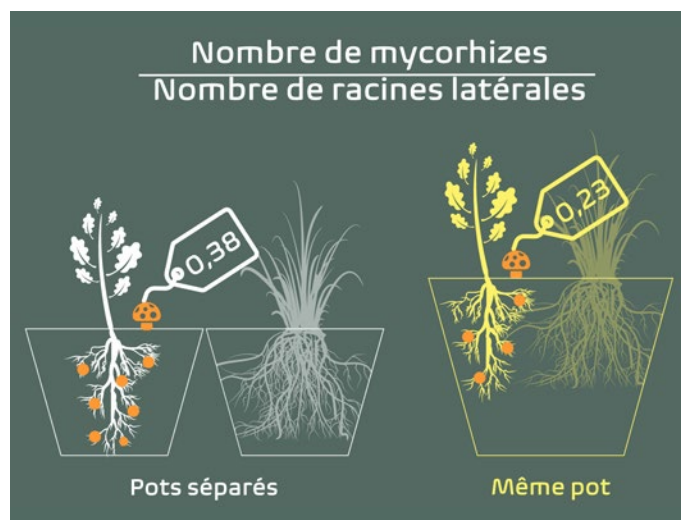


Figure 6. Nombre d'ectomycorhizes par rapport au nombre de racines latérales des chênes seuls en pot (blanc) et ceux dans le même pot que la molinie (jaune).

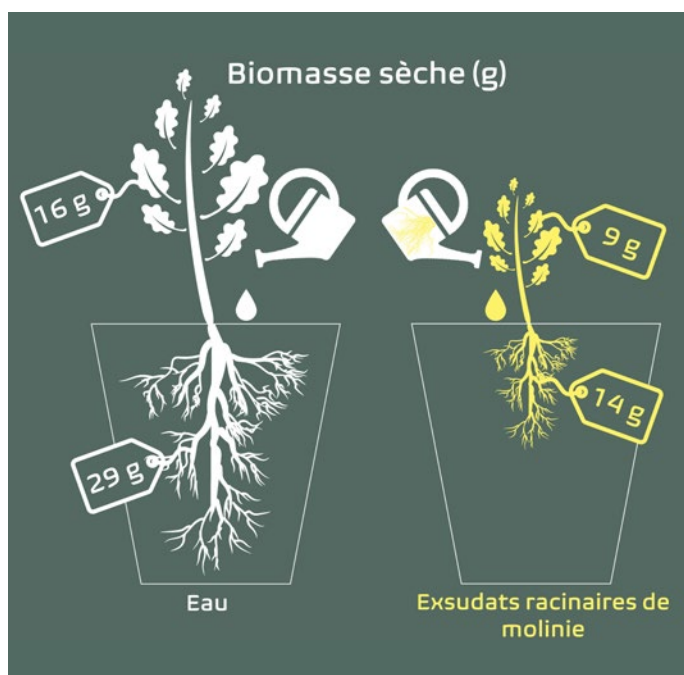


Figure 5. Biomasse (g) des parties aériennes et des racines des chênes ayant reçu de l'eau (blanc) et ceux ayant reçu une solution d'exsudats racinaires de molinie (jaune).

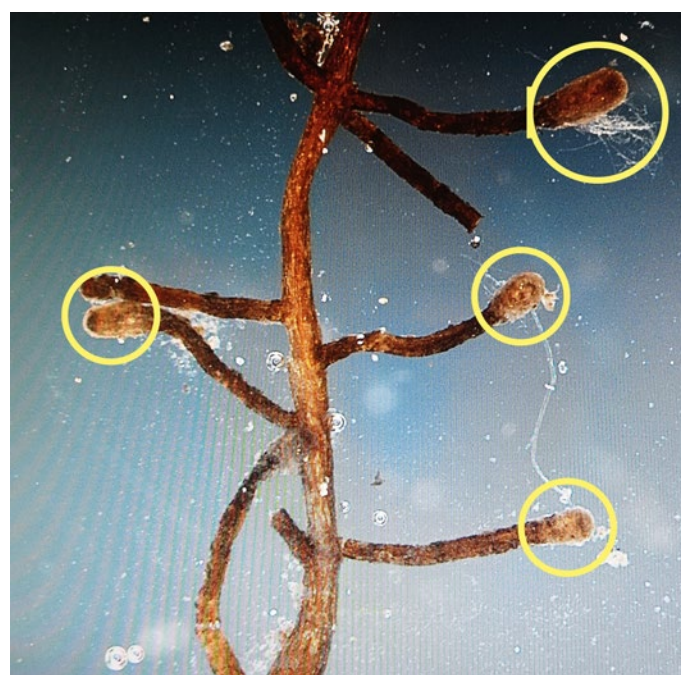


Photo C. Ectomycorhizes (entourées en jaune) sur les racines latérales de chêne.

que de la colonisation par les champignons ectomycorhiziens ; (ii) les racines de molinie libèrent des composés allélopathiques qui inhibent spécifiquement l'initiation et la croissance des racines latérales ainsi que la colonisation par les champignons mycorhiziens. Dans tous les cas, la présence de molinie réduit la colonisation du chêne par les ectomycorhizes.

Bilan : la molinie exerce une compétition par interférence sur le chêne

Les résultats obtenus lors de l'expérimentation 1 mettent en évidence que la molinie nuit à la croissance des jeunes chênes par le biais de processus différents en ciblant plusieurs éléments possiblement en chaîne. Longtemps, on a pensé que la molinie exerçait simplement sur le chêne une compétition par exploitation des ressources, grâce à des capacités d'acquisition racinaire supérieures. Ici, nous avons démontré que l'apport d'exsudats racinaires de molinie altérerait aussi la croissance du chêne, ce qui suggère des propriétés allélopathiques et donc une compétition par interférence venant certainement intensifier la compétition par exploitation. La diminution du taux d'ectomycorhization renforce cette hypothèse et soulève de nouvelles questions. Quelles sont les parts respectives de la compétition par exploitation et par interférence ? Quelle(s) forme(s) de compétition explique(nt) la diminution du taux d'ectomycorhization ? Une autre possibilité serait que la molinie produit des composés chimiques nocifs pour les champignons et/ou pour le processus de colonisation racinaire.

Résultats - Transfert d'azote du chêne vers la molinie

Très rapidement, du ¹⁵N issu du marquage des chênes par la technique du « cotton-wick » est mesuré dans la molinie voisine (Fig. 7). La présence de ¹⁵N dans les molinies en « pots séparés » (Fig. 7.a.) suggère qu'il y a un transfert par des composés volatils d'azote provenant des parties aériennes du chêne, même si les quantités mesurées dans notre étude restent infimes. Pour les molinies placées dans le même pot qu'un chêne, la quantité de ¹⁵N est beaucoup plus importante, soulignant que le sol est une voie majeure de transfert d'azote.

En été, 2 mois seulement après le marquage, environ 15 % du ¹⁵N total se retrouve dans le sol et 3,6 % dans la molinie. À la fin de la période de croissance en automne, la quantité de ¹⁵N dans la molinie est supérieure à ce qui a été mesuré à l'été. Mais contrairement à l'été, le ¹⁵N est plus abondant dans les racines que dans les parties aériennes. En hiver, la quantité de ¹⁵N diminue dans la molinie mais elle augmente dans le sol, traduisant la libération d'azote par sénescence racinaire et le repos végétatif des plantes qui n'absorbent plus, ou quasiment, les nutriments. Ceci s'observe aussi dans les pots où le chêne est seul (Fig. 7.a.) Au printemps, le ¹⁵N réaugmente dans la molinie reflétant la reprise de croissance et d'absorption.

Ces résultats montrent que le chêne rhizodépose rapidement de l'azote qui est aussitôt transféré dans le sol et absorbé par la molinie.

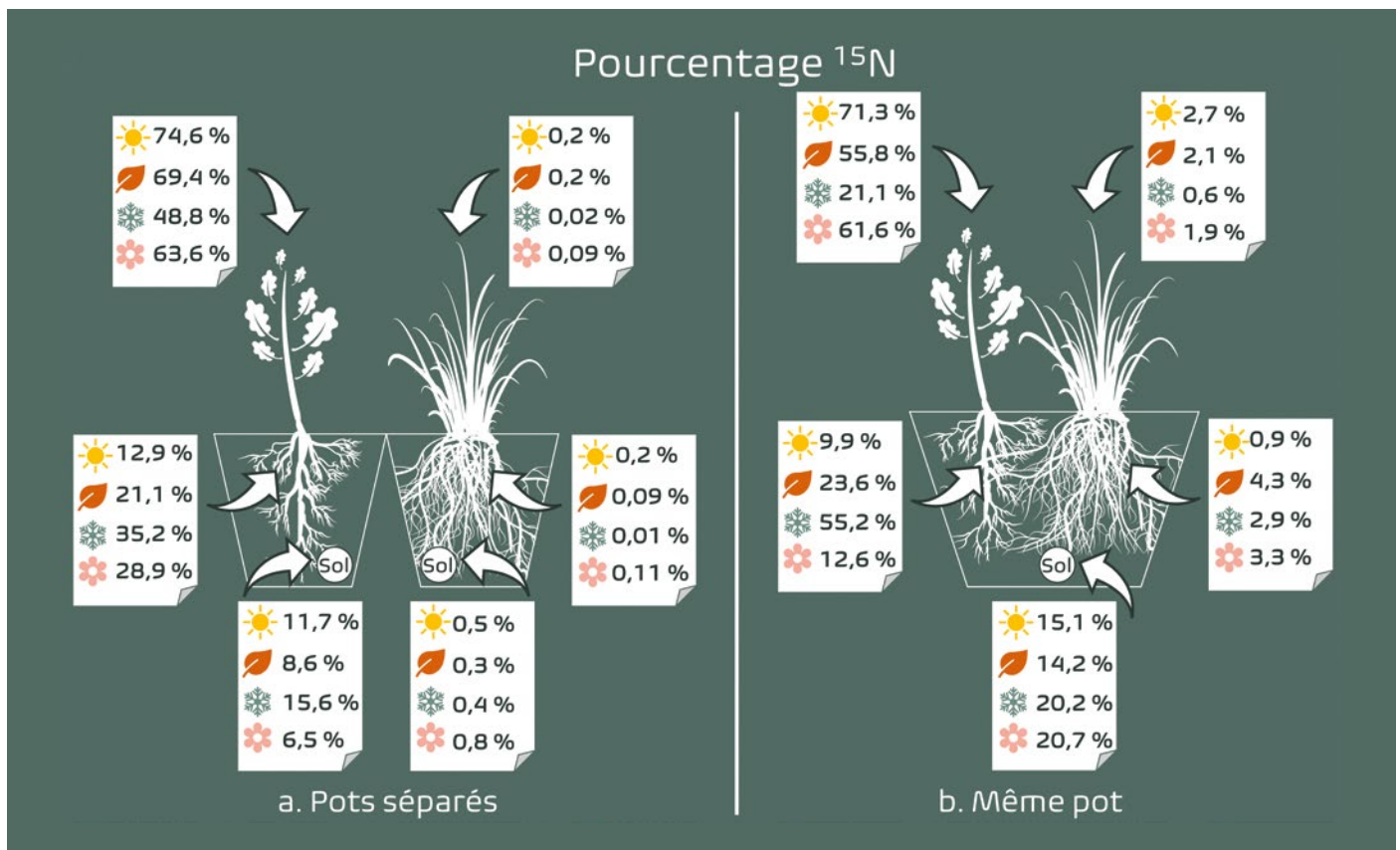


Figure 7. Pourcentage de ¹⁵N dans les différents compartiments (parties aériennes, racines et sol) dans les chênes et les molinies en pots séparés (a) et en même pot (b) pour chaque saison (☀️ été, 🍂 automne, ❄️ hiver et 🌸 printemps).

Modification de l'allocation d'azote chez le chêne : une stratégie de survie ?

Que le chêne soit en « pot séparé » ou dans le même pot qu'une molinie, la dynamique d'azote entre les parties aériennes et les racines sont les mêmes : diminution de l'été à l'hiver dans les parties aériennes puis augmentation au printemps, tandis que dans les racines il y a augmentation jusqu'à l'hiver et une diminution au printemps. En revanche, si les dynamiques sont identiques, les amplitudes de mouvement sont différentes. En présence de molinie, l'allocation d'azote vers les racines de l'été à l'hiver est beaucoup plus importante (Fig. 7.b.). Au printemps, l'azote est rapidement et fortement réalloué aux parties aériennes. De plus, contrairement à la modalité « pots séparés », une quantité importante d'azote est présente dans le sol.

Ces observations soulèvent des questions concernant le rôle des interactions dans la physiologie des plantes. En effet, la présence de molinie accentue la stratégie de conservation de l'azote chez le chêne : le fait de l'allouer massivement vers ses racines en hiver va lui permettre au printemps suivant de le remobiliser vers les parties aériennes pour assurer le développement foliaire. Cette stratégie est d'autant plus manifeste que l'azote du sol est limitant, comme c'est le cas en présence de molinie (Vernay *et al.* 2018b). Toutefois, cette stratégie consistant à puiser dans ses propres réserves d'azote est peu viable sur le long terme : pour sa croissance, le chêne aura besoin de puiser de l'azote dans le sol qui aura été rendu très limitant voire indisponible par la molinie.

Le fait que le chêne rhizodépose une quantité d'azote plus importante en présence de molinie, malgré le fait que cette ressource soit vraisemblablement limitante, suppose que la présence de la molinie a pour effet d'accroître la rhizodéposition d'azote par le chêne. À ce jour, nous ne savons pas comment ce processus est contrôlé. Une hypothèse serait que la molinie émet de manière directe ou indirecte des composés qui induiraient la libération plus importante d'azote par les racines du chêne, par exemple en modifiant la chimie du sol.

Enfin, comme il l'a été suggéré précédemment, la diminution globale de la quantité d'azote chez le chêne peut s'expliquer par la diminution de la disponibilité en azote du sol mais aussi par la diminution du nombre de mycorhizes qui ont un rôle important dans l'absorption des nutriments par les plantes. L'ensemble de ces modifications affectent considérablement la croissance du chêne et sur le long terme, sa survie. De plus, ces analyses, comme celles de Vernay *et al.* (2018a), ont mis en évidence une biomasse supérieure de l'herbacée en présence de chêne et un rôle majeur de l'azote dans ce processus de facilitation.

Avantage des transferts d'azote du chêne sur la croissance de la molinie

L'analyse des biomasses de molinie en présence et en absence de chêne (Fig. 8) a mis en évidence que le chêne facilitait le développement de la molinie, confirmant les travaux de Vernay *et al.* (2018b). En été, lors de la première mesure saisonnière, les biomasses sèches des molinies en « pots séparés » et dans le même pot qu'un chêne sont identiques. En revanche dès l'automne, la biomasse des parties aériennes des molinies placées dans le même pot qu'un chêne est supérieure à celle des molinies seules, et elle le reste à l'hiver et au printemps, où elle devient même près de 2 fois plus importante. La biomasse racinaire des molinies avec un chêne est supérieure à partir de l'hiver mais non significativement d'un point de vue statistique.

Les transferts d'azote du chêne vers la molinie sont positivement corrélés avec la biomasse de la molinie (Fernandez *et al.* 2020), mettant en évidence que ces transferts rapides sont en grande partie responsables de l'effet de facilitation du chêne sur la molinie.

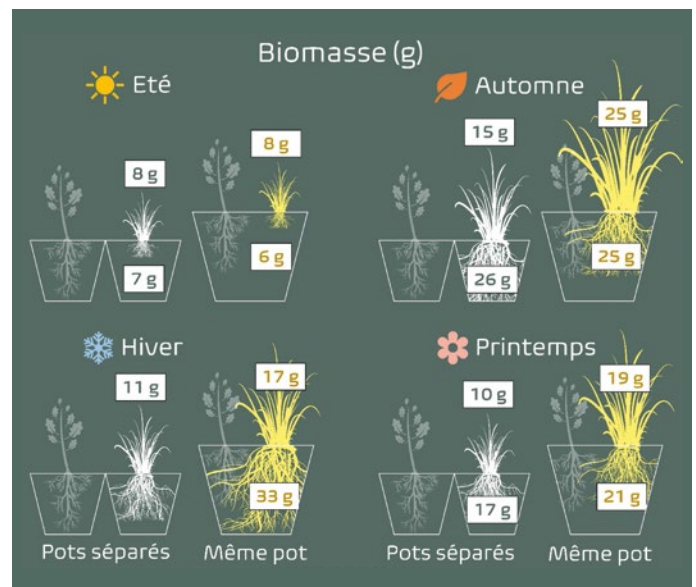


Figure 8. Biomasse (g) des molinies en pots séparés (blanc) et en même pot (jaune) qu'un chêne pour chaque saison.

Que se passe-t-il *in situ* ?

Nos expérimentations, réalisées en pot et non *in situ*, en forêt, excluent de fait des facteurs qui peuvent influencer les interactions chêne-molinie. La présence des adultes ainsi que la quantité de lumière ont été décrites comme des facteurs majeurs dans la compétition de la molinie sur le chêne (Vernay *et al.* 2019). Mais ces facteurs peuvent également intervenir dans la facilitation. On peut se demander par exemple si la présence d'adultes ou la luminosité favoriseraient la mycorhization des semis. La densité de molinie est aussi un facteur à prendre en considération dans la mesure où chacune des touffes peut se nuire mutuellement (Vernay 2017).

Ceci dit, il faut souligner la rapidité des interactions chêne-molinie : (i) la molinie capte massivement l'azote du sol aussitôt que ses racines sont actives et les résultats obtenus ici montrent qu'en outre, (ii) la molinie libère des composés racinaires ayant un effet négatif sur la croissance du chêne, (iii) la présence de l'herbacée nuit également à la mycorhization du chêne. À ces effets de compétition de la molinie sur le chêne, viennent s'ajouter (iv) des effets rapides de facilitation du chêne sur la molinie via des transferts d'azote, permettant à cette dernière d'accroître sa biomasse. Cette interaction atypique faisant intervenir compétition de la molinie sur le chêne et facilitation de la molinie par le chêne se nomme « antagonisme » (Fig. 9). Aujourd'hui il semblerait que la gestion la plus efficace de la régénération dans les chênaies à molinie impose de réduire drastiquement l'abondance de l'herbacée. L'objectif final étant de permettre aux jeunes chênes de mieux composer avec les effets négatifs de la molinie ou, au moins, de leur permettre de partiellement s'affranchir de ces effets négatifs. En pratique, la solution sylvicole préventive consiste à doser l'éclaircissement, de façon que les semis de chêne puissent bien s'installer avant que la molinie devienne envahissante (Vernay *et al.* 2019). Enfin, une solution -délicate et coûteuse- serait l'intervention curative par décapage mécanique de la molinie.

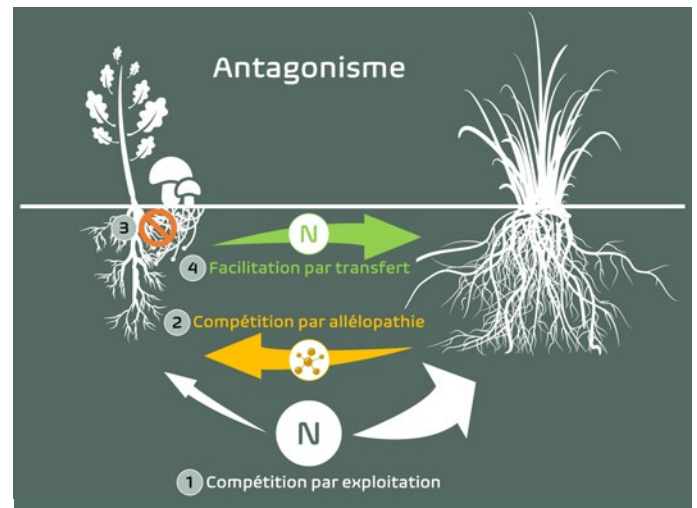


Figure 9. Schéma bilan des différentes interactions entre le chêne et la molinie.

1. Compétition par exploitation ; 2. Compétition par interférence (allélopathie) ; 3. Effet négatif de la molinie sur les mycorhizes du chêne et 4. Facilitations par les transferts d'azote.

Références

- Fernandez M, Malagoli P, Vernay A, 2020. Below-ground nitrogen transfer from oak seedlings facilitates Molinia growth : 15 N pulse-chase labelling. *Plant and Soil* vol. 449 pp. 343–356
- Timbal J, Gelpe J, Garbaye J, Courrier G, 1990. Étude préliminaire sur l'effet dépressif de la molinie (*Molinia caerulea*) sur la croissance et l'état mycorhizien de semis de chêne rouge (*Quercus rubra*). *Annals of Forest Science* vol. 47(6) pp.643–649
- Vernay A, 2017. De la complexité fonctionnelle et écophysiological des ressources lumière, azote et eau dans le réseau précoce d'interactions entre le jeune chêne et deux poacées : conséquences pour la régénération des chênaies tempérées. Thèse de doctorat. Université Claude Bernard Lyon 1
- Vernay A, Malagoli P, Fernandez M, *et al.*, 2018a. Improved *Deschampsia cespitosa* growth by nitrogen fertilization jeopardizes *Quercus petraea* regeneration through intensification of competition. *Basic and Applied Ecology* vol. 31 pp. 21–32. doi: 10.1016/j.baae.2018.06.002
- Vernay A, Malagoli P, Fernandez M, *et al.*, 2019. Régénération du chêne en compétition avec la molinie : un délicat dosage des ressources en eau et en lumière. *Rendez-vous Techniques ONF* n° 61–62 pp.3–10
- Vernay A, Malagoli P, Fernandez M, *et al.*, 2018b. Carry-over benefit of high internal N pool on growth and function of oak seedlings (*Quercus petraea*) competing with *Deschampsia cespitosa*. *Forest Ecology and Management* vol. 419–420 pp. 130–138. doi: 10.1016/j.foreco.2018.03.039