



**HAL**  
open science

**De la complexité fonctionnelle et écophysiological des ressources lumières, azote et eau dans le réseau précoce d'interactions entre le jeune chêne (*Quercus petraea*) et deux Poacées (*D. cespitosa* et *M. caerulea*): conséquences pour la régénération des chênaies tempérées**

Antoine Vernay

► **To cite this version:**

Antoine Vernay. De la complexité fonctionnelle et écophysiological des ressources lumières, azote et eau dans le réseau précoce d'interactions entre le jeune chêne (*Quercus petraea*) et deux Poacées (*D. cespitosa* et *M. caerulea*): conséquences pour la régénération des chênaies tempérées. *Ecologie, Environnement*. Université Clermont Auvergne [2017-2020], 2017. Français. NNT : 2017CLFAC081 . tel-01818094

**HAL Id: tel-01818094**

**<https://theses.hal.science/tel-01818094>**

Submitted on 18 Jun 2018

**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.



ED SVSAE n° d'ordre : 698

UNIVERSITE CLERMONT AUVERGNE

ECOLE DOCTORALE DES SCIENCES DE LA VIE ET DE  
LA SANTE - AGRONOMIE - ENVIRONNEMENT

THESE

présentée pour obtenir le grade de

**DOCTEUR D'UNIVERSITE**

*Spécialité : Ecologie & Ecophysiologie végétale*

Par **VERNAY Antoine**

**D.E.A. ou Master**

**Fonctionnement des écosystèmes terrestres (FET)**

**De la complexité fonctionnelle et écophysiologique des ressources lumière, azote et eau dans le réseau précoce d'interactions entre le jeune chêne (*Quercus petraea*) et deux Poacées (*D. cespitosa* et *M. caerulea*) : conséquences pour la régénération des chênaies tempérées**

Soutenue publiquement le 04 décembre 2017, devant la commission d'examen.

Examineurs :

Claudine Richter	Chargée de Recherche, ONF – RDI Fontainebleau	examinatrice
Richard Michalet	Professeur, Université de Bordeaux	examineur
Caroline Vincke	Professeure, Université Catholique de Louvain (Belgique)	examinatrice

Rapporteurs :

Catherine Collet	Chargée de Recherche, HDR, INRA Nancy	rapportrice
Lluís Coll Mir	Professeur, Université de Lleida (Espagne)	rapporteur

Thierry Améglio	Directeur de Recherche, INRA Clermont-Ferrand	directeur de thèse
Philippe Balandier	Directeur de Recherche, Irstea Nogent-sur-Vernisson	co-directeur de thèse, membre invité
Philippe Malagoli	Maître de Conférences, Université Clermont Auvergne	encadrant de proximité, membre invité

## Résumé / Abstract

**Titre :** De la complexité fonctionnelle et écophysiological des ressources lumière, azote et eau dans le réseau précoce d'interactions entre le jeune chêne (*Quercus petraea*) et deux Poacées (*D. cespitosa* et *M. caerulea*) : conséquences pour la régénération des chênaies tempérées

La régénération forestière, naturelle ou non, est sujette à de nombreux échecs du fait d'une compétition importante entre les espèces de sous-bois et les jeunes plants d'arbre. L'objectif de ce travail de thèse a été de comprendre les réponses du chêne sessile (*Quercus petraea*) et d'une poacée, tous deux en compétition dans un contexte de modification de la disponibilité des ressources. Deux espèces de poacées ont été étudiées, la molinie bleue (*Molinia caerulea*) et la canche cespiteuse (*Deschampsia cespitosa*). L'accent a été mis sur le rôle des interactions entre différentes ressources (lumière, eau et azote inorganique) sur l'évolution de la compétition (intensité/importance) entre ces espèces et les mécanismes écophysiological sous-jacents. Grâce à des expérimentations en conditions semi-contrôlées et à une installation *in situ*, nous avons pu mettre en évidence une compétition très précoce, dès les premiers mois d'interaction entre le chêne et les poacées voisines. L'abondance de lumière conduit à une compétition plus forte des poacées sur le chêne, amplifiée par l'apport d'azote. Par ailleurs, la nature et l'ampleur de ces interactions varient selon le niveau de stress abiotique appliqué et selon les organes considérés. Nos résultats montrent aussi que le chêne réagit principalement en accumulant les ressources dans son système racinaire, ressources qui sont mobilisées l'année suivante et qui peuvent avoir un arrière effet positif sur le fonctionnement du chêne en absence de stress hydrique. Enfin de la facilitation a également été observée du chêne envers la canche cespiteuse suite à un apport d'azote. Ce dernier améliore la croissance du chêne en compétition, qui pourrait augmenter sa production d'exsudats et son turn-over racinaire au bénéfice de la canche qui valoriserait cette nouvelle source d'azote. Ce travail renforce l'idée d'intégrer l'effet des interactions des différents facteurs abiotiques dans les modèles de compétitions et dans les pratiques de régénération afin d'optimiser la coexistence des espèces forestières, et ce dès la mise en concurrence des jeunes arbres avec les poacées du sous-bois.

**Mots-clés :** azote inorganique, compétition, *Deschampsia cespitosa*, facilitation, interactions biotiques et abiotiques, lumière, *Molinia caerulea*, photosynthèse, *Quercus petraea*, réserves azotées

**Title:** Functional and ecophysiological complexity of light, nitrogen and water resources in early interactions between oak seedlings (*Quercus petraea*) and two Poacea (*D. cespitosa* and *M. caerulea*): consequences on oak temperate forest regeneration

Temperate forest ecosystems are prone to regeneration failures because of strong competition between understorey species and tree seedlings. This thesis aimed to improve our understanding of sessile oak seedlings (*Quercus petraea*) and poacea responses, both in competition among different levels of resource availabilities. Two poacea species were studied, *Molinia caerulea* and *Deschampsia cespitosa*. We focused on the role of the different resource combinations (light, water and inorganic nitrogen) on interaction variation (intensity and importance) between those species and underlying ecophysiological mechanisms. Our greenhouse and field experiments allowed us to infer a very early competition, from the first months of interaction between oak seedlings and poacea neighbours. High light level leads to stronger competition from poacea on oak seedlings, increased by nitrogen supply. Secondly nature and extent of these interactions depend on applied abiotic stress level and on considered organs. Thirdly Oak seedlings mainly respond by accumulating resources in coarse roots. These resources are remobilized next year and may have a positive carry-over effect on oak functioning if there is no water stress. Eventually we observed facilitation as well, from oak on *D. cespitosa* in fertilized environment. Nitrogen supply would foster oak seedling growth, increasing exudate production and root turn-over, to the benefit of *D. cespitosa*. The poacea would take up this extra nitrogen source for its own development. This study supports the idea of including interaction effects of different abiotic factors in competition models. Silvicultural practices would also be enhanced by optimizing species coexistence in temperate forests as soon as tree seedlings and understorey species start to grow together.

**Key-words:** biotic and abiotic interactions, competition, *Deschampsia cespitosa*, facilitation, inorganic nitrogen, light, *Molinia caerulea*, nitrogen storage, photosynthesis, *Quercus petraea*

*« L'utopie est à l'horizon. Je m'approche de deux pas, elle s'éloigne de deux pas. J'avance de dix pas et l'horizon s'enfuit de dix pas plus loin.*

*J'aurais beau avancer, jamais je ne l'atteindrai. A quoi sert l'utopie ?*

*Elle sert à cela : à avancer »\*.*

Geoffrey VOLAT

*« We choose to go...not because [it is] easy, but because [it is] hard,  
because that goal will serve to measure and organize the best of our energies and skills,  
because that challenge is one that we are willing to accept, one we are unwilling to postpone,  
and one which we intend to win »\*\*.*

Lucie POULET

Les auteurs de ces citations sont historiquement Eduardo Galeano\* et John Fitzgerald Kennedy\*\* mais ne les ayant jamais rencontrés, je les attribue à Geoffrey et Lucie, que j'ai eu la chance de rencontrer et qui m'ont rapporté ces propos, aux bons moments ; et ça c'est important.

# REMERCIEMENTS

Après ces trois ans de thèse, il est temps pour moi de remercier très chaleureusement les nombreuses personnes qui m'ont apporté leur aide durant cette période, que ce soit au PIAF ou à l'extérieur du labo. Le travail en équipe n'a jamais eu autant de sens que sur ces trois années, j'espère n'oublier personne, si tel devait être le cas j'espère que les personnes concernées ne m'en voudront pas.

Tout d'abord, merci à l'ensemble des membres du jury d'avoir accepté d'évaluer ces trois années de travail : **Catherine Collet, Claudine Richter, Caroline Vincke, Luis Coll et Richard Michalet.**

Merci également aux membres de mon comité de thèse pour leurs conseils qui m'ont permis d'améliorer ce travail : **Catherine Picon-Cochard, Dominique Gérant et Emmanuel Corcket**

Ensuite, je tiens à remercier **Philippe Malagoli, Philippe Balandier et Thierry Améglia** pour m'avoir confié ce sujet en 2014. Un très grand merci pour votre soutien, votre confiance, votre bienveillance et votre patience à mon égard. Tous les thésards n'ont pas eu la chance d'être encadré et accompagné comme je l'ai été, ce qui m'a permis de prendre aussi plaisir dans mon travail. Un grand merci également à **Thomas Perot** pour sa patience et son aide plus que précieuse lors des analyses de mes résultats.

Bien entendu, je suis venu embêter un peu tout le PIAF mais parfois je me suis un peu acharné sur certains. Je tiens donc également à remercier très chaleureusement **André Marquier, Pascal Walser, Christophe Serre, Brigitte Saint Joanis, Marc Vandame, Jérôme Ngao et Aline Faure** pour l'ensemble de votre œuvre : pour vous être levés à 4h du matin pendant l'été, pour avoir broyé des échantillons à tour de bras, mesuré des arbres et de l'herbe englués de miellat, tamisé des m<sup>3</sup> de terre, équipé toutes les installations, trié des données, trié et laver des racines, répondre à toutes mes questions pratiques et scientifiques, être venue m'ouvrir certains weekends quand je n'avais pas ma carte, pour m'avoir fait rire et passer du bon temps malgré des tâches parfois un peu rébarbatives,... Bref, pour la réalisation finale de ce travail, MERCI.

Je ne me suis pas arrêté là, **Vincent Seigneur, Stéphane Ploquin, Patrice Chaleil, Pierre Conchon, Romain Souchal** soyez également vivement remercié pour votre temps, votre

disponibilité pour me sortir de mauvaises passes et aussi pour le temps que vous m'avez consacré ces dernières semaines au même titre que tous nos camarades précédemment cités pour mettre des épinards en impesanteur. Merci à **Mr Charrier** pour nous avoir permis de travailler sur son terrain.

**Marine Fernandez** (courage Marine, plus que 2 ans ;) !) et **Anaïs Hubert**, merci d'avoir accepté de faire vos stages sur ma manip, pour votre aide lors des expérimentations et pour avoir payé les pots cassés de mes premiers « encadrements ».

La préparation physique est très importante pour tenir le coup, merci à **Marc Saudreau** et **Boris Adam** pour avoir partagé quelques kilomètres de course ;) !

Merci à **Dominique Tiziani** et **Sylvie Vyssie** pour avoir géré tous mes tracas, toutes mes questions administratives, pour avoir arrangé tous mes manques d'anticipation et pour m'avoir grandement allégé le travail en gérant toute la biblio, le petit poulet vous remercie là encore très chaleureusement.

J'ai eu la chance de pouvoir obtenir 3 contrats de monitorats au cours de cette thèse, une expérience vraiment enrichissante et passionnante qui plus est au regard des tâches qui m'ont été confiées. Un très grand merci à **Boris Fumanal** pour m'avoir accompagné et fait confiance dans cette mission.

Enfin, je dois également remercier certains de mes camarades qui ont occupé une bonne partie de mon temps libre, de découvrir la substantifique moelle de l'engagement associatif et avec qui j'ai partagé des aventures extraordinaires !

Mes chères anciennes colocatrices, **Zoé Jarry**, **Marie Dufour**, **Lucie Clouet** ça a été un plaisir de vivre avec vous, de partager de bons moments, des convictions, de l'engagement et de belles découvertes. Une bonne idée que j'ai eu que de postuler pour cet appartement !

**Geoffrey Volat** et **Amandine Plaindoux**, mi-humains mi ESS, je pense que vous avez été assez incroyables pour que s'exprime mon militantisme mais aussi pour partager des moments fantastiques à LieU'topie, au PoPart, au stade, ou tout simplement dans nos logis respectifs avec **Thibaut Boisseau** également (et le Don Papa bien sur).

J'en profite pour remercier les bénévoles de **LieU'topie**, de l'**ADNA**, de **DoctAuvergne** et de « **Retour à l'école** » grâce à qui ont pu monter des projets incroyables et vivre plein de belles émotions. Je me risque à quelques noms, **Benjamin Dalmas**, **Mathilde Vernay**, **Barbara Gonçalves**, **Pauline Delpeuch**, **Anaïs Hubert**, **Rafaël Messiez**, **Quentin Mazet**, **Maëlle Simond** et tous les autres bien sur.

J'oublie quelqu'un mais elle mérite quelques lignes : un immense merci **Lucie Poulet** pour peut-être la rencontre la plus surprenante. A un an de la fin, venir s'embarquer pour aller faire voler des épinards en vols paraboliques, c'était surréaliste et inimaginable (merci également à **Vasiliki Kondily** et **Helia Sharif** pour les bons moments lors de la campagne). Merci pour ta passion (je ne suis pas prêt d'oublier les Pléiades), ton engagement, les projets auxquels tu m'as fait prendre en part et ceux qu'on a construit.

Je terminerai en remerciant **Aurore Receveur**, on ne se voit pas souvent mais ton soutien et tes nouvelles sont toujours un excellent moment. **Thomas Bretou** et **Alexandre Garcia** que je ne vois que trop peu mais qui en termes de valeurs n'ont rien à envier à personne et à qui je dois d'inoubliables sorties en ovalie, entre autres.

# LISTE DES VALORISATIONS

## **Articles académiques publiés**

Vernay, A., Balandier, P., Guinard, L., Ameglio, T., Malagoli, P. (2016). Photosynthesis capacity of *Quercus petraea* (Matt.) saplings is affected by *Molinia caerulea* (L.) under high irradiance. *Forest Ecology and Management*, 376, 107-117. DOI : 10.1016/j.foreco.2016.05.045

<http://prodinra.inra.fr/record/357140>

Vernay, A., Malagoli, P., Ameglio, T., Perot, T., Fernandez, M., Balandier, P., 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*, 419–420, 130–138

## **Articles académiques en préparation ou soumis**

Vernay, A., Malagoli, P., Fernandez, M., Perot, T., Ameglio, T., Balandier, P., *Nitrogen fertilization, double jeopardy for Quercus petraea regeneration: intensification of competition by improved D. cespitosa growth*, en révision pour Basic and Applied Ecology.

## **Acte de Congrès**

Poulet, L., Vernay, A., Dalmas, B., Vernay, M., Delpeuch, P., Sinn, T., A Learning Method Based On A Mission To Mars For Primary School Children, 68th International Astronautical Congress (IAC), Adelaide, Australia, 25-29 September 2017

## **Poster**

Vernay, A., Malagoli, P., Fernandez, M., Perot T., Ameglio T., Balandier, P., *Effect of in situ light x soil N resource interaction on Quercus petraea seedlings mixed-grown with Molinia*



*caerulea*. Présenté au 3rd Restoring Forests: Regeneration and Ecosystem Function for the Future, Lund (Suède), 12-14/09/2017, DOI: 10.13140/RG.2.2.22716.54405

Vernay, A., Malagoli, P., Fernandez, M., Perot, T., Ameglio, T., Balandier, P. (2017). *Unexpected impact of N availability on the interaction between Quercus and Deschampsia*. Présenté lors de la Conférence Ecologie fonctionnelle et environnement, Castanet Tolosan, FRA (2017-07-11 - 2017-07-12). DOI : 10.13140/RG.2.2.12352.84489

<http://prodinra.inra.fr/record/401673>

Vernay, A., Malagoli, P., Ameglio, T., Balandier, P. (2014). *Rôle des interactions azote x eau du sol dans les rapports de compétition entre les jeunes plants de Chêne pédonculé et la Molinie suite à une éclaircie*. Présenté aux 3èmes Journées du GDR Bois, Nancy, FRA (2014-11-12 - 2014-11-14).

<http://prodinra.inra.fr/record/274713>

Vernay, A., MALAGOLI, P., Guinard, L., Ameglio, T., Balandier, P. (2015). Purple moor grass induces a rapid decrease of photosynthesis in young oak after forest clear-cutting. In: *International Symposium on Plant Signaling and Behavior 2015* (p. 120). Présenté au 3rd International Symposium on Plant Signaling and Behavior 2015, Paris, FRA (2015-06-29 - 2015-07-02). Paris, FRA : PSB2015.

<http://prodinra.inra.fr/record/325714>

## **Communications orales**

Vernay, A. (2017). *Cohabitations végétales : quelles relations d'intégration et de développement ?* Présenté au Puy de la Recherche, l'Etranger cet inconnu, Clermont-Fd, FRA (2017-06-06 - 2017-06-08).

<http://prodinra.inra.fr/record/396402>

Vernay, A., Malagoli, P., Guinard, L., Ameglio, T., Balandier, P. (2016). *Impact rapide de la molinie bleue sur la photosynthèse du chêne juvénile suite à une éclaircie*. Présenté au Journées

de l'Ecole Doctorale des Sciences de la Vie, Santé, Agronomie, Environnement , Clermont-Fd, FRA (2016-06-02 - 2016-06-02).

<http://prodinra.inra.fr/record/358181>

## **Documents audiovisuels**

Vernay, A. (2016). Ma thèse en 180 secondes [Vidéo]. *Vidéo campus*. Clermont-Ferrand, FRA : Universite Blaise Pascal.

<http://prodinra.inra.fr/record/353097>

## **Projets en cours**

Projet ANDroid-based THERmal Monitoring of Spinachs (ANTHEMS) : Etude des échanges gazeux des plantes en microgravité. Sélections par le CNES (Centre National d'Etude Spatiale) et l'ESA (European Spatial Agency) pour deux campagnes de vols paraboliques dans le cadre des appels à projets des deux agences, projet coordonné par Lucie Poulet, en partenariat avec l'Institut Pascal (Clermont-Ferrand).

- Campagne de vols paraboliques CNES session 2017- Participation à la campagne de vols paraboliques organisée par le CNES - 10/2017
- A venir, campagne de vols paraboliques ESA 2018 - Participation à la campagne de vols paraboliques organisée par l'ESA- 04/2018

# Table des matières

<b>1</b>	<b>CHAPITRE I : Introduction.....</b>	<b>1</b>
1.1	La forêt en quelques chiffres .....	1
1.2	Prise de conscience d'un changement de pratique nécessaire pour des méthodes plus durables .....	3
1.3	Compétition poacées/plant d'arbre, un phénomène commun .....	3
1.4	Contexte de changements globaux .....	4
1.5	Problématique de la multiplicité des facteurs .....	4
1.6	Problématique et objectifs de la thèse.....	5
<b>2</b>	<b>CHAPITRE II : Etat de l'art .....</b>	<b>7</b>
2.1	Effets des facteurs abiotiques sur les végétaux .....	7
2.1.1	La lumière .....	7
2.1.2	L'azote, ingrédient de la photosynthèse essentiel au développement des plantes	8
2.1.3	L'eau, un facteur clé dans les processus écophysologiques végétaux .....	10
2.2	Dépendance de la disponibilité des ressources à leurs interactions et réponses émergentes des plantes .....	11
2.3	Les traits d'acquisition des ressources : des caractères morphologiques et physiologiques adaptés à des conditions données .....	14
2.3.1	Traits fonctionnels et captation des ressources .....	14
2.3.2	Effets et réponses des traits à la modification de la disponibilité des ressources et de leurs interactions .....	15
2.4	Les stratégies de développement face à la variation de la disponibilité des ressources .....	16
2.4.1	Différents comportements végétaux face aux contraintes environnementales ..	16
2.4.2	Stress et perturbations, des notions qui font débat .....	17
2.5	Les relations biotiques : compétition, complémentarité, facilitation .....	18
2.5.1	La compétition : le compartiment souterrain sujet à de nombreuses interactions négatives .....	20
2.5.2	Neutralité des interactions biotiques .....	22
2.5.3	La facilitation : amélioration des performances d'une plante grâce à la présence d'un voisin .....	22
2.6	Deux composantes d'une interaction : l'intensité et l'importance.....	23
2.7	Différentes théories sur les interactions biotiques et la gestion des ressources .	25

2.7.1	Les théories de Grime et Tilman .....	25
2.7.2	Des modèles complémentaires pour comprendre le comportement des communautés végétales face aux différentes interactions .....	26
2.7.3	La facilitation, une interaction de plus en plus considérée comme ayant un rôle non négligeable .....	27
<b>2.8</b>	<b>Des mécanismes écophysiologiques pour expliquer les réponses écologiques....</b>	<b>28</b>
2.8.1	Des réponses morphologiques et fonctionnelles des plantes.....	28
2.8.2	L'optimisation des traits, un compromis à trouver pour la croissance et la survie des espèces .....	29
2.8.3	La gestion des ressources par les plantes : gérer les temps de carences et les temps de développement.....	30
<b>2.9</b>	<b>Composition d'une communauté, conflit entre disponibilité des ressources et relations biotiques.....</b>	<b>31</b>
2.9.1	L'environnement abiotique ou « filtre environnemental » sélectionnant les espèces les plus adaptées au milieu.....	31
2.9.2	Les interactions biotiques, un autre filtre impliquant la coexistence des espèces	32
<b>2.10</b>	<b>Hypothèses de travail .....</b>	<b>34</b>
<b>3</b>	<b>CHAPITRE III : Aperçu général des matériels et méthodes .....</b>	<b>36</b>
<b>3.1</b>	<b>Choix des systèmes d'étude.....</b>	<b>36</b>
3.1.1	Le chêne sessile ( <i>Quercus petraea</i> ) .....	36
3.1.2	Les poacées .....	37
<b>3.2</b>	<b>Choix des ressources étudiées.....</b>	<b>39</b>
3.2.1	L'azote inorganique du sol (ammonium et nitrate) .....	39
3.2.2	La teneur en eau du sol.....	40
3.2.3	La lumière .....	42
<b>3.3</b>	<b>Dispositifs expérimentaux.....</b>	<b>43</b>
3.3.1	Les expérimentations en conditions semi-contrôlées.....	43
3.3.2	Expérimentation en conditions naturelles .....	54
<b>4</b>	<b>CHAPITRE IV : Rôle de l'azote dans la compétition entre chêne et molinie dans une éclaircie.....</b>	<b>56</b>
<b>4.1</b>	<b>Abstract .....</b>	<b>56</b>
<b>4.2</b>	<b>Introduction .....</b>	<b>57</b>
<b>4.4</b>	<b>Materials and Methods .....</b>	<b>60</b>
4.4.1	Experimental design.....	60
4.4.2	<sup>15</sup> N labeling procedure .....	61
4.4.3	Photosynthesis measurements .....	61

4.4.4	Harvest for biomass assessment.....	62
4.4.5	Isotopic analyses .....	62
4.4.6	Calculations.....	63
4.4.7	Statistics .....	64
<b>4.5</b>	<b>Results.....</b>	<b>64</b>
4.5.1	Growth and dry weight allocation.....	64
4.5.2	Leaf photosynthesis, stomatal conductance and <sup>13</sup> C discrimination .....	68
4.5.3	Allocation of total nitrogen, <sup>15</sup> N uptake, and in planta distribution.....	71
<b>4.6</b>	<b>Discussion .....</b>	<b>75</b>
<b>4.7</b>	<b>Conclusion .....</b>	<b>80</b>
<b>4.8</b>	<b>Perspectives .....</b>	<b>81</b>
<b>4.9</b>	<b>Acknowledgements .....</b>	<b>82</b>
<b>5</b>	<b>CHAPITRE V: Caractérisation de la réponse précoce de la croissance et du fonctionnement du chêne et de la canche cespiteuse sous différentes combinaisons de disponibilité en azote inorganique et en lumière.....</b>	<b>83</b>
<b>5.1</b>	<b>Summary .....</b>	<b>83</b>
<b>5.2</b>	<b>Introduction .....</b>	<b>85</b>
<b>5.3</b>	<b>Materials and Methods .....</b>	<b>87</b>
5.3.1	Experimental set-up (Figure 15) .....	87
5.3.2	Growth measurement .....	89
5.3.3	<sup>15</sup> N labeling .....	89
5.3.4	Plant harvesting.....	90
5.3.5	Root trait measurements.....	90
5.3.6	Intensity and importance of competition: calculation of indices .....	90
5.3.7	Statistics .....	91
<b>5.4</b>	<b>Results.....</b>	<b>92</b>
5.4.1	Effect of light, nitrogen and pot design on morphological and functional traits of oak seedlings and <i>D. cespitosa</i> tufts (Table 4, Annexe 1, Annexe 2, Annexe 3 and Figure 16) .....	92
5.4.2	Intensity ( $I_{int}$ ) and importance ( $I_{imp}$ ) of interaction from neighbor species (Figure 17 and Figure 18).....	97
5.4.3	Nitrate and ammonium amounts in soil at harvest (Figure 19).....	99
<b>5.4.4</b>	<b>Intra- and inter-specific allocation of soil inorganic <sup>15</sup>N (Figure 20) .....</b>	<b>100</b>
<b>5.5</b>	<b>Discussion .....</b>	<b>101</b>
5.5.1	Do light and N modulate plant interactions?.....	101
5.5.2	How to explain the positive effect of oak seedling on <i>D. cespitosa</i> biomass? .....	102

5.5.3	$N_{\text{soil}}$ depletion to the benefit of <i>D. cespitosa</i> .....	103
5.5.4	<i>In planta</i> $^{15}\text{N}$ allocation: a conservative strategy for oak.....	103
5.5.5	Foster oak regeneration in practice .....	104
<b>5.6</b>	<b>Conclusion</b> .....	<b>104</b>
<b>5.7</b>	<b>Acknowledgments</b> .....	<b>105</b>
<b>5.8</b>	<b>Author's contributions</b> .....	<b>105</b>
<b>6</b>	<b>CHAPITRE VI : Rôle des réserves azotées dans la réponse des chênes sessiles à la compétition avec la canche cespitose</b> .....	<b>107</b>
<b>6.1</b>	<b>Abstract</b> .....	<b>108</b>
<b>6.2</b>	<b>Introduction</b> .....	<b>109</b>
<b>6.3</b>	<b>Material and methods</b> .....	<b>111</b>
6.3.1	Experimental design and location .....	111
6.3.2	Competition design .....	113
6.3.3	Water stress treatment (W).....	113
6.3.4	Predawn leaf water potential measurements .....	114
6.3.5	N-fertilization .....	116
6.3.6	$^{15}\text{N}$ supply and N content .....	116
6.3.7	Inorganic soil nitrogen .....	117
6.3.8	Measurement of leaf maximal carbon assimilation ( $A_{\text{max}}$ ) and stomatal conductance ( $g_s$ ) .....	117
6.3.9	Growth measurement .....	118
6.3.10	Plant harvesting .....	118
6.3.11	Statistics .....	118
<b>6.4</b>	<b>Results</b> .....	<b>119</b>
6.4.1	Response of plant growth and function to water availability, internal N pool of oak seedlings and tiller density (Annexe 4, Annexe 5) .....	119
6.4.2	Response of $A_{\text{max}}$ in oak and <i>D. cespitosa</i> to $W \times N_{\text{INT}}$ (Figure 25) and $T \times N_{\text{INT}}$ interactions (Figure 26, Figure 27) .....	119
6.4.3	Response of $g_s$ in oak to $W \times N_{\text{INT}}$ (Figure 28) and <i>D. cespitosa</i> to $W \times T$ (Figure 29) .....	122
6.4.4	$^{15}\text{N}$ labeling (Figure 30) .....	123
<b>6.5</b>	<b>Discussion</b> .....	<b>124</b>
6.5.1	Carry-over effect: how can N absorbed in the previous year benefit current growth? .....	124
6.5.2	High internal N pool, an advantage for oak seedlings in well-watered conditions .....	125

6.5.3	Relationship between the impact of interspecific and intraspecific competition on growth and development.....	126
6.5.4	Inter- and intraspecific competition: impact on plant function .....	127
<b>6.6</b>	<b>Conclusion and perspectives.....</b>	<b>128</b>
<b>6.7</b>	<b>Author's contribution.....</b>	<b>129</b>
<b>6.8</b>	<b>Acknowledgements .....</b>	<b>129</b>
<b>7</b>	<b>CHAPITRE VII : Evolution de la compétition entre chêne et molinie en conditions naturelles le long d'un gradient de lumière .....</b>	<b>130</b>
<b>7.1</b>	<b>Introduction .....</b>	<b>130</b>
<b>7.2</b>	<b>Matériels et méthodes.....</b>	<b>134</b>
7.2.1	“Design” experimental .....	134
7.2.2	Mesure de rayonnement .....	135
7.2.3	Traitement de la concurrence .....	135
7.2.4	Évaluation de l'azote inorganique du sol .....	136
7.2.5	Statut hydrique du sol.....	136
7.2.6	Fertilisation.....	137
7.2.7	Mesure de la croissance.....	137
7.2.8	Récolte.....	138
7.2.9	Mesures des traits racinaires .....	138
7.2.10	Apport de <sup>15</sup> N .....	138
7.2.11	Analyses biochimiques.....	138
7.2.12	Indices de compétition .....	139
7.2.13	Statistiques .....	140
<b>7.3</b>	<b>Résultats .....</b>	<b>140</b>
7.3.1	Caractérisation du stress hydrique (Figure 32) .....	140
7.3.2	Effets des facteurs sans et avec interaction sur la croissance et le développement du chêne sessile (Annexe 6).....	141
7.3.3	Impact des différents facteurs et leurs interactions sur la croissance, l'acquisition et l'allocation du carbone et de l'azote dans les différents compartiments du jeune plant de chêne. ....	141
7.3.4	Ratio biomasse aérienne/biomasse souterraine des jeunes plants de chêne (Figure 33) .....	143
7.3.5	Indices d'interactions biotiques (Figure 34).....	144
7.3.6	Relation entre azote foliaire et carbone racinaire (grosses racines) (Figure 35)....	145
7.3.7	Evolution de la SRL le long du gradient de lumière (Figure 36).....	146
7.3.8	Rapport C/N des racines fines (Figure 37).....	147

<b>7.4</b>	<b>Discussion .....</b>	<b>148</b>
7.4.1	Une zone abiotique « intermédiaire » relativement bien définie le long du gradient. ....	148
7.4.2	Impact des facteurs abiotiques et de leurs interactions sur le système végétal	149
7.4.3	Une zone « intermédiaire » propice à la compétition.....	150
7.4.4	De la facilitation souterraine aux extrémités du gradient de transmittance .....	152
7.4.5	Effet intégratif des interactions à l'échelle de la plante .....	153
<b>7.5</b>	<b>Conclusion .....</b>	<b>153</b>
<b>8</b>	<b>CHAPITRE VIII : Discussion générale et perspectives.....</b>	<b>155</b>
8.1	Originalités de l'étude .....	155
8.2	L'eau, l'azote et la lumière, trois ressources combinées pour lesquelles les plantes interagissent .....	156
8.3	Impact négatif de la compétition sur le compartiment aérien.....	157
8.4	Intensité et importance des interactions biotiques selon les organes des plantes et les ressources considérés .....	157
8.5	La lumière, un impact indirect sur la compétition souterraine ? .....	158
8.6	Le stress hydrique, inhibiteur d'un effet bénéfique de la ressource azotée .....	159
8.7	L'azote, une ressource centrale dont le bénéfice pour le chêne est conditionné par la lumière et l'eau .....	162
8.8	Les traits fonctionnels racinaires, éléments stratégiques dans la captation des ressources du sol .....	162
8.9	Une meilleure installation des racines des plants de chêne pour un fonctionnement global de la plante plus performant .....	164
8.10	Limites écophysiological de la mise en réserve .....	166
8.11	Le chêne facilitateur de ses voisins compétiteurs .....	166
8.12	Quel(s) mécanisme(s) écophysiological pour expliquer cette facilitation ?	169
8.13	Le stade « plant », un stade critique avant un début de différenciation de niche	170
8.14	Quelles perspectives ?.....	171
8.15	Le rôle des mycorhizes reste à déterminer .....	173
<b>9</b>	<b>CHAPITRE IX : conclusion.....</b>	<b>174</b>
<b>10</b>	<b>Références .....</b>	<b>176</b>
<b>11</b>	<b>Annexes .....</b>	<b>213</b>
11.1	Annexe 1(cf : chap 5.4) :.....	213
11.2	Annexe 2 (cf : chap 5.4) :.....	215
11.3	Annexe 3 (cf : chap 5.4) :.....	216



<b>11.4</b>	<b>Annexe 4 (cf : chap 6.4) :</b>	<b>217</b>
<b>11.5</b>	<b>Annexe 5 (cf : 6.4) :</b>	<b>219</b>
<b>11.6</b>	<b>Annexe 6 (cf : chap 7.3) :</b>	<b>221</b>
<b>11.7</b>	<b>Annexe 7 (cf : chap 7.3)</b>	<b>224</b>
11.7.1	Localisation du site de Paray-le Frésil	225
11.7.2	Contexte géologique du site de Paray-le-Frésil (Carte géologique 1/50 000)	226
11.7.3	Description du profil de Paray-le-Frésil	228
11.7.4	BILAN	235
11.7.5	Remarques – Questions en suspens	236

# Liste des figures

Figure 1 : Volumes et nombre de tiges de chênes sessiles (ou rouvre, <i>Quercus petraea</i> ) en France, d'après IGN 2016 .....	3
Figure 2: modèle de l'impact des ressources hydriques, azotées et lumineuses sur la survie des jeunes chênes en compétition avec des herbacés en milieu semi-aride, d'après Davies (1999) .....	13
Figure 3 : Impact des traits sur les ressources environnementales, d'après Casper et Jackson 1997 .....	16
Figure 4 : principales formes d'interactions observables, d'après Michalet (cours M2) .....	19
Figure 5 : Compétition souterraine entre plantes, d'après Casper et Jackson 1997 .....	21
Figure 6: Illustration des notions d'intensité et d'importance de la compétition, l'effet absolu de la compétition est représenté en jaune (intensité) quand l'effet relatif de cette même compétition par rapport à l'effet global (en vert) dans un environnement (importance) est représenté en rouge. Plus l'écart modélisé en rouge est petit, plus la compétition est importante par rapport à des effets extérieurs sur la réponse de la plante, d'après Brooker et al, 2005. ...	25
Figure 7 : Mise en place d'une communauté végétale. Un pool potentiel d'espèces (lettres) dans une région se retrouvent dans un milieu par un moyen de dispersion quelconque mais leur installation pérenne dans un milieu à une échelle plus locale va dépendre à la fois des filtres environnementaux et biotiques. Les interactions biotiques peuvent modifier les conditions du milieu colonisé et de fait influencer et modifier l'action des filtres via des rétroactions positives ou négatives (augmentation/diminution des ressources, modification des interactions biotiques). D'après HilleRisLambers 2012. ....	33
Figure 8 : Illustration de la problématique globale .....	35
Figure 9 : Dispositif expérimental de l'expérimentation, O = chênes, M = Molinie, SSp = pots monospécifiques, MSp = pots bispécifiques, % iPAR = % de PAR (Photosynthetically Active Radiations) atteignant les plants .....	46
Figure 10 : dispositif expérimental en serre sur le rôle de la lumière et de l'azote sur la réponse des plantes à la compétition, répartition des pots et des traitements .....	48
Figure 11 : dispositif expérimental sur l'évaluation du rôle des réserves .....	52
Figure 12 : Relative allocation of dry weight (A), total nitrogen amount (B) and <sup>15</sup> N (C) among shoots, leaves, stems and roots in oak ( <i>Quercus petraea</i> (Matt.) Liebl.) saplings and <i>M. caerulea</i> when oak was single-grown (SSp) or grown with <i>M. caerulea</i> (MSp) under 11% or 55% iPAR. Values are reported as means ± se. ·, *, **, *** correspond to p-value < 0.1, 0.05, 0.01 and 0.001, respectively .....	67
Figure 13 : Photosynthetic light response curves ( $\mu\text{mole CO}_2 \text{ m}^{-2} \text{ s}^{-1}$ ) in oak ( <i>Quercus petraea</i> (Matt.) Liebl.) saplings (A and C) and <i>M. caerulea</i> (B and D) leaves when oak was single-grown (SSp) or grown with <i>M. caerulea</i> (MSp) under 11% or 55% iPAR. Points and lines correspond	

to experimental measurements and fitted equations, respectively (see the Materials & Methods section for further details). Dotted arrows indicate levels of PAR reaching the canopy under 11% or 55% iPAR growing conditions. .... 69

Figure 14 : Relationships between gross assimilation at saturating PAR ( $A_{sat}$ ), apparent quantum yield ( $QY_a$ ), stomatal conductance ( $g_s$ ) and atomic excess  $^{15}N$  (%) in leaves in oak (*Quercus petraea* (Matt.) Liebl.) saplings and *M. caerulea* when oak was single-grown (SSp) or grown with *M. caerulea* (MSp) under 11% or 55% iPAR. Regression equations and coefficients for each species are listed into figures..... 74

Figure 15 : Experimental design of all crossed treatment combinations. Dc = *D. cespitosa*, Qp = *Quercus petraea*, N = nitrogen, n = number of replicates. .... 89

Figure 16 : Aboveground dry weight in sole-grown and mixed-grown oak and *D. cespitosa* under a crossed combination of two levels of light (L59 and L27) and  $N_{soil}$  availability (N89 and N0; see Materials and Methods for further details). Aboveground parts correspond to leaves and stem in oak and shoots in *D. cespitosa*. Values are reported as means  $\pm$  SE (n = 10 for sole-grown (SSp), n = 20 for mixed-grown species (MSp), degree of freedom = 50). For statistical relevance, data were log10-transformed, but for readability, untransformed values are given in the figure. Different letters result from multiple pairwise comparisons (Tukey's HSD test) between each treatment combination at  $p < 0.05$ . .... 96

Figure 17 : Relationship between importance ( $I_{imp}$ ) and intensity ( $I_{int}$ ) of interaction by *D. cespitosa* in oak. Indices were calculated for all crossed light  $\times$   $N_{soil}$  availability combinations based on dry weight in fine (black-filled) and coarse roots (white-filled), stem (light grey-filled) and leaves (dark grey-filled). Values are reported as means (n = 10 for monoculture, n = 20 in mixtures). Regression equations and coefficients for each compartment are listed in the figure. .... 98

Figure 18 : Relationship between importance ( $I_{imp}$ ) and intensity ( $I_{int}$ ) of interaction by oak in *D. cespitosa*. Indices were calculated for all crossed light  $\times$   $N_{soil}$  availability combinations based on dry weight in aboveground (white-filled) and belowground (black-filled) compartments. Values are reported as means (n = 10 for monoculture, n = 19 in mixtures). Regression equations and coefficients for each compartment are listed in the figure. .... 99

Figure 19 : Soil nitrate and ammonium levels ( $kg \cdot ha^{-1}$ ) at harvest in sole-grown oak and *D. cespitosa* or in the mixture under crossed light  $\times$   $N_{soil}$  combinations. Values are reported as means  $\pm$  SE (n = 3 for monoculture, n = 6 in mixtures, degree of freedom = 27). Different letters correspond to statistically significant differences between sole-grown and mixed-grown species at  $p < 0.05$ . Uppercase and lowercase letters refer to ammonium and nitrate data, respectively. .... 100

Figure 20 : Relative allocation of  $^{15}N$  among leaves, stems, coarse roots (CR) and fine roots (FR) in oak seedlings and *D. cespitosa* for aboveground (AG) and belowground (BG) when sole-grown (SSp) or mixed-grown (MSp). Values are reported as means  $\pm$  SE. ;\*,\*\*,\*\*\* correspond to  $p < 0.1, 0.05, 0.01$  and  $0.001$ , respectively; degree of freedom = 27. .... 101

Figure 21 : experimental time line ..... 112

Figure 22 : N pool in woody parts (stem and root system) of oak seedlings. High N amount ( $N_{aH}$ ) corresponds to internal N-pool in oak seedlings after complete senescence in December

2015 and low N amount ( $N_{aL}$ ) is the internal N-pool at bud burst (stage 15, half of leaves completely spread) at the end of March, 2016. PF+ (black filling) corresponds to seedlings which received 90 kg.ha.<sup>-1</sup> during the vegetative season of 2015 and PF- (white filling) had only access to native N into the soil. Values are reported as means  $\pm$  se (n = 20 for  $N_{aH}$ , n = 16 for  $N_{aL}$  per N treatment). Different letters correspond to a statistically significant difference between stock and PF  $\times$  date treatments at  $p < 0.05$ . ..... 113

Figure 23 : Soil Water content between June and September 2016 among pots. Means per day  $\pm$  sd were represented. In blue, SWC W- corresponds to drought treatment (REW<0.4) and in red, SWC W+ corresponds to well-watered pots (REW>0.4). ..... 114

Figure 24 : Predawn leaf water potential ( $\Psi_{pd}$ ) of oak seedling and *D. cespitosa* during the drought period from 1<sup>st</sup> August 2016 to 2<sup>nd</sup> of September 2016 (weeks). Data were collected weekly each Monday and Tuesday to cover all of treatments. Data are shown for the two hydric treatments, W+ (REW>0.4) and W- (REW<0.4), see Materials and Methods for more details. Black bars display oak seedling values and white bars *D. cespitosa* values. Values are reported as means  $\pm$  se (n = 17 for *D. cespitosa*, n = 22 for oaks). Different letters correspond to a statistically significant difference between measurement weeks for each species studied (uppercases for *D. cespitosa* and lower case for oak seedlings) with  $p < 0.05$ . ..... 116

Figure 25 : Water treatment (W) effect in interaction with preliminary fertilization (PF) on oak seedlings maximal assimilation ( $A_{max}$ ). White bars represent PF- (N-unloaded) oak seedlings and black bars PF+ (N-loaded) oak seedlings. Values are reported as means  $\pm$  se (n = 43). Different letters correspond to a statistically significant difference between W  $\times$  PF with  $p < 0.05$ . ..... 120

Figure 26 : *D. cespitosa* density (T) effect in interaction with preliminary fertilization (PF) on oak seedling maximal assimilation ( $A_{max}$ ). White bars represent PF- (N-unloaded) oak seedlings and black bars PF+ (N-loaded) oak seedlings. Values are reported as means  $\pm$  se (n = 43). Different letters correspond to a statistically significant difference between D  $\times$  PF with  $p < 0.05$ . ..... 121

Figure 27 : Density effect (T) in interaction with preliminary fertilization (PF) on *D. cespitosa* maximal assimilation ( $A_{max}$ ). White bars represent PF- (N-unloaded) oak seedlings and black bars PF+ (N-loaded) oak seedlings they grew with. Values are reported as means  $\pm$  se (n = 29). Different letters correspond to a significant difference between D  $\times$  PF with  $p < 0.05$ . ..... 121

Figure 28 : Water treatment (W) effect in interaction with preliminary fertilization (PF) on oak conductance ( $g_s$ ). White bars represent PF- (N-unloaded) oak seedlings and black bars PF+ (N-loaded) oak seedlings. Values are reported as means  $\pm$  se (n = 43). Different letters correspond to a statistically significant difference between W  $\times$  PF with  $p < 0.05$ . ..... 122

Figure 29 : Density (T) effect in interaction with the watering treatment (W) on *D. cespitosa* conductance ( $g_s$ ). White bars represent W- (drought treatment) oak seedlings and black bars W+ (well-watered treatment) oak seedlings *D. cespitosa* grew with. Values are reported as means  $\pm$  se (n = 43). Different letters correspond to a statistically significant difference between W  $\times$  T with  $p < 0.05$ . ..... 123

Figure 30 : <sup>15</sup>N isotopic excess ( $\delta^{15}N$ ) evolution for both species (*D. cespitosa*, white symbols, oak seedlings, dark symbols) among drought period. Values are reported as means  $\pm$  se (n = 18 for *D. cespitosa*, n = 25 for oaks), irrespective to *D. cespitosa* density (T), water (W) and

preliminary fertilization (PF) treatments. Different letters correspond to a statistically significant difference between measurement weeks and species with  $p < 0.05$ . ..... 124

Figure 31 : Variation de la transmittance (% de PAR (Radiations Photosynthétiquement Actives)) en fonction de la position le long du gradient (depuis la position 1 sous la canopée jusqu'à la position 60 au centre de l'éclaircie), données intégratives sur la période juin-septembre 2015. Le  $R^2$  correspond au coefficient de détermination de la régression logistique calculée..... 135

Figure 32 : Teneur en eau moyenne du sol (SWC, %) en fonction de la transmittance pendant la période juin-septembre 2015. Les barres correspondent aux écarts types durant la période concernée..... 137

Figure 33 : Rapport biomasse aérienne/ biomasse souterraine ( $g \cdot g^{-1}$ ) des chênes en fonction de la transmittance le long du gradient. Les ronds blancs correspondent aux chênes ayant grandi sans voisin quand les ronds noirs représentent les valeurs pour les chênes ayant grandi avec voisins. Les régressions en trait plein et en pointillés modélisent l'évolution de ce rapport respectivement pour les chênes avec et sans voisins..... 144

Figure 34 : Indices d'interactions biotiques pour chaque organe, les indices d'importance ( $I_{imp}$ ) sont représentés en fonction des indices d'intensité ( $I_{int}$ ) pour les feuilles, tiges, racines fines, grosses racines et chênes entiers. Les ronds représentent les chênes présents dans la gamme de transmittance [20% ; 40%[, les triangles la gamme [40% ; 60%[ et les carrés la gamme [60% ; 80%[. Les régressions sont de la couleur des organes correspondants. .... 145

Figure 35 : Allocation du carbone aux grosses racines (% de la masse de C totale des chênes) en fonction de la masse d'azote (N) dans les feuilles des chênes (g). Les ronds blancs correspondent aux chênes ayant grandi sans voisin quand les ronds noirs représentent les valeurs pour les chênes ayant grandi avec voisins. Les régressions en trait plein et en pointillés modélisent l'évolution de ce rapport respectivement pour les chênes avec et sans voisins... 146

Figure 36 : Variation de la SRL (Specific Root Length  $m \cdot g^{-1}$ ) en fonction de la transmittance (% de PAR) le long du gradient. .... 147

Figure 37 : Variation du ratio entre la masse de carbone (C) et la masse d'azote (N) dans les racines fines de chêne ( $g \cdot g^{-1}$ ) en fonction de la transmittance (% de PAR). Les ronds noirs correspondent aux plants de chênes ayant reçu un amendement azoté ( $N^+$ ,  $90 kg \cdot ha^{-1}$  en trois fois) et les ronds blancs représentent les chênes n'ayant pas reçu d'amendement ( $N^-$ ). Les régressions modélisées en trait plein et pointillés sont attribuées aux données correspondantes respectivement aux chênes  $N^+$  et  $N^-$ . .... 148

Figure 38 : impact négatif de la sécheresse sur l'utilisation du pool interne de réserves azotées du chêne. Les flèches représentent les effets positifs (vert) et négatifs (rouge). En pointillés sont représentés les effets indirects, en trait plein les effets directs. La sécheresse inhibe la photosynthèse et « annule », le bénéfice métabolique de feuilles de chênes riche en azote et donc potentiellement avec une activité enzymatique importante..... 161

Figure 39 : schéma récapitulatif des interactions entre chêne et poacées. Les flèches représentent les effets positifs (vert) ou négatifs (rouge) sur les différents protagonistes. La flèche en pointillés est un effet indirect. Le cadre bleu représente les conditions pouvant réduire l'impact de la compétition des poacées sur le plant de chêne. .... 169

## Liste des Tables

Table 1 : Dry weight ( $\text{g plant}^{-1}$ ) in sessile oak (*Quercus petraea* (Matt.) Liebl.) and *M. caerulea* when oak saplings were single-grown (SSp) or grown with *M. caerulea* (MSp) under 11% or 55% iPAR. Values are reported as mean  $\pm$  se (number of replicates). ·, \*, \*\*, \*\*\* correspond to p-value < 0.1, 0.05, 0.01 and 0.001, respectively. ns = non-significant. F-value is given in italic and bold between brackets. .... 65

Table 2 : Parameter values derived from photosynthetic light response curves in oak (*Quercus petraea* (Matt.) Liebl.) saplings and *M. caerulea* when oak was single-grown (SSp) or grown with *M. caerulea* (MSp) under 11% or 55% iPAR. See Materials and methods for meaning of abbreviations. Asat ( $\mu\text{mole CO}_2 \text{ m}^{-2} \text{ s}^{-1}$ ), QYa ( $\mu\text{mole CO}_2 \text{ mole photons}^{-1}$ ), LCP ( $\mu\text{mole photons m}^{-2} \text{ s}^{-1}$ ), gs ( $\text{mmole H}_2\text{O m}^{-2} \text{ s}^{-1}$ ),  $\Delta^{13}\text{C}$  (‰). Values are reported as means  $\pm$  se (number of replicates). ·, \*, \*\*, \*\*\* correspond to p-value < 0.1, 0.05, 0.01 and 0.001, respectively. ns = non-significant. F-value is given in italic and bold between brackets. .... 70

Table 3 : N content (% of dry weight) and  $^{15}\text{N}$  amount ( $\mu\text{g plant}^{-1}$ ) in sessile oak (*Quercus petraea* (Matt.) Liebl.) and *M. caerulea* when oak saplings were single-grown (SSp) or grown with *M. caerulea* (MSp) under 11% or 55% iPAR. Values are reported as mean  $\pm$  se (number of replicates). Aboveground parts include stem and leaves in oak and leaves and straw in *M. caerulea*. ·, \*, \*\*, \*\*\* correspond to p-value < 0.1, 0.05, 0.01 and 0.001, respectively. ns = non-significant. F-value is given in italic and bold between brackets. .... 72

Table 4 : Statistical values of model testing simultaneously simple and interaction effects of nitrogen, light and biotic interaction for aboveground biomass for oak seedlings (leaves and stem) and *D. cepsitosa* (shoots). Only p-values from anova test <0.05 were displayed in bold. Df = degree of freedom (num = numerator and den = denominator), n = number of replicates, N= nitrogen, L = light, BI = biotic interaction, DW = Dry Weight, SRL = Specific Root Length. .... 95

## Liste des photos

Photo 1 : parterre de molinie bleue dans une chênaie, site expérimental de Paray-le-Frésil (03) .....	38
Photo 2 : plants de canche cespiteuse en serre entourant de jeunes plants de chêne sessile ....	39
Photo 3 : Etalonnage des sondes réflectométriques avnt leur mise en pot.....	44
Photo 4 : chêne équipé d'un capteur LVDT .....	45
Photo 5 : dispositif avec les palettes ombrées ou non ainsi que les mélanges chêne/canche...	49
Photo 6 : mesures de hauteur des plants.....	50
Photo 7: nettoyage et séparation des différents organes des plants.....	50
Photo 8 : préparation des racines fines de chêne pour la réalisation d'un scan, les traits racinaires (longueur, diamètre moyen, volume et surface) seront calculés grâce au logiciel WhinRhizo®. .....	51
Photo 9: Mesures au Licor 6400 dans la serre (A) et défoliation des arbres à la fin de l'expérimentation (B) .....	53
Photo 10 : Mesures de potentiel hydrique de base de la canche (A) et du chêne (B) .....	54
Photo 11 : dispositif de Paray-le-Frésil, enclos global (A), chêne avec végétation (B), chêne sans végétation (C). .....	55
Photo 12: Photos showing the set-up of oak ( <i>Quercus petraea</i> (Matt.) Liebl.) and <i>M. Caerulea</i> into MSp pot from the beginning (A) to the end (B) of the experiment. ....	60
Photo 13 : pivots de chêne « étouffés » dans la biomasse racinaire de la canche, photos réalisées lors de la récolte 2015 .....	163

# 1 CHAPITRE I : Introduction

## 1.1 La forêt en quelques chiffres

Aujourd'hui la forêt recouvre près de 30% de la surface émergée terrestre, soit 42 millions de km<sup>2</sup> et représente 90% de la biomasse carbonée terrestre (500Gt de carbone) (Bonan, 2008; Korner, 2003a). La forêt tempérée représente quant à elle, près de 20% de la biomasse végétale totale (10% du carbone terrestre) (Bonan, 2008). C'est 16.7 millions d'hectares en France (forêt méditerranéenne incluse), surface en expansion de 0.7% par an depuis 1980 (IGN, 2014). La forêt tempérée caractérisée par un climat plutôt doux, est un formidable réservoir de biodiversité faunistique et floristique (Gilliam, 2007). Elle remplit bon nombre de services écosystémiques, à commencer par son rôle de puit de carbone, de production de biomasse, de maintien des sols et de régulation du climat (Charney et al., 2016). Un homme sur 6 aujourd'hui sur Terre dépendrait de la forêt car son intérêt est aussi économique (Wingfield et al., 2015).

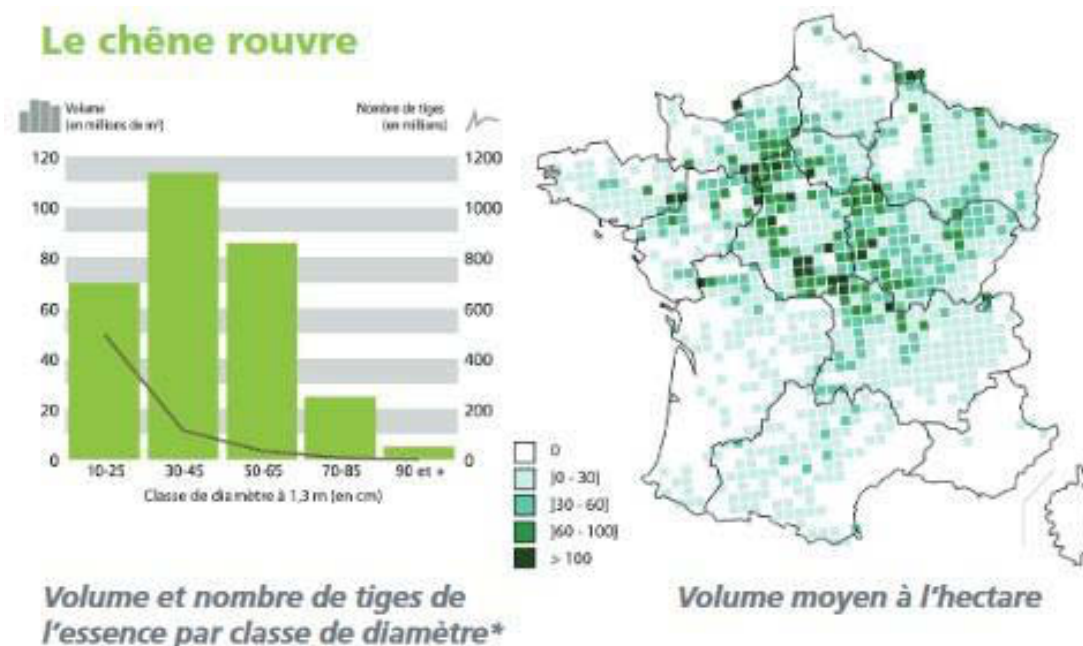
Cet écosystème est cependant en danger au niveau mondial, et bien que sa surface soit en augmentation en France du fait de la déprise agricole (Frochot et al., 2009), il n'en reste pas moins un espace sensible aussi bien nationalement qu'à une échelle plus globale. Les menaces comme le changement climatique et la plus grande vulnérabilité face aux insectes et aux maladies, affaiblissent ces écosystèmes menant à des déséquilibres environnementaux et des bouleversements écologiques (et à une échelle mondiale, la déforestation pour des usages agricoles). Tout biome confondu, nous perdrons chaque année 192 000 km<sup>2</sup> de forêt, l'équivalent de 15.3 milliards d'arbres (Crowther et al., 2015; Gilliam, 2016).

La forêt française est majoritairement constituée de feuillus (67%) dont 42% de ces feuillus sont des chênes (*Quercus robur* (11%), *Quercus petraea* (11%), *Quercus pubescens* (4%)) (IGN, 2016). La chênaie française, qui constitue concrètement notre système d'étude est souvent associée à des parterres de molinies bleues (*Molinia caerulea*) ou de canches cespitueuses (*Deschampsia cespitosa*). Ces deux poacées sont très compétitrices et posent de nombreux problèmes de régénération (Levy, 1996). La progression de la surface forestière



française, que ce soit par recolonisation d'espaces abandonnés ou *via* une demande économique plus forte induit alors une plus forte exploitation suivie d'une reforestation. C'est dans ce contexte que la compétition peut poser problème aux gestionnaires forestiers pour lesquels la régénération doit être la plus efficace et la moins coûteuse possible afin de maintenir une activité pérenne.

Les chênes sessiles, bien que plutôt tolérants à la sécheresse, se retrouvent parfois sur des sols à engorgement temporaire, qui peuvent également s'assécher rapidement. Ils côtoient alors les deux poacées qui se développent bien plus rapidement que les jeunes plants de chêne et mettent en péril les opérations de régénération. Les caractéristiques du chêne sessile en font un bon candidat vis-à-vis des conditions abiotiques à venir et son intérêt économique est important, d'où l'intérêt de réussir les plantations (Figure 1). De plus, l'application de différents intrants, pesticides est de plus en plus réduite du fait de leur impact néfaste sur le milieu. Il est donc primordial de comprendre de manière plus précise comment les différents acteurs d'une chênaie tempérée interagissent afin d'optimiser ces processus pour augmenter les chances de réussite de la régénération.



*Figure 1 : Volumes et nombre de tiges de chênes sessiles (ou rouvre, Quercus petraea) en France, d'après IGN 2016*

## 1.2 Prise de conscience d'un changement de pratique nécessaire pour des méthodes plus durables

Les politiques publiques ainsi que les pratiques forestières tentent de s'adapter en se tournant vers des pratiques à moins fort impact environnemental. L'usage des produits phytosanitaires (pesticides, herbicides, fongicides,...) se réduit considérablement. Les services écosystémiques de la forêt sont de plus en plus valorisés, visant à encourager la plantation d'arbres. Néanmoins, de nouvelles pratiques comme la fauche, le paillage, la régénération sous couvert et l'apport d'auxiliaires ne sont pas encore aussi performants que souhaités (Frochot et al., 2009; Provendier and Balandier, 2004; Wingfield et al., 2015). La régénération, qu'elle soit naturelle ou accompagnée par l'Homme, montre alors parfois de faibles résultats.

## 1.3 Compétition poacées/plant d'arbre, un phénomène commun

L'une des principales causes des échecs de régénération forestière correspond au partage nécessaire des ressources entre toutes les parties prenantes de l'écosystème. Bien que la faune ait un rôle non négligeable dans le fonctionnement de l'écosystème (Laurent et al., 2017), nous nous intéresserons dans ce travail, uniquement à la communauté végétale. La diversité des espèces et leur abondance engendrent des besoins, qui tant qualitativement que quantitativement, peuvent être amenés à se confondre et à entraîner un partage forcé. Ceci peut s'avérer problématique pour de jeunes plants d'arbres dont les besoins sont conséquents et qui sont peu protégés face à une éventuelle concurrence végétale (compétition). Cette compétition, qui correspond à un effet négatif d'une plante A sur la croissance et/ou le développement d'une plante B (Brooker et al., 2005; Welden and Slauson, 1986) est un phénomène récurrent dans les forêts et problématique pour la régénération.

De nombreuses herbacées du sous-bois comme les poacées sont d'excellentes compétitrices, possédant des capacités de captation de ressources et de croissance très rapides, contrairement aux jeunes arbres peu développés et à la croissance plus lente. Cette compétition

a été démontrée dans de nombreuses études mais pose cependant toujours problème dans le cadre des forêts anthropisées comme des forêts naturelles (Nambiar and Sands, 1993).

## 1.4 Contexte de changements globaux

Le problème se complexifie face au changement global auquel nous devons faire face depuis le début de l'ère industrielle. La température terrestre ne cesse d'augmenter, tout comme la teneur en gaz à effet de serre dans l'atmosphère qui entraîne des changements climatiques globaux. L'occurrence et l'intensité d'événements climatiques extrêmes sont amenées à augmenter comme par exemple les sécheresses. La carence hydrique peut avoir des conséquences considérables sur le développement des jeunes arbres. Ajouté à cela une production considérable de polluants azotés dans l'atmosphère, qui bien que relativement stables depuis quelques années (Galloway et al., 2004), ont augmenté entre 3 et 5 fois le siècle dernier et pourraient être multipliés par 2.5 d'ici la fin du XXI<sup>ème</sup> siècle par rapport à l'ère préindustrielle (Li et al., 2015). Certaines simulations prédisent que 31% à 41% du territoire européen pourraient subir des modifications de végétation d'ici 2085. Les forêts boréales du Nord de l'Europe remonteraient encore plus au nord remplaçant peu à peu la toundra.

Dans les forêts tempérées, les forêts thermophiles mixtes coloniseraient également des zones plus septentrionales que celles occupées actuellement (Hickler et al., 2012). Enfin, le développement considérable de la filière bois (bois énergie, construction,...) accroît les volumes de coupe et conduit à une augmentation de la lumière dans le sous-bois. Cette luminosité, moteur de la photosynthèse et donc de l'autotrophie des plantes chlorophylliennes, a un impact positif sur le développement de la strate herbacée forestière qui était jusqu'alors contrainte par l'ombrage de la canopée arborée.

## 1.5 Problématique de la multiplicité des facteurs

La compétition des plants d'arbre vs herbacées en forêt tempérée est un phénomène classique, bien connu. Néanmoins la réponse des plantes face aux différentes combinaisons entre les différents niveaux de disponibilité des ressources reste encore mal comprise à l'aune de la multiplicité des facteurs agissant sur le système végétal. L'effet sur les interactions biotiques est également sujet à de nombreux débats (Craine, 2005). La plupart des études ne portent en général que sur un ou deux facteurs, durant plusieurs saisons de végétations mais peu

se sont intéressées à l'impact de trois facteurs primordiaux que sont l'eau, la lumière et l'azote minéral. De plus, l'effet de cette compétition à très court terme nécessite encore de plus amples investigations, le stade juvénile étant une phase critique de l'établissement des jeunes arbres dans un écosystème. Enfin, dans un objectif de prévision et de proposition de plan de gestion de la régénération des forêts, il convient de comprendre comment la modification croisée de l'ensemble de ces facteurs, abiotiques (azote, eau et lumière) comme biotiques (compétition avec des poacées) au sein d'une communauté, influence cette compétition. C'est tout l'objet de ce travail de thèse.

## 1.6 Problématique et objectifs de la thèse

L'objectif de cette thèse est de comprendre la réponse de jeunes plants de chênes sessiles (*Quercus petraea*) en compétition soit avec de la molinie bleue (*Molinia caerulea*) soit avec de la canche cespiteuse (*Deschampsia cespitosa*) dans un contexte de modification de la disponibilité des ressources. En effet, dans le contexte dépeint précédemment, il apparaît que la forêt représente un fort enjeu économique et sociétal qu'il convient de gérer, de protéger au mieux afin de la rendre moins vulnérable au changement climatique tout en utilisant des méthodes durables. Dans ce travail nous nous sommes donc attachés à comprendre les réponses des plantes face à différents niveaux croisés de ressources (eau, lumière et azote) et surtout si ces différentes réponses induisent des modifications dans leur réponses face aux interactions biotiques. En comprenant comment l'effet croisé de la disponibilité des ressources et des interactions biotiques pouvaient modifier les impacts sur la coexistence de ces espèces, nous espérons pouvoir dessiner de nouvelles pistes d'études privilégiant la mise en valeur des interactions biotiques et abiotiques au sein d'une communauté végétale pour promouvoir une régénération forestière basée sur des processus écologiques et écophysologiques.

Nous avons étudié différentes combinaisons de disponibilité de ressources afin d'obtenir une réponse plus proche des réalités de terrain, l'ensemble des ressources étant en constante évolution et leurs interactions peu étudiées. Nous avons discuté également des différentes théories écologiques afin de comprendre de manière plus globale comment les résultats obtenus peuvent s'insérer dans la compréhension des processus de coexistence des espèces. Le rôle des interactions biotiques et abiotiques est alors discuté comme potentiel levier permettant d'optimiser la croissance des jeunes plants de chêne. Nos installations expérimentales ne proposent pas de gradient assez large pour permettre une comparaison raisonnable ces théories,

néanmoins elles ont autorisé la mise en place de contrastes forts afin d'évaluer les réponses en croissance et en fonctionnement des deux groupes végétaux.

Nous avons souhaité également comprendre les mécanismes écophysologiques sous-jacents, c'est pourquoi nous nous sommes également intéressés au rôle du stock azoté, de l'absorption racinaire et de la photosynthèse. Si l'aspect fondamental de ces travaux de recherche est indéniable, nos travaux se sont placés dans un contexte de replantation et de régénérations forestières. Nous avons utilisé des plants d'un an issus de pépinière et les différentes conclusions de ces études peuvent amener des pistes de réflexions quant à l'amélioration des méthodes de régénération.

## 2 CHAPITRE II : Etat de l'art

### 2.1 Effets des facteurs abiotiques sur les végétaux

Nous avons fait le choix de nous intéresser à trois ressources différentes : la lumière, l'azote et l'eau. Le prélèvement de tige de plus en plus important en forêt produit de plus en plus d'éclaircies dans le sous-bois, ce qui peut amener à améliorer la performance des herbacées. L'azote est également un élément dont la disponibilité est modifiée car il se dépose, du fait notamment de la pollution aérienne, sur les milieux. De fait, un amendement passif peut avoir lieu dans les forêts. Enfin, les changements climatiques vont conduire à de plus en plus de sécheresses, l'eau est donc amenée à se raréfier.

Ces trois ressources sont indispensables au fonctionnement de la plante mais l'impact combiné d'une modification de disponibilité de chacune sur les réponses des plants de chênes et des herbacées sont encore peu connues.

#### 2.1.1 La lumière

La lumière est un des principaux facteurs de la compétition interspécifique des plantes en forêt. De nombreuses études ont montré l'effet positif de la lumière sur la croissance des jeunes plants d'arbres (Löf et al., 2007; Welander and Ottosson, 1998), lié à une meilleure photosynthèse (Rodriguez-Calcerrada et al., 2008). La gamme de PAR (Photosynthetic Active Radiation) nécessaire à de jeunes chênes pédonculés (*Quercus robur*) en sous-bois, a été estimée entre 30% et 50% alors qu'il n'est pas rare d'observer des valeurs inférieures à 10% dans les sous-bois des forêts tempérées (Jensen et al., 2012). La contrainte est donc forte et la régénération pratiquement impossible.

Une des techniques mise en pratique est la création de grandes éclaircies dites d'ensemencement afin d'augmenter l'accès à la lumière pour les jeunes plants. Cependant, les résultats peuvent parfois être différents de ceux théoriquement prévus. C'est pourquoi la prise en compte d'autres facteurs et leurs interactions avec la lumière sont donc nécessaires (Kern et

al., 2016). Le couvert de la strate herbacée dépend également directement de la quantité de lumière perçue. De fait, l'ouverture d'un peuplement profite aux plantes du sous-bois dont les taux de croissance sont supérieures aux jeunes ligneux (Löf et al., 1998).

Des études ont donc démontré l'intérêt d'une luminosité « médiane » afin de permettre la régénération sans trop favoriser le sous-bois. Certaines espèces herbacées ne sont pas faciles à contrôler sans aide technique ou chimique comme la fougère aigle (*Pteridium aquilinum*) quand d'autres en revanche ne montrent un maximum de performance qu'à partir d'un certain niveau de lumière comme la molinie bleue et la callune (*Calluna vulgaris*) (Gaudio et al., 2011a). Maintenir un certain ombrage (20% PAR) permettrait au pin sylvestre (*Pinus sylvestris*) de se développer grâce à des performances du sous-bois sub-optimales. Il est donc envisageable de rencontrer le même effet en considérant notre étude sur le chêne sessile. En effet, différentes études ont déjà souligné le rôle des éclaircies, de la disponibilité en lumière sur la croissance des plants de chêne : des éclaircies modérées (jusqu'à 500m<sup>2</sup>) seraient nécessaires à la bonne croissance des plants tout en limitant la croissance des espèces du sous-bois. Les expérimentations réalisées au cours de ce travail ont amené à étudier des valeurs correspondantes à de fortes éclaircies (PAR>50%) face à des éclaircies modérées (PAR autour de 20%) pour évaluer le rôle des facteurs azote, eau et interactions biotiques (voir chapitre 5 et chapitre 7).

### 2.1.2 L'azote, ingrédient de la photosynthèse essentiel au développement des plantes

La croissance et la photosynthèse sont assujetties à l'apport en N dans la plante. C'est un élément essentiel de la machinerie métabolique végétale notamment via sa présence dans la Rubisco, enzyme centrale de la photosynthèse. Des expériences dans lesquelles des amendements azotés sont apportés, montrent une meilleure croissance et une meilleure production de biomasse par rapport à des environnements non fertilisés pour le chêne sessile (Berger and Glatzel, 2001; Harmer, 1989) comme pour les conifères (Hangs et al., 2002). Certaines espèces restent malgré tout sensibles à un apport trop important d'azote, comme le chêne rouge d'Amérique (BassiriRad et al., 2015). Cela dépend d'autres facteurs dans des milieux plus contraignants, comme la savane ou sous des climats méditerranéens, où l'augmentation de l'azote foliaire n'entraîne pas forcément des améliorations des paramètres

photosynthétiques (Perez et al., 2007; Pivovarov et al., 2016). Cela pourrait également être le cas en milieu tempéré où les conditions environnementales varient également de plus en plus. L'étude de l'interaction avec d'autres facteurs affinerait notre compréhension quant au rôle de l'azote. En moyenne il a été montré qu'une forêt de chêne nécessite un apport azoté de  $92 \text{ kg} \cdot \text{ha}^{-1} \cdot \text{an}^{-1}$  (Schmidt et al., 2015). Nous avons utilisé, dans les expérimentations testant l'effet de la fertilisation, des valeurs similaires d'apport d'azote. Concernant le comportement des poacées, des études ont montré la croissance linéaire de la molinie le long d'un gradient de fertilisation allant de  $5 \text{ kg} \cdot \text{ha}^{-1}$  à  $200 \text{ kg} \cdot \text{ha}^{-1}$ . Cette espèce ne semble donc toujours en capacité d'acquérir et d'assimiler cette ressource, même à des taux d'approvisionnement très fort. Le jeu des interactions avec d'autres facteurs pourrait permettre d'atténuer cette captation très importante. Très peu de données sont disponibles quant à la capacité de captation de l'azote pour la canche cespiteuse, certaines études soulignent son caractère compétitif sans toutefois quantifier réellement ces performances.

Toutefois, l'amendement azoté pour favoriser la croissance des plants d'arbre, qu'il soit passif (*via* un dépôt aérien) ou actif (apport humain volontaire) semble vain si la compétition avec les herbacées n'est pas maîtrisée. Les plantes du sous-bois tirent parti bien plus facilement et rapidement de cet apport en nutriment, sans que les jeunes plants d'arbres n'aient le temps ou la capacité de le capter (Coll et al., 2004; Nambiar and Sands, 1993). Les expériences réalisées avec de l'azote marqué montrent le partage inéquitable de cette ressource entre les deux groupes végétaux.

La très forte croissance des espèces du sous-bois leur permet de capter massivement l'azote à disposition, comme cela a été démontré avec les ronces (Fotelli et al., 2002). Les préférences pour les différentes sources d'azote peuvent varier selon les plantes considérées. Cela dépend des tolérances de chaque plante face à la toxicité potentielle d'une forte concentration en ammonium ( $\text{NH}_4^+$ ) ou nitrate ( $\text{NO}_3^-$ ) (Wang and liu, 2014), les capacités de transport des membranes des tissus.

Le stock des différents pools et leur disponibilité dépend donc d'une large gamme de facteurs physiologiques et environnementaux (Britto and Kronzucker, 2013). Il a été démontré une certaine préférence des conifères par exemple pour le  $\text{NH}_4^+$  par rapport au  $\text{NO}_3^-$ , préféré par les compétitrices, autorisant une certaine complémentarité. Néanmoins, il s'avère que le taux d'acquisition maximal et le coefficient d'affinité soient malgré tout plus faibles, pour les



deux sources d'azote d'inorganique chez les plants d'arbre que chez les plantes compétitrices (Hangs et al., 2003).

### 2.1.3 L'eau, un facteur clé dans les processus écophysologiques végétaux

Trois principaux mécanismes, associés au stress hydrique, ont été identifiés comme pouvant amener à la mort de l'arbre : la cavitation, la carence en carbone du fait de la fermeture stomatique et les attaques d'insectes profitant d'arbres plus vulnérables (Klein, 2015). De nombreuses études démontrent l'effet néfaste du manque d'eau où la productivité et la croissance des arbres diminuent (Friedrich et al., 2012; Silvertown et al., 2015) tout comme certains processus écophysologiques comme l'assimilation carbonée (conduisant à la réduction d'acquisition du C) et la conductance stomatique (Epron et al., 1992; Prechsl et al., 2015; Siam et al., 2009). La rémanence d'une sécheresse peut atteindre plusieurs semaines (Lecoeur, 2007) et être amplifiée par de la compétition : la croissance du hêtre est par exemple plus faible en présence de voisins herbacés que sans, l'accès à la ressource hydrique étant plus limité (Coll et al., 2003).

Différentes études ont déterminé des valeurs de potentiel hydrique de base pour le chêne, déterminant des valeurs en deçà desquelles la croissance de ce dernier est ralentie voire stoppée. Ces valeurs sont plus faibles pour le chêne sessile que pour le pédonculé par exemple. Concernant les poacées, des études relativement anciennes montrent des capacités de résistance et de résilience à la sécheresse mais les données quantitatives sont rares concernant leur seuil de tolérance. Le chêne étant notre principale espèce d'intérêt, des valeurs de potentiel hydrique de base proches de celles communément reportées dans la littérature ont été visées afin d'induire un stress hydriques entraînant une réponse physiologique des arbres à minima (*cf.* chapitre 3 et chapitre 6).

Les paramètres photosynthétiques peuvent aussi être réduits à cause de la compétition herbacée (Hommel et al., 2016). Les poacées sont également de grosses consommatrices d'eau notamment en période de forte croissance où la demande est importante (Nambiar and Sands, 1993). L'assèchement devient alors problématique pour les jeunes plants d'arbres, contraints de moduler leurs échanges gazeux. Une plus faible conductance stomatique, une assimilation réduite sont des conséquences néfastes incombant parfois à la présence de voisins. Certaines

études témoignent néanmoins d'un effet bénéfique d'un couvert herbacé, permettant de maintenir une certaine humidité au sol en limitant l'évapotranspiration, par exemple le genêt (*Cytisus scoparius*) (Dubbert et al., 2014; Provendier and Balandier, 2008). Selon les espèces considérées, maintenir un couvert au niveau du sol peut limiter l'évapotranspiration. L'eau est alors plus disponible comparé à un sol nu. Une grande diversité spécifique du couvert donnerait de meilleurs résultats qu'un couvert monospécifique, du fait des différences fonctionnelles de chaque espèce (Frochot et al., 2009; Provendier and Balandier, 2004).

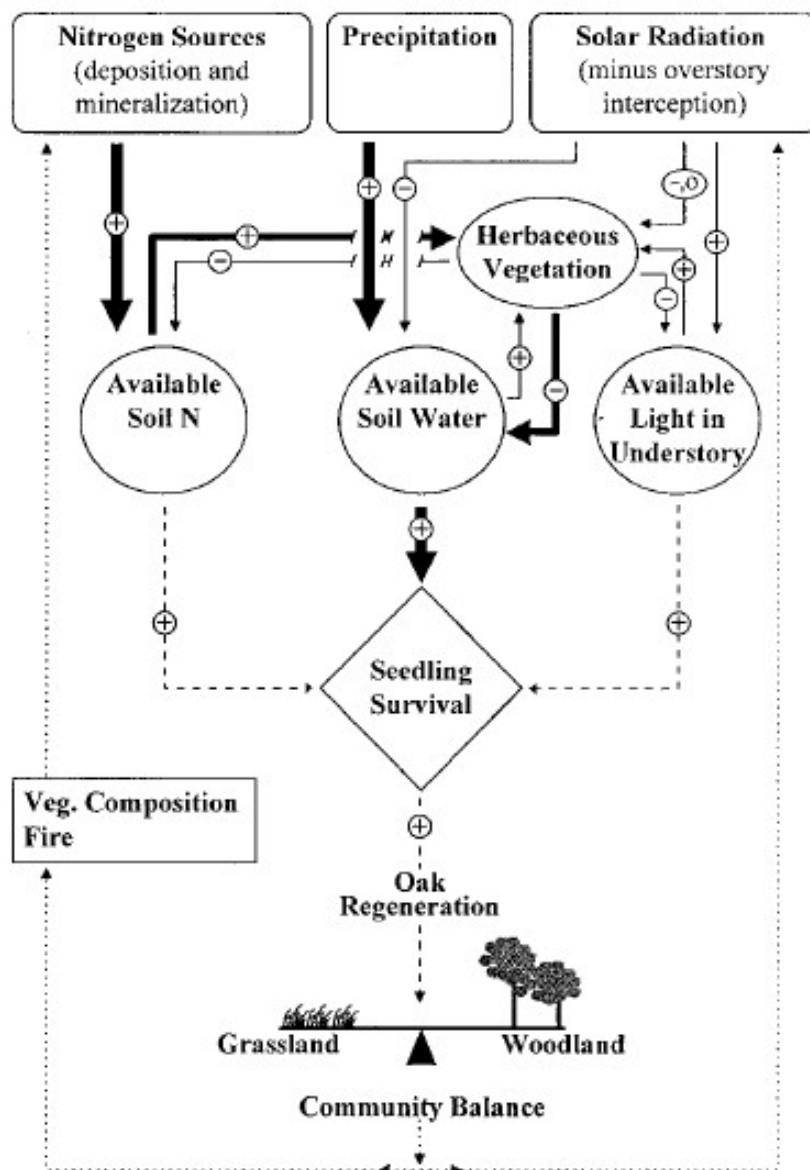
## 2.2 Dépendance de la disponibilité des ressources à leurs interactions et réponses émergentes des plantes

Les plantes doivent faire face à la variation de plusieurs facteurs abiotiques en même temps. Les effets délétères d'un facteur peuvent avoir des conséquences sur un autre facteur, positivement ou négativement.

La sécheresse associée à une forte fertilité conduit à l'augmentation de la teneur en azote des tissus sans forcément engendrer de croissance (Friedrich et al., 2012). Ce phénomène est dû à un impact négatif de la carence hydrique sur la conductance stomatique (fermeture des stomates) conduisant à un enrichissement des tissus en azote. La production de biomasse diminue, tout en maintenant une certaine quantité d'azote, qui se retrouve alors concentrée dans les tissus. Toutefois la diminution de la teneur en eau du sol peut aussi diminuer la mobilité de certains éléments minéraux comme l'ammonium ( $\text{NH}_4^+$ ) et le nitrate ( $\text{NO}_3^-$ ). Cet azote inorganique peut alors se trouver immobilisé dans le sol, bloquant tout apport vers la plante qui ne peut le puiser que dans la solution du sol (Giehl and von Wiren, 2014; He and Dijkstra, 2014).

Le facteur lumière n'a pas le même impact sur la concentration des pigments foliaires dans un environnement enrichi en azote que dans un environnement plutôt pauvre. Cet effet a été démontré sous climat méditerranéen avec deux espèces de chênes (*Quercus ilex* et *Quercus coccifera*) : le rapport caroténoïdes/chlorophylle par exemple, est plus important dans des environnements bien éclairés mais pauvres en N ou bien à l'ombre mais riche en N, que dans des environnements où les deux variables sont limitantes ou au contraire abondantes (Valladares et al., 2000).

Davis et ses collaborateurs (1999) ont mené une expérimentation en milieu semi-aride, en manipulant simultanément les facteurs eau/lumière/azote. Ils ont démontré d'une part que l'abondance de ressources profite d'abord aux herbacées, et d'autre part l'impact négatif de ces dernières sur le pool de ressources. Rejoignant l'étude de Gaudio et ses collaborateurs (2008), l'ombrage atténue la force de la compétition exercée par les herbacées sur de jeunes chênes (*Quercus macrocarpa* et *Quercus ellipsoidalis*) (Davis et al., 1999). Il propose alors un modèle impliquant l'ensemble des ressources et leurs effets sur l'interaction chênes/herbacées (Figure 2).



**Figure 2: modèle de l'impact des ressources hydriques, azotées et lumineuses sur la survie des jeunes chênes en compétition avec des herbacés en milieu semi-aride, d'après Davies (1999)**

Cette étude est l'une des rares manipulant 3 facteurs abiotiques afin de comprendre la réponse des plantes en compétition face à divers gradients de ressource. D'un point de vue fonctionnel, elle met en évidence une plus faible photosynthèse de *Quercus macrocarpa* et *Quercus ellipsoidalis* en présence de poacées, effet atténué à l'ombre, ce qui diminue la compétition. Néanmoins, les mécanismes écophysologiques affectés par la modification de disponibilité des ressources souterraines n'ont pas pu être mis en évidence. De plus, on peut également se demander si ce modèle est vérifié dans d'autres milieux tels que les forêts tempérées par exemple. L'impact de cette compétition face à une large gamme de facteur est primordial pour comprendre à la fois la réponse des plantes mais aussi l'impact que le système biotique aura sur les ressources. Le système est alors amené à constamment évoluer. Ne prendre en compte qu'un seul ou deux facteurs peut ainsi amener à des conclusions biaisées par rapport à la réponse réelle (Brooker, 2006).

La diversité spécifique mais aussi les multiples gradients de ressources ressentis à l'échelle de l'habitat voire du micro-habitat (Farley and Fitter, 1999) rendent l'étude de la coexistence des espèces très complexe. Peu d'études prennent en compte de multiples facteurs et bien souvent, ils sont au maximum étudiés par paire ce qui reste insuffisant pour comprendre la complexité des interactions d'une communauté (Kraft et al., 2015; Lavorel and Garnier, 2002). Les interactions biotiques mais aussi abiotiques évoluent de concert, s'influençant mutuellement et menant à des équilibres dynamiques pouvant conduire à des effets parfois inattendus aux regards des réponses aux facteurs étudiés séparément. Bien souvent ces facteurs ne sont pas additifs comme le souligne, entre autre, Lisa Laurent dans sa thèse (Laurent, 2016; Weigelt et al., 2007).

Si la présence de ressources est une condition *sine qua non* à l'établissement des plantes, chaque espèce dispose de différents besoins et de différents moyens pour les capter. Ces caractéristiques propres à chaque espèce permettent de comprendre quels sont les moyens morphologiques, physiologiques dont disposent les végétaux étudiés. La plasticité phénotypique, ou la capacité des plantes pour un même génotype, à modifier les caractéristiques morphologiques des différents organes en fonction des différents stress, peut apporter un avantage compétitif dans certains cas de compétition (Reich et al., 2003). La coexistence des

espèces, les interactions biotiques sont donc fonction de l'évolution de ces caractères. La modification de la disponibilité en ressource peut également engendrer des modifications morphologiques et physiologiques. Cependant, très peu d'études ont étudié ces traits en fonction de stress multiples pouvant conduire à des compromis d'optimisation de ces traits.

## 2.3 Les traits d'acquisition des ressources : des caractères morphologiques et physiologiques adaptés à des conditions données

### 2.3.1 Traits fonctionnels et captation des ressources

L'acquisition des ressources est primordiale. Chaque espèce possède des attributs morphologiques, fonctionnels, lui permettant d'acquérir des ressources pour sa survie et son développement. Si les espèces ont leurs caractères propres, certaines peuvent être regroupées, car elles présentent les mêmes adaptations pour l'acquisition des ressources. On parle alors de traits. Ils permettent de regrouper les espèces ayant les mêmes attributs reliés à une même ressource. Cette démarche est commune en écologie des communautés. La notion de trait a d'abord été évoquée par Darwin, comme un proxy de la performance d'un organisme. La définition trop floue a donné lieu à diverses incompréhensions, c'est pourquoi nous nous appuyerons sur une définition plus précise d'un trait comme « un caractère morphologique, physiologique ou phénologique mesurable à l'échelle d'un individu sans référence à un environnement quelconque ou à une autre échelle d'étude » (Reich et al., 2003; Violle et al., 2007). Les valeurs de traits mesurées sont à interpréter à l'aune de l'environnement considéré. Violle et ses collègues distinguent également les traits fonctionnels ; ces traits ont un impact indirect sur la fitness des plantes (capacité évolutive à se développer et à s'adapter, mesurée *via* leur survie, reproduction et croissance). On définit alors des groupes fonctionnels d'espèces (Lavorel et al., 1997).

L'ensemble de ces traits peut déterminer des stratégies (Lavorel et al., 1997) d'utilisation des ressources dans un environnement donné. Les poacées, très présentes dans le sous-bois, présentent des traits d'acquisition des ressources souterraines très performants : grande longueur racinaire, forte densité, diamètre faible, forte SRL (Specific Root Length, calculée

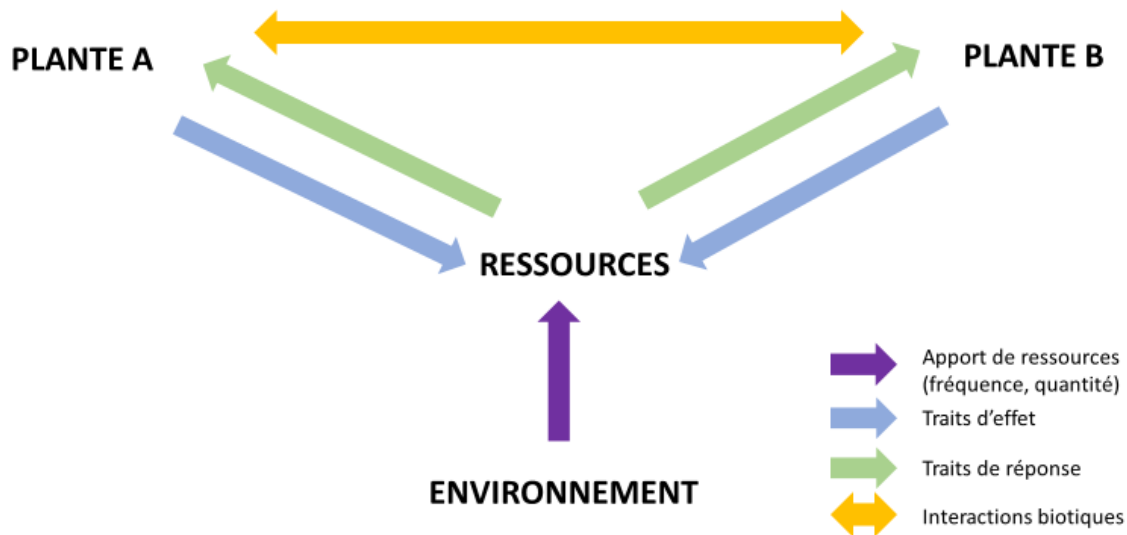
comme le ratio entre la longueur racinaire en mètre et la biomasse sèche des racines en gramme), ce qui leur confère un avantage compétitif fort par rapport aux arbres dont les valeurs de ces traits sont beaucoup plus faibles, du fait d'une croissance moins rapide (Freschet et al., 2017; Picon-Cochard et al., 2006). Bien entendu, on retrouve des traits associés à chaque ressource considérée mais ils peuvent parfois avoir un impact sur plusieurs ressources.

### 2.3.2 Effets et réponses des traits à la modification de la disponibilité des ressources et de leurs interactions

Les interactions entre les facteurs biotiques et abiotiques entraînent des rétroactions sur le pool de ressources. En puisant dans le stock de ressources, celui-ci s'appauvrit mais engendre une augmentation de biomasse. Cette biomasse doit être entretenue et les besoins en ressources augmentent en conséquence. La déplétion du pool de ressource du sol est alors accrue. C'est l'état à l'instant  $t$  du stock de ressource qui peut alors déterminer l'évolution du développement des plantes, en fonction des prélèvements et amendements précédents. L'environnement comme les individus peuvent amender ou au contraire appauvrir les ressources et réagir à l'apport ou à la déplétion engendré(e). De fait, les traits des individus doivent permettre de s'adapter en toutes circonstances à la disponibilité des ressources.

On distingue pour cela deux types de trait, les traits d'effet et les traits de réponse (**Erreur ! Source du renvoi introuvable.**). Les traits d'effet vont permettre aux individus d'avoir un effet direct sur le pool de ressource avec une incidence significative. La forte biomasse racinaire des poacées, par exemple, diminue drastiquement la présence de nutriments dans le sol (Coll et al., 2004; Collet et al., 2006).

Les traits de réponse, en revanche, vont réagir à un changement de disponibilité des ressources afin de s'acclimater à un stress. Certaines études montrent, entre autres que la SLA (Specific Leaf Area), soit le ratio entre la surface foliaire en  $m^2$  et la masse en kg (Cornelissen et al., 2003) augmente quand la disponibilité en lumière diminue ; ceci peut être dû à une augmentation de la surface foliaire, augmentant la surface de captation (Curt et al., 2005; Siebenkäs et al., 2016; Van Hees, 1997). Ce même trait peut également réagir à un stress hydrique, cette fois ci en diminuant sa valeur, limitant ainsi la surface d'échange et donc la transpiration foliaire (Anderegg and HilleRisLambers, 2016; Van Hees, 1997).



*Figure 3 : Impact des traits sur les ressources environnementales, d'après Casper et Jackson 1997*

## 2.4 Les stratégies de développement face à la variation de la disponibilité des ressources

### 2.4.1 Différents comportements végétaux face aux contraintes environnementales

L'ensemble des traits d'une plante va lui permettre de définir une stratégie face à une carence, ou au contraire face à une forte disponibilité, pour une ressource donnée. On distingue par exemple les plantes sciaphiles des plantes héliophiles par rapport à la disponibilité en lumière. Les plantes sciaphiles auront de meilleures capacités à maximiser l'utilisation de l'énergie lumineuse en limitant la dissipation et minimiseront l'usage des ressources avec des tissus plus conservatifs (faible teneur en N, plus fortes valeurs de SLA) (Reich et al., 2003).

On distingue concernant le stress hydrique des plantes avec des stratégies dites :

- d'échappement, (elles ont en général une durée de vie très courte, pendant la saison humide, et passent la majeure partie de leur cycle de vie à l'état de graine),

- d'évitement (les tissus sont sensibles à la dessiccation, la plante ralentit voire stoppe sa croissance),
- de tolérance (les tissus supportent le dessèchement et continuent de croître malgré le manque d'eau) (Ludlow, 1989).

Enfin, deux grandes stratégies sont observées pour faire face aux besoins en minéraux, la stratégie dite de consommation (foraging) et la stratégie de conservation. La première concerne les espèces capables de prospecter efficacement des zones d'abondance de ressources. Elles pallient la carence en développant certains traits racinaires ou aériens capables d'explorer et d'atteindre de nouvelles sources de ressources (Bazzaz, 1991; de Kroon and Mommer, 2006; Hodge, 2004). En revanche, les espèces à stratégie de conservation, dont font partie de nombreux ligneux, sont caractérisées par une faible utilisation des ressources, conservées dans des organes/organites de stockage. Elles seront utilisées quand les conditions redeviendront favorables à la croissance (Cuesta et al., 2010; Guillemot et al., 2014; Sanchez-Gomez et al., 2006).

Grime est l'un des premiers à proposer un modèle construit sur les capacités des plantes à faire face aux conditions environnementales sans référence à une ressource en particulier (Grime, 1974). Il propose le modèle C-S-R classifiant les espèces en Compétitrice, tolérantes au Stress et Rudérales. Cette classification tient compte d'une forte capacité à capter et à utiliser les ressources (C), à limiter leur développement et à conserver les ressources dans des environnements pauvres (S) ou alors à réduire leur durée de vie en privilégiant la production de graines afin de faire face à de fortes perturbations (R). Cela amène à distinguer les notions de stress et de perturbation.

#### 2.4.2 Stress et perturbations, des notions qui font débat

Un stress est défini comme l'impact négatif d'un facteur sur la performance d'une plante (diminution de croissance, de biomasse) alors que la perturbation agit sur l'intégrité physique d'une plante *via* l'effet d'un facteur (Grime, 1977). C'est en tout cas la définition qui semble la plus consensuelle. La notion de « stress » a fait naître quelques débats notamment initiés à la suite d'une publication remettant en cause cette notion (Korner, 2003b). Korner stipule qu'une plante stressée dans un environnement, est une plante non adaptée à son environnement. Par



conséquent, à l'état naturel, les plantes en présence ne peuvent pas être stressées, car « sélectionnées » par les conditions abiotiques. La notion de stress ne serait alors applicable que sur des systèmes anthropisés comme l'agriculture ou les expérimentations scientifiques.

Néanmoins, l'état de stress ne s'établit qu'en relatif par rapport à un état du milieu, il est donc temporaire. Les plantes peuvent le surmonter si celui-ci a une durée et une intensité limitées. Les traits fonctionnels sont alors acteurs dans la réponse des plantes et vont déterminer les chances de survie face à un stress donné, en compétition avec d'autres espèces. Cependant, vouloir expliquer la coexistence des espèces seulement grâce à leur réaction face au stress c'est faire abstraction de la multiplicité des facteurs agissant sur une communauté : les interactions biotiques, les perturbations et la dispersion des graines sont des éléments pouvant également déterminer la coexistence des espèces (Lortie et al., 2004). L'échelle d'étude est également importante : si un individu peut être stressé et limité en croissance, ce n'est pas le cas de la communauté qui par le jeu des différents processus influençant le développement de la diversité végétale va évoluer aux grés des évolutions environnementales (Lortie et al., 2004).

Nous adopterons dans ce travail la définition de Grime qui permet une distinction observable, mesurable du stress à l'échelle de l'individu et qui peut être explicité *via* différentes approches écologiques (interactions biotiques, abiotiques, traits fonctionnels, stratégies végétales) et écophysiological (photosynthèse, acquisition de ressource,...). Nous pourrions appliquer les mêmes commentaires à propos des perturbations comme l'herbivorie, les pathogènes, une tempête : si les traits fonctionnels des plantes permettent une récupération voire même une certaine résilience malgré la compétition, le filtre « perturbation » ne devrait pas entraver la coexistence des espèces dans un milieu.

## 2.5 Les relations biotiques : compétition, complémentarité, facilitation

Les différentes interactions biotiques sont un des facteurs régissant la coexistence ou non des espèces dans un milieu *via* un effet sur la disponibilité des ressources, sur les conditions microclimatiques ou allélopathiques. On en distingue trois types selon la nature des effets d'une plante sur une autre :

- Si la croissance, le développement d'une plante A sont meilleurs en présence d'une plante B que sans, alors la plante B a donc un effet positif sur la plante A. On parle alors de facilitation.
- Si au contraire, le développement de la plante A est moins important en présence d'une plante B, on parle de compétition.

Certaines associations de plantes ne montrent ni effet positif, ni négatif sur sa voisine, l'ensemble des interactions donnent un résultat neutre,

Au sein de chacune de ces trois catégories, on distingue différents comportements biotiques que nous ne détaillerons pas (Figure 4) mais qui permettent de caractériser précisément le comportement de chaque espèce considérée vis-à-vis de l'autre.

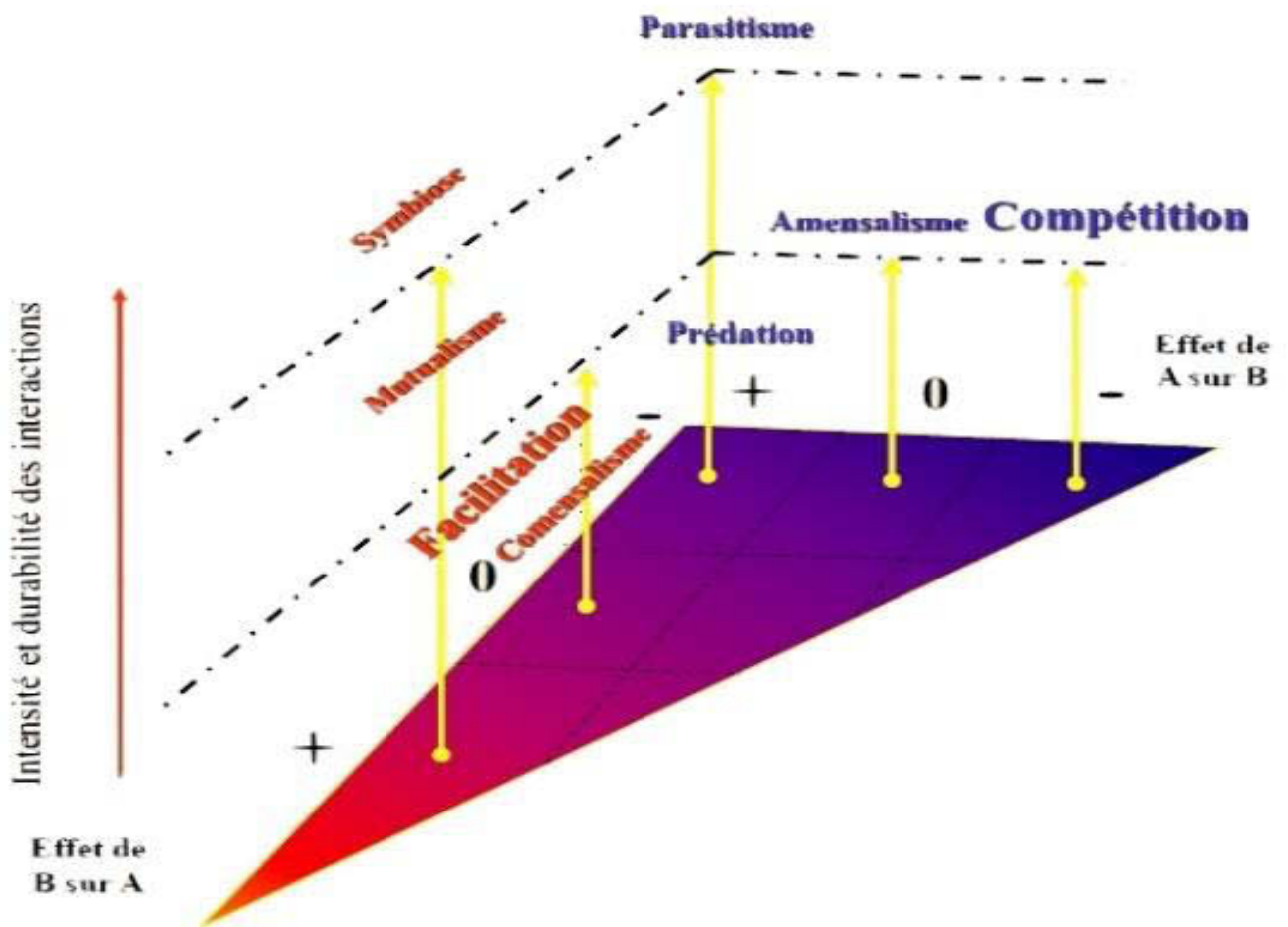


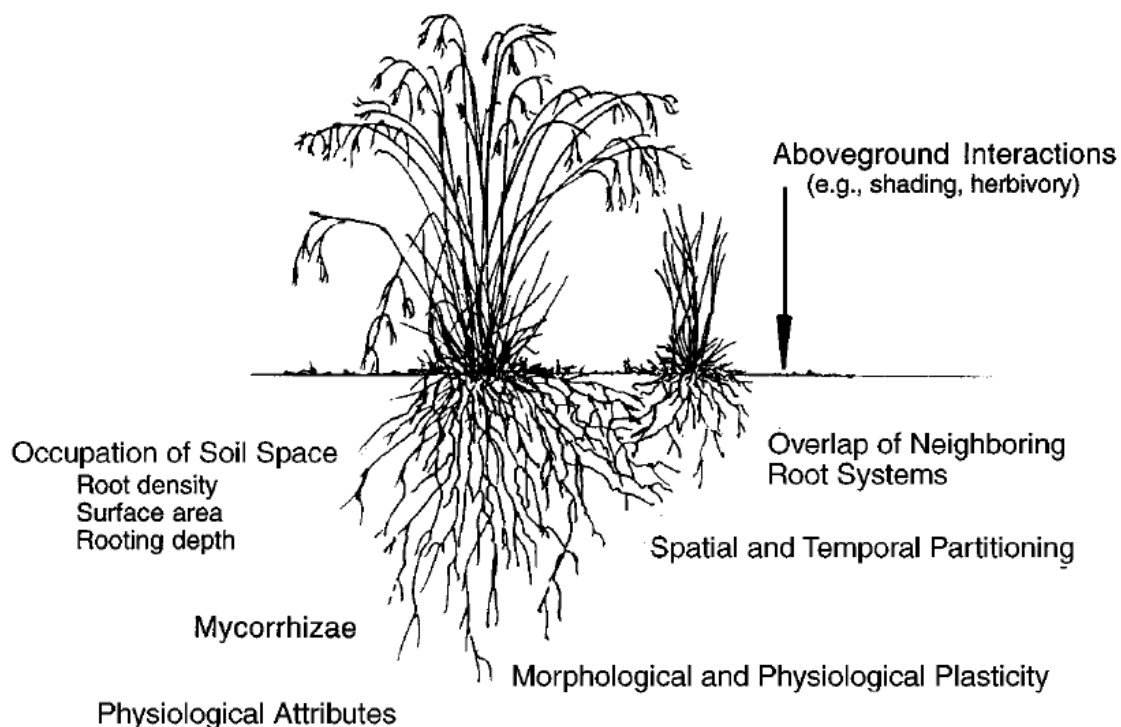
Figure 4 : principales formes d'interactions observables, d'après Michalet (cours M2, FET 2014)

### 2.5.1 La compétition : le compartiment souterrain sujet à de nombreuses interactions négatives

Comme évoqué précédemment la compétition végétale vis-à-vis des ressources a été démontrée dans de nombreux cas. Il s'agit de l'utilisation synchrone d'un même pool de ressources (Balandier et al., 2006; Loreau, 2010) entraînant un effet négatif sur au moins une des espèces du système étudié. Les besoins en eau, lumière et nutriments sont différents selon chaque espèce, ce qui conduit déjà à un premier filtre quant à l'établissement des espèces dans un milieu en fonction des ressources disponibles (Bazzaz, 1991; Ludlow, 1989).

D'après de nombreuses études réalisées sur le sujet, le comportement souterrain semble le plus sujet à ce type de relation (Figure 5), bien qu'encore une fois, la réponse dépende des espèces en cause. Le pin par exemple est plus sensible à la disponibilité en lumière qu'en nutriment, tout comme des végétaux arbustifs (Balandier et al., 2006). C'est en effet dans le sol que se retrouvent l'ensemble des nutriments tout comme l'eau, deux éléments essentiels à la croissance et au fonctionnement des végétaux. Des expérimentations isolant les racines grâce à des tubes d'exclusion ont montré l'impact négatif de la compétition racinaire. Celle-ci peut être due à des zones de prospection similaires, des traits racinaires (longueur, densité, diamètre,...) conférant un avantage compétitif qui empêche l'établissement d'autres espèces (Casper and Jackson, 1997; Collet et al., 2006; Schenk, 2006).

## Belowground Competition In Plants



**Figure 5 : Compétition souterraine entre plantes, d'après Casper et Jackson 1997**

L'utilisation d'une même niche amène à puiser dans le même pool de ressource. L'appui des mycorhizes, comme prolongement racinaire ou d'autres symbiotes comme rhizobium pour les légumineuses, sont des éléments permettant de prospecter une zone plus large (Bever, 2003). Néanmoins, la présence de voisins pourrait entraver ces associations, si une espèce est par exemple préférentiellement colonisée par rapport à sa voisine (Dickie et al., 2004).

Les traits fonctionnels des différentes espèces sont des éléments très importants. L'architecture racinaire très prospective des poacées permet la colonisation d'un milieu de manière très dense avec des valeurs de SRL proches de  $700 \text{ m.g}^{-1}$  alors que de jeunes arbres atteignent uniquement des valeurs autour de  $15 \text{ m.g}^{-1}$  (Picon-Cochard et al., 2006). Cela se ressent également en terme de densité : les pins ont une densité de racines fines allant de  $0.06 \text{ cm.cm}^{-3}$  à  $0.18 \text{ cm.cm}^{-3}$  alors que celle herbacées est jusqu'à 244 fois plus forte, de  $32 \text{ cm.cm}^{-3}$  à  $44 \text{ cm.cm}^{-3}$  (Nambiar and Sands, 1993). Les racines herbacées sont généralement plus longues et plus fines. Ces caractères morphologiques leur confèrent une capacité de prospection plus efficace que les jeunes arbres dont les racines ont en général un diamètre plus gros (Freschet et al., 2017; Gillespie, 1989).

### 2.5.2 Neutralité des interactions biotiques

Des stades phénologiques décalés dans le temps peuvent permettre d'éviter une relation de compétition *via* une utilisation à différentes périodes d'une même ressource. Cette stratégie peut amener à des relations de complémentarité. Les espèces cohabitent donc sur un même site et, bien qu'elles utilisent les mêmes ressources, leur absorption différée dans le temps, peut permettre au stock (si celui-ci est en quantité finie), de se régénérer pour profiter aux autres espèces à un temps différent.

Des espèces qui ne consomment pas les mêmes ressources peuvent également se développer ensemble. Certaines espèces par exemple absorbent, concernant l'azote inorganique du sol, plutôt des nitrates ( $\text{NO}_3^-$ ) pendant que leurs voisines préféreront de l'ammonium ( $\text{NH}_4^+$ ) (Hangs et al., 2003).

La situation spatiale du pool de ressources a également de l'importance. L'eau par exemple est un élément nécessaire à tous les végétaux. Elle peut se retrouver dans le sol à différents horizons, en quantités différentes. Chaque espèce développe un système racinaire plus ou moins profondément. Des expérimentations avec de l'oxygène marqué ( $^{18}\text{O}$ ) ont démontré que les plantes puisent l'eau à différentes profondeurs selon leurs caractéristiques morphologiques (Braud et al., 2009; Picon-Cochard et al., 2001). Les arbres adultes ont un système racinaire vertical très développé, pouvant aller puiser l'eau bien plus profondément que les poacées (si la profondeur et la texture du sol le permettent) dont les sources hydriques sont bien plus superficielles. Néanmoins, cette différenciation de niche n'est pas vérifiée dans le cas de jeunes arbres dont le système racinaire est encore peu développé (Balandier et al., 2006; Kern et al., 2016).

### 2.5.3 La facilitation : amélioration des performances d'une plante grâce à la présence d'un voisin

La facilitation amène une plante A à favoriser l'établissement et/ou le développement d'une plante B dans un environnement donné. Longtemps sous-estimée, cette interaction est maintenant largement considérée, notamment dans des environnements stressants (Bertness and Callaway, 1994). Une plante dite « nurse » va améliorer les conditions abiotiques d'un milieu,

le rendant accessible à des espèces qui sans cette association, n'auraient pas pu s'y développer. Ces améliorations peuvent concerner la disponibilité des ressources, les caractéristiques physiques du substrat mais peuvent aussi diminuer l'impact de la pression d'herbivorie du fait d'une plante « nurse » plus appétante ou constituant une barrière physique contre les herbivores (Laurent, 2016).

Bien sûr des variations de la microflore, comme du réseau mycorhizien peuvent également être des facteurs facilitatifs imputables à l'action d'une « nurse » (Callaway, 1995). Toutefois, ces interactions sont à contextualiser aux regards de l'environnement considéré et de la tolérance au stress et des capacités compétitrices des plantes : dans un environnement semi-aride ou aride, les conditions abiotiques sont plus extrêmes qu'en forêt tempérée ou des stress peuvent être ressentis pour des valeurs de potentiels hydriques plus fortes par exemple.

Les traits et stratégies mises en place par chacune des plantes leur permettront ou non d'être sensibles à la présence d'une « nurse ». De même, le comportement des plantes le long d'un gradient de stress peut varier selon que le stress en question soit directement lié à la présence d'une ressource, ou d'un facteur climatique ou environnemental indépendant (température, vent, salinité, ...) plus fort encore que la compétition pour les ressources. Auquel cas la canopée de la plante « nurse » peut permettre la création d'un microclimat favorable pour les strates inférieures, sans pour autant augmenter la disponibilité en eau pour les éventuelles plantes bénéficiaires (Maestre et al., 2009).

La facilitation peut également s'exprimer de manière indirecte avec un troisième individu intégrant le système : l'espèce A a donc un effet facilitateur, indirectement via la suppression de l'effet négatif de l'espèce B sur C. L'effet négatif de A sur C est moins fort que B sur C mais en revanche, B subit un fort effet négatif de A d'une autre espèce compétitrice. Cela conduit à une meilleure performance nette de la plante C.

## 2.6 Deux composantes d'une interaction : l'intensité et l'importance

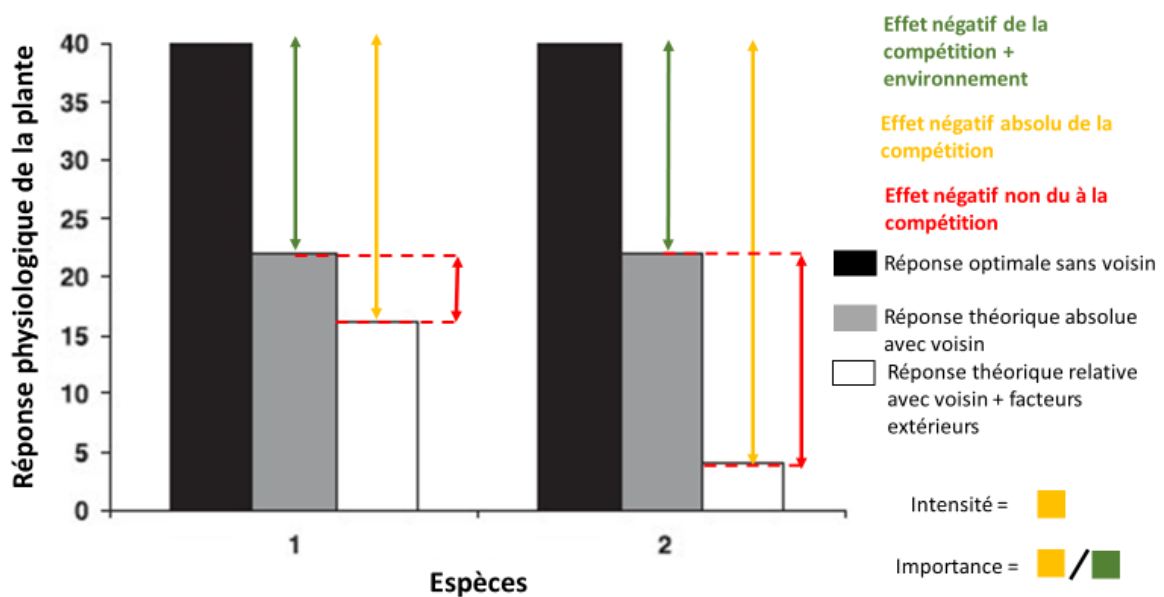
Ces concepts établis, ils ne suffisent cependant pas à expliquer la coexistence des espèces dans un milieu. La disponibilité des ressources et l'impact des espèces sur ce pool de ressources

(cf paragraphe 2.2 et 2.5) interagissent ensemble (Kraft et al., 2015) mais leurs effets respectifs peuvent être de différentes ampleurs, entraînant des réponses spécifiques de chaque espèce exposée selon leur fitness. Comprendre la coexistence des espèces dans un milieu nécessite de démêler ce qui incombe à l'effet des plantes voisines de ce qui tient plutôt des effets extérieurs (environnementaux, herbivorie, pathogènes, ...). Deux indices ont alors permis de différencier les deux composantes des interactions (Figure 6) :

- L'intensité de la relation, définie comme l'effet absolu d'une plante sur une autre, sans considérer de facteurs extérieurs
- L'importance de la relation, soit l'effet de l'interaction relativement à des facteurs extérieurs (Brooker et al., 2005; Welden and Slauson, 1986).

Différents calculs ont permis de quantifier ces deux composantes des interactions biotiques (Armas et al., 2004; Corcket et al., 2003). Les propriétés mathématiques de ces indices peuvent parfois poser problèmes (Díaz-Sierra et al., 2016; Grace, 1993). De même les traits considérés dans la base du calcul peuvent parfois amener à des conclusions erronées (Freckleton et al., 2009). Toutefois, ils mettent en évidence des réponses différentes selon les espèces et les environnements et permettent donc de caractériser précisément l'impact réel de la compétition dans un environnement donné (Corcket et al., 2003).

Un gradient de disponibilité en ressource peut amener à des variations de la nature même des interactions (compétition vs facilitation) ou dans une moindre mesure à des variations d'intensité et/ou d'importance. Ces changements à l'échelle de l'individu peuvent également être variables à l'échelle de l'organe, comme cela a été démontré avec l'arbuste *Retama sphaerocarpa* en climat semi-aride. La compétition s'est révélée la plus intense dans l'environnement le moins fertile alors que la plante entière subissait une compétition plus intense dans l'extrémité la plus fertile du gradient (Pugnaire and Luque, 2001).



*Figure 6: Illustration des notions d'intensité et d'importance de la compétition, l'effet absolu de la compétition est représenté en jaune (intensité) quand l'effet relatif de cette même compétition par rapport à l'effet global (en vert) dans un environnement (importance) est représenté en rouge. Plus l'écart modélisé en rouge est petit, plus la compétition est importante par rapport à des effets extérieurs sur la réponse de la plante, d'après Brooker et al, 2005.*

## 2.7 Différentes théories sur les interactions biotiques et la gestion des ressources

### 2.7.1 Les théories de Grime et Tilman

De nombreuses théories tentent d'expliquer, de comprendre et de prédire les interactions au sein d'une communauté végétale. Le débat est encore ouvert entre les théories de Grime (1974) stipulant une compétition variable, plus forte dans les environnements les plus fertiles, et Tilman (1987) pour qui la compétition reste constante dans un environnement donné et s'équilibre entre le compartiment aérien et souterrain selon la ressource limitante. Grime explique l'absence de certaines espèces par l'ampleur du stress ou de la perturbation alors que Tilman, pour qui la compétition est constante, stipule que le stress ou la perturbation influencent la nature de la compétition (souterraine ou aérienne) (Craine, 2005; Grime, 1974; Tilman, 1987).



## 2.7.2 Des modèles complémentaires pour comprendre le comportement des communautés végétales face aux différentes interactions

Il semblerait que ces deux théories reflètent principalement, l'importance de la compétition pour Grime et l'intensité pour Tilman, sans finalement distinguer les deux phénomènes (Grace, 1993). Craine (2005) propose un modèle reprenant les éléments de ces deux théories pour construire différents scénarii en réponse à la disponibilité en lumière et en azote. Il émet l'hypothèse que la fréquence et la quantité de ressources apportée à un milieu sont des propriétés influençant les capacités compétitrices des plantes. Néanmoins l'aspect dynamique semble faire défaut ; les espèces modifient le stock de ressource selon leurs capacités, leur stade de développement. Certains traits peuvent rapidement devenir avantageux ou au contraire inadaptés à de nouvelles conditions. Le jeu subtil entre traits d'effet et traits de réponse manque à ces théories pour comprendre la dynamique de ces interactions. C'est également ce que souligne une autre étude (Jabot and Pottier, 2012) montrant que les deux théories traduisent la dominance de l'espèce au plus faible  $R^*$  (Tilman, 1987), soit le niveau de ressource le plus faible lui permettant de fonctionner par rapport à ce (ces) voisin(s). En revanche les mécanismes sous-jacents peuvent effectivement différer selon les systèmes étudiés, validant plutôt la théorie de Grime ou de Tilman.

D'autres modèles s'affranchissent de l'intensité de la compétition et accordent plus d'attention à la capacité d'un milieu à satisfaire les besoins de la communauté, selon une loi « d'offre et de demande » (Davis et al., 1998; Taylor et al., 1990). Dans ces modèles, la compétition augmente pour la ressource limitante. Une demande très forte d'une plante pour la ressource azotée par exemple, dans un environnement peu fertile va entraîner une forte compétition avec les autres espèces. Le rapport entre le niveau de disponibilité des ressources et les besoins des individus vis-à-vis de ces dernières sera l'élément déterminant quant à l'intensité des interactions

L'importance des traits fonctionnels des espèces tient néanmoins un rôle majeur dans l'ensemble de ces théories. Les espèces compétitrices du modèle de Grime sont des espèces avec des traits racinaires permettant de capter très rapidement une très grande quantité de ressources, n'en laissant finalement que très peu pour l'installation d'autre espèces. Tilman propose également une théorie de préemption des ressources édaphiques : une espèce aurait un

avantage compétitif si elle est capable de continuer à se développer pour un niveau de ressource plus bas que sa voisine. Ce seuil a été nommé  $R^*$ .

Ces stratégies rejoignent la « Théorie des biens communs » : les plantes profiteraient de la ressource jusqu'à épuisement (Gersani et al., 2001; Hardin, 1968) avec toutefois un compromis relatif à la survie. La croissance indéfinie dans un environnement aux ressources limitées conduirait à la mort de l'organisme. « La théorie des jeux » tempère cette utilisation massive des ressources en proposant un compromis entre croissance plus importante limitant l'accès aux ressources pour les espèces voisines et un pool de ressources suffisant pour entretenir cet organisme (McNickle and Dybzinski, 2013).

Deux espèces au comportement compétitif différent ne peuvent coexister que si la compétition intraspécifique de l'espèce la plus avantagée devient supérieure à la compétition interspécifique. Cela conduit à une auto-régulation du développement de l'espèce la plus compétitrice (Chesson, 2000). Si cet inversement des rapports de force entre compétition intra- et interspécifique ne s'opère pas, alors le milieu connaît un processus dit d'exclusion complète des espèces les moins compétitives.

### 2.7.3 La facilitation, une interaction de plus en plus considérée comme ayant un rôle non négligeable

La facilitation est également un processus non négligeable expliquant la coexistence des espèces (Zhang et al., 2013). Comme dit précédemment, elle se caractérise par l'effet positif sur les ressources où les conditions abiotiques, permettant le développement d'une espèce bénéficiaire (Callaway, 1995; Soliveres et al., 2015). Cette interaction est relativement fréquente dans des environnements stressants, phénomène modélisé par le modèle SGH pour « Stress Gradient Hypothesis » (Bertness and Callaway, 1994; Lortie, 2010). Ce modèle stipule que les relations de facilitation sont de plus en plus importantes le long d'un gradient de stress. Le modèle a été amendé depuis, il a été démontré que ce phénomène disparaît dans les cas de stress sévère (forme unimodale le long d'un gradient de stress) (Liancourt et al., 2005; Michalet et al., 2014). Un collapse de la facilitation résultant d'un stress trop fort sur l'espèce « nurse », ou d'une compétition supérieure due à l'utilisation importante des ressources par la plante

bénéficiaire au détriment de la nurse, peuvent expliquer la diminution de la force du phénomène facilitatif (Michalet et al., 2014; Verwijmeren et al., 2013).

## 2.8 Des mécanismes écophysiologicals pour expliquer les réponses écologiques

### 2.8.1 Des réponses morphologiques et fonctionnelles des plantes

L'ensemble des traits, des stratégies sous-jacentes, permettent aux différents individus d'acquérir des ressources permettant leur survie et dans le meilleur des cas, leur développement. Cependant l'utilisation des ressources varie selon les espèces et selon les conditions environnementales. Que ce soit le carbone ou l'azote, ils font l'objet de différents compromis au sein de l'organisme végétal (de nombreux autres nutriments sont nécessaires K, Mg, Ca, P, ... mais nous nous focaliserons ici sur ces deux principaux éléments).

En lien avec les différentes stratégies développées par les plantes, la sécheresse peut par exemple augmenter l'allocation relative de nouveaux photoassimilats et d'azote aux racines, comme cela a pu être démontré chez le hêtre par exemple (Fotelli et al., 2002; Hommel et al., 2016; Simon et al., 2017) ou faire varier le rapport biomasse souterraine vs biomasse aérienne chez les graminées, en faveur des organes souterrains (Dong et al., 2014; Mommer et al., 2010).

Un environnement fertile entraîne une augmentation de biomasse aérienne chez la Molinie bleue (Taylor et al., 2001; van Heerwaarden et al., 2005) ou d'autres herbacées côtières (Le Bagousse-Pinguet et al., 2013). Ces variations d'allocation sont « espèces spécifiques ». Hommel et ses collaborateurs (2016), lors d'une expérimentation sous serre, ont mesuré une augmentation du rapport biomasse racinaire/aérienne chez l'érable, alors que l'inverse était observé pour le hêtre lors d'une sécheresse modérée. Chez les arbres, l'intensité et la durée du stress ont également une importance : une sécheresse modérée entraînera une allocation plus forte du C vers les racines alors qu'un stress long et sévère ralentira cette distribution (Gessler et al., 2017).

## 2.8.2 L'optimisation des traits, un compromis à trouver pour la croissance et la survie des espèces

Certains traits permettant une meilleure acquisition d'un type de ressource, peuvent devenir désavantageux vis-à-vis d'une autre ressource, notamment en cas de stress. L'augmentation de la biomasse et de la longueur racinaire pour puiser l'eau, sont des caractères conférant un réel avantage compétitif en cas de stress hydrique. En revanche, cela engendre un coût carboné et azoté conséquent pour la production de biomasse souterraine nécessaire comme l'augmentation de longueur par exemple.

Ces traits deviennent alors désavantageux dans des milieux peu fertiles, en termes de croissance. L'entretien, l'approvisionnement des tissus sont alors plus importants et si la survie des plantes peut être améliorée, ce serait au prix d'une croissance très limitée. A l'inverse, dans un environnement très fertile, les arbres ont tendance à diminuer leur rapport surface racinaire/surface foliaire et à augmenter le diamètre des vaisseaux. Les traits hydriques varient et permettent une meilleure conductance mais cela réduit considérablement la marge de sécurité hydraulique des végétaux et augmente leur risque de cavitation (Gessler et al., 2017).

Le  $\delta^{13}\text{C}$  foliaire, utilisé comme proxy de la Water Use Efficiency (WUE) et le rapport C/N, apparaissent souvent comme inversement corrélés, un compromis semble optimiser les coûts de captation d'azote et d'eau. Des valeurs plus fortes de  $\delta^{13}\text{C}$  traduisent une plus forte WUE, soit généralement un stress hydrique important. Le rapport C/N diminue du fait d'une conductance stomatique moins importante. De fait, quand le milieu est plutôt sec, la plante alloue plus de ressources et favorise les traits relatifs à l'absorption hydrique, au détriment de l'absorption d'azote (Dijkstra et al., 2016).

Il n'existe pas de plante maximisant l'ensemble des fonctions écophysiologiques dans un milieu, l'ensemble des traits d'une plante résulte du meilleur compromis d'un point de vue sélectif permettant de répondre aux contraintes environnementales et biotiques associées au milieu (Zirbel et al., 2017).

### 2.8.3 La gestion des ressources par les plantes : gérer les temps de carences et les temps de développement

Le champ lexical économique est souvent usité pour expliquer la « gestion » des ressources et leur allocation par la plante. La production de matière organique représente un « coût » en carbone et azote. Les arbres font face à un dilemme entre l'utilisation des ressources pour la croissance et la mise en réserve en prévision de périodes aux conditions plus difficiles. Ce comportement dépend à la fois du risque environnemental auquel est soumise la plante et résulte donc d'un processus adaptatif tout comme l'asynchronie entre l'offre et la demande des ressources par les différents organes : la ressource azotée est captée durant la saison de végétation et une partie est stockée en prévision de la période de dormance et la mise en place de nouvelles feuilles. Les jeunes arbres doivent donc faire face à un délai entre la période de captation des ressources et leur utilisation tout au long de l'année (Chapin et al., 1990).

Face à ces contraintes environnementales et physiologiques, la gestion des ressources va être propre à chaque espèce, lors ou en prévision des périodes de carence. Des espèces dites rudérales, ou vivant dans un environnement très stressant, vont massivement investir dans la production de graines afin d'assurer leur reproduction. C'est également le cas pour les espèces avec des organes de stockage peu développés (Ludlow, 1989; Rheenen et al., 1995). D'autres en revanche, comme les ligneux, vont stocker des molécules dans les organes pérennes que sont la tige et les grosses racines dont le rôle majeur est le stockage des ressources par rapport à la captation, rôle plutôt assuré par les racines fines (Barbaroux et al., 2003; Bazot et al., 2016). Les molécules carbonées (les sucres) vont être stockées principalement sous forme d'amidon. Elles permettent de maintenir un métabolisme de base pendant la période de dormance, quand les feuilles sont absentes et la croissance stoppée. Elles ont également un rôle de maintien de la pression osmotique afin de lutter pendant la période hivernale contre le gel (Morin et al., 2007).

L'azote est également un élément primordial pour les arbres car il permet la mise en place et la croissance de nouveaux organes au retour de la saison de végétation. Les arbres puisent alors dans leur stock d'azote pour initier leur croissance avant de retrouver leur autotrophie. Plus de 40% de l'azote mis en réserve l'année n-1 est retrouvé dans les nouvelles feuilles l'année n. Toutefois un faible tût de mise en réserve pourrait conduire à allouer cet azote plutôt vers les racines pour pallier le manque de nutriment azoté (Millard and Proe, 1992). Cet azote

est généralement converti sous forme de protéines, notamment dans les éléments de la chaîne photosynthétique (Rubisco) et/ou d'acides aminés (proline et arginine) à l'intérieur de la vacuole (Millard, 1988). Plusieurs études préconisent, dans un contexte de régénération, la plantation de jeunes plants avec un fort niveau de réserve azotée. Ces arbres montrent une meilleure croissance, plus rapide que des plants au faible taux de réserve, notamment dans des cas de compétition (Malik and Timmer, 1998; Salifu and Timmer, 2001).

## 2.9 Composition d'une communauté, conflit entre disponibilité des ressources et relations biotiques

L'ensemble de ces diverses interactions conduit à proposer des modèles de coexistence des espèces au sein d'une communauté végétale. Les espèces doivent trouver un milieu dans lequel elles peuvent se développer pour survivre, il s'agit de leur niche écologique. Trois conditions essentielles sont nécessaires pour l'installation d'une espèce végétale :

- la présence de ressources
- la présence de pollinisateurs assurant la reproduction sexuée
- une faible pression d'herbivorie et des conditions environnementales n'occasionnant pas de stress trop important (Bazzaz, 1991).

Ces conditions réunies, elles ne sont malgré tout pas suffisantes pour prédire l'abondance et la nature des espèces d'une communauté. Deux filtres vont s'appliquer, un filtre environnemental et un filtre biotique.

### 2.9.1 L'environnement abiotique ou « filtre environnemental » sélectionnant les espèces les plus adaptées au milieu

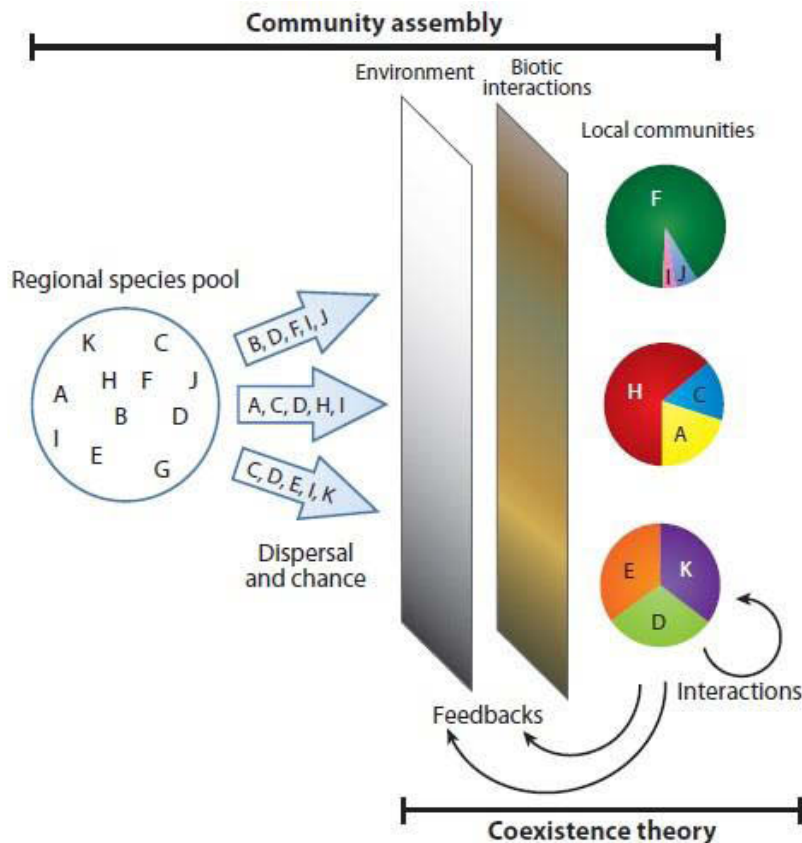
Le filtre environnemental a un rôle prépondérant dans la disponibilité des ressources et leur approvisionnement. Il va permettre le tri des espèces, en ne permettant qu'à celles ayant les traits adaptés aux différentes contraintes environnementales de s'établir. Bazzaz (1991) propose même que ce soit l'habitat qui « choisisse » les espèces plutôt que l'inverse. Ce filtre environnemental définit la niche fondamentale de chaque espèce (Figure 7) (HilleRisLambers et al., 2012; Weiher et al., 2011).

Les traits fonctionnels évoqués précédemment jouent alors le rôle de « visas » écologiques, permettant ou non l'intégration dans un milieu au même titre que les phénotypes seraient des « visas » face à des facteurs de sélection (Weiher et al., 2011). Les plantes présentant les traits adaptés à un milieu sont amenées à s'installer plus facilement que celles présentant des traits peu adaptés au milieu, risquant l'exclusion. Ce filtre environnemental a tendance à regrouper des espèces aux traits similaires au sein d'une même communauté. Un milieu subissant un stress hydrique regroupera plutôt des espèces avec un enracinement profond et une SLA plutôt faible par exemple (Maire et al., 2012).

### 2.9.2 Les interactions biotiques, un autre filtre impliquant la coexistence des espèces

Contrairement au filtre environnemental, les filtres biotiques vont privilégier la différence des traits optimisant la complémentarité pour l'accès aux ressources. Les relations biotiques entretenues par chacun des membres d'une communauté peuvent conduire, notamment dans des cas de similitudes de traits, à un appauvrissement des ressources. Les espèces les plus compétitives dans un environnement peu stressé pourraient aller jusqu'à exclure des espèces avec une fitness moins importante (HilleRisLambers et al., 2012). Une des conditions de coexistence est alors la complémentarité des espèces (voir paragraphe 2.5).

Les filtres biotiques dessinent alors la niche réalisée de l'espèce cible. La niche effective comprenant les conditions abiotiques nécessaires de l'espèce (niche fondamentale), est restreinte ensuite par les effets des voisins sur cette même niche (Bazzaz, 1991; Kraft et al., 2015). Toutefois, ces interactions biotiques ont un effet direct sur le niveau de ressource qui peut alors entraîner une rétroaction négative de l'environnement sur les individus de la communauté (Figure 7). La compétition intraspécifique devient plus importante que la compétition interspécifique, on observe alors un effet « densité » négatif : plus le nombre d'individus croît, plus les interactions négatives entre ces individus vont augmenter, permettant la coexistence de plusieurs espèces, en limitant l'expansion des espèces dominantes, on parle alors de stabilisation de niche (HilleRisLambers et al., 2012; Maire et al., 2012).



**Figure 7 : Mise en place d'une communauté végétale. Un pool potentiel d'espèces (lettres) dans une région se retrouvent dans un milieu par un moyen de dispersion quelconque mais leur installation pérenne dans un milieu à une échelle plus locale va dépendre à la fois des filtres environnementaux et biotiques. Les interactions biotiques peuvent modifier les conditions du milieu colonisé et de fait influencer et modifier l'action des filtres via des rétroactions positives ou négatives (augmentation/diminution des ressources, modification des interactions biotiques). D'après HilleRisLambers 2012.**

Ces processus montrent le caractère dynamique et multi gradients auxquels doivent se soumettre les différentes espèces d'une communauté. Si les études portant sur une ou deux ressources permettent de mettre en lumière différentes réponses végétales dans des contextes d'interactions biotiques, elles restent malheureusement insuffisantes pour prédire le devenir d'une communauté, notamment dans un contexte de modification de la disponibilité des ressources.

L'étude des mécanismes écophysologiques apportent également un éclairage non négligeable afin de comprendre les causes des réponses écologiques globales d'une part et d'autre part de pouvoir, dans une optique plus appliquée, proposer des réponses adaptées pour améliorer la régénération forestière.



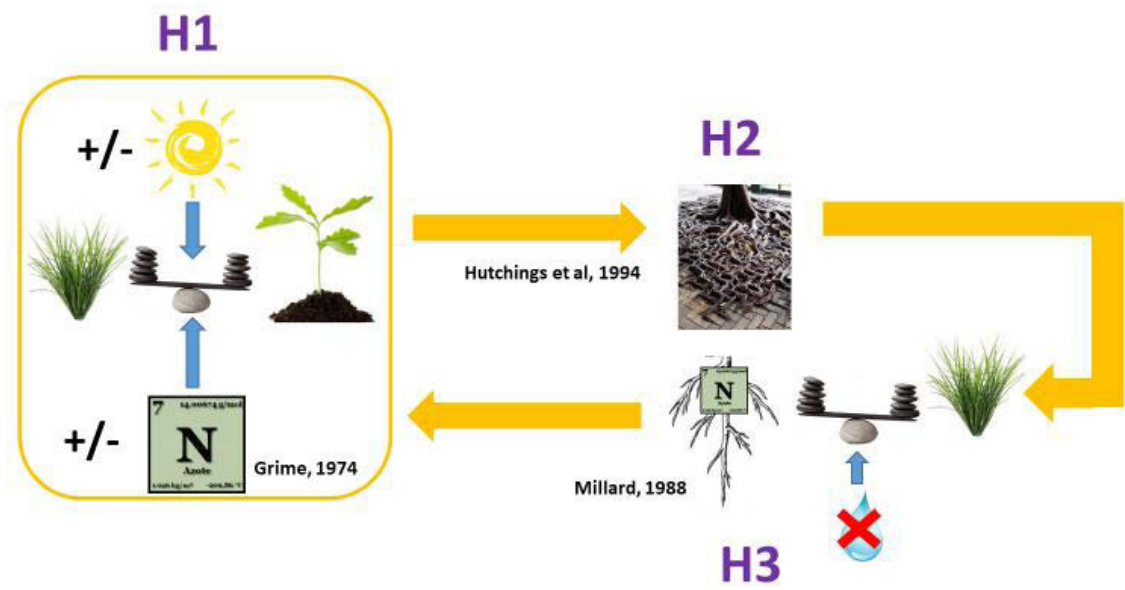
## 2.10 Hypothèses de travail

De fait, ce travail de thèse vise à comprendre, dans un stade critique de régénération et à très courte échelle de temps, comment s'établissent les relations de compétition entre deux espèces, le chêne sessile (*Quercus petraea*) et la molinie bleue (*Molinia caerulea*) ou le chêne sessile (*Quercus petraea*) et la canche cespiteuse (*Deschampsia cespitosa*), trois espèces communément associées en forêt tempérée à engorgement temporaire (cf. chapitre 3). Nous avons choisi d'observer la réponse des plantes selon trois ressources essentielles, la lumière, l'eau et l'azote afin de comprendre le rôle de chacune mais surtout leur interaction (

Figure 8). Plus précisément nous allons caractériser la réponse du plant de chêne en termes de croissance et d'écophysiologie, en réponse à la disponibilité croisées des trois différentes ressources évoquées précédemment.

Nous avons formulé plusieurs hypothèses :

- 1) H1 : Dans des conditions de faibles disponibilités en lumière, l'apport d'azote aurait un effet bénéfique sur la croissance et le fonctionnement des jeunes plants de chêne alors que la compétition des herbacées serait moins forte du fait du manque de lumière
- 2) H2 : Le caractère limitant de l'azote inorganique du sol entrainerait une modification des traits fonctionnels du chêne, le conduisant à augmenter ses capacités de prospection et de captation de cette ressource notamment via des modifications de traits racinaires (longueur, SRL, biomasse, ...)
- 3) H3 : Les fortes capacités de captation de l'azote par les poacées rendent la ressource malgré tout peu disponible pour le chêne, l'amélioration du stock interne d'azote des arbres, préalablement à la plantation, pourrait permettre au chêne de bénéficier d'une ressource propre et d'obtenir de meilleures performances en croissance et fonctionnement dans des contextes de compétition et/ou dans des environnements où la ressource est limitante.



*Figure 8 : Illustration de la problématique globale*

### 3 CHAPITRE III : Aperçu général des matériels et méthodes

#### 3.1 Choix des systèmes d'étude

##### 3.1.1 Le chêne sessile (*Quercus petraea*)

Nous avons choisi de travailler sur le chêne sessile (*Quercus petraea*) espèce commune des forêts tempérées et notamment des forêts françaises. La chênaie représente une valeur économique forte, c'est, par exemple, près de  $3.7 \times 10^6 \text{ m}^3 \cdot \text{an}^{-1}$  qui ont été coupés entre 2005 et 2013, soit l'une des essences les plus exploitées (IGN, 2014) en France.

Le chêne sessile est une espèce relativement tolérante à la sécheresse, comme l'ont démontré différentes études lors de divers épisodes de sécheresse (Becker and Levy, 1982; Leuzinger et al., 2005). Moins résistant à la sécheresse que certaines espèces méditerranéennes, le chêne sessile commence à réguler sa conductance stomatique pour des valeurs de potentiel hydrique du sol comprises entre -1.8 MPa et -2 MPa, ce qui représente un stress assez intense en forêt tempérée et lui permet d'éviter ce stress (Timbal and Aussenac, 1996). Relativement tolérant à l'ombre comparé à d'autres essences comme le chêne pédonculé (*Quercus robur*), il s'accommode également de milieux oligotrophes. On le retrouve sur les collines, plateaux et plaines et peut aisément se trouver en compagnie de hêtres (*Fagus sylvatica*) (CDAF, 2008). Cette essence possède donc de nombreuses caractéristiques autécologiques (soit des relations avec le milieu abiotique dans lequel elle se développe) pouvant lui conférer quelques avantages compétitifs dans un contexte de modification de la disponibilité des ressources. Concernant sa résistance au froid, il fait partie des espèces de chênes les plus tolérantes, allant jusqu'à résister à des températures de l'ordre de  $-30^\circ\text{C}$ . Dans le contexte global de notre étude, qui concerne la régénération forestière, cela en fait donc un candidat potentiel dans les plans de régénération (Timbal and Aussenac, 1996). Il possède de nombreux traits permettant de faire face à de nombreux stress comme la sécheresse, qui nous intéresse particulièrement.

Le genre *Quercus* possède une croissance rythmique, plusieurs pousses possibles tout au long de la saison de végétation si les conditions le permettent (Champagnat, 1989; Reich et al., 1980). C'est aussi un genre à stratégie de conservation, un stress environnemental peut donc conduire les individus à allouer préférentiellement les ressources vers le système racinaire (principalement le pivot) au détriment d'une nouvelle pousse (Dickson and Tomlinson, 1996).

Les chênaies à molinie bleue sont localisées dans des milieux dépressionnaires, acides et à fort engorgement. Cela en fait également un terrain propice à la canche cespiteuse, adaptée également à ces conditions d'engorgement temporaire. La bourdaine (*Frangula alnus* Mill), le millepertuis (*Hypericum humifusum* L), la ronce (*Rubus fruticosus* L.), la germandrée scorodone (*Teucrium scorodonia* L.), le chèvrefeuille (*Lonicera periclymenum* L.) sont d'autres espèces complétant ce cortège *Molinio caeruleae* - *Quercetum roboris*. Cette communauté est souvent principalement dominée par du chêne pédonculé (*Quercus robur* L.) mais le chêne sessile devient de plus en plus important, après différentes actions de gestions forestières (C.R.P.F., 2000; Fernez et al., 2015).

### 3.1.2 Les poacées

Deux poacées ont également été choisies d'une part pour leur caractère hautement compétitif et d'autre part du fait de leur abondance dans les chênaies tempérées : la molinie bleue (*Molinia caerulea*) et la canche cespiteuse (*Deschampsia cespitosa*). L'association de ces espèces avec le chêne sessile est très répandue et occasionne de nombreux problèmes de régénération (Davy, 1980; Taylor et al., 2001). Toutes deux colonisent généralement des milieux à sols temporairement engorgés avec un avantage pour la canche cespiteuse dans les environnements les plus engorgés. Celle-ci tolère plus facilement ce stress grâce à ses aérénchymes racinaires (Rahman, 1976).

#### 3.1.2.1 La molinie bleue (*Molinia caerulea*)

La molinie bleue est une espèce souvent dominante, héliophile (tolère une ombre modérée) (Gaudio et al., 2011a). Son système racinaire peut atteindre 80 cm de profondeur et est sujet à l'endomycorhization. Son développement commence en général autour du mois d'avril/mai et la floraison s'opère de mai à octobre selon le climat (Photo 1). Elle peut malgré tout se reproduire de manière végétative grâce à la mise en place de rhizomes. Cette plante est

inutilisable en terme de fourrage car la présence de complexes cyanogénétiques avant et pendant la floraison, la rendent toxique (la toxicité diminue ensuite) (Juillet and Zitti, 1935; Taylor et al., 2001). Comme nous l'avons évoqué précédemment (*cf*: partie 2.1), la molinie est capable d'accroître considérablement sa croissance en fonction de la quantité d'azote et d'eau présentes dans le sol. Cette croissance est d'autant plus forte qu'il est favorisé par une importante quantité de lumière (>20% du rayonnement incident en termes de radiations photosynthétiquement actives (Balandier et al., 2010; Gaudio et al., 2011c).



***Photo 1 : parterre de molinie bleue dans une chênaie, site expérimental de Paray-le-Frésil (03)***

### *3.1.2.2 La canche cespiteuse (Deschampsia cespitosa)*

La canche supporte également les environnements peu drainés et est limitée en Europe par l'isotherme 20°C en Juin (Davy, 1980). Sa tolérance pour les environnements souterrains peu aérés en fait une forte compétitrice dans ces milieux. Cette poacée peut cependant supporter des environnements bien drainés et s'accommode de la canopée arborée en accumulant du carbone avant la feuillaison des arbres adultes. Comme la molinie bleue, cette herbacée est très peu consommée car peu appétante (feuilles raiches et très silicatées), elle est un dernier recours pour les herbivores (Davy, 1980; Rahman, 1976). Ses capacités de développement sont très

importantes, elle peut former jusqu'à 20000 talles.m<sup>-2</sup>. Certaines touffes peuvent avoir un diamètre à la base de 34cm et peser jusqu'à 635g en poids sec. La canche peut aisément être mycorhizée, c'est même une des espèces avec la plus forte intensité de contamination (Davy, 1980) (Photo 2). Toutefois la littérature est relativement pauvre concernant l'autécologie de la canche, peu d'études ont quantifié les seuils de tolérance vis-à-vis des différentes ressources



*Photo 2 : plants de canche cespiteuse en serre entourant de jeunes plants de chêne sessile*

## 3.2 Choix des ressources étudiées

### 3.2.1 L'azote inorganique du sol (ammonium et nitrate)

Le facteur azote est non négligeable car bien que l'écosystème forestier soit relativement pauvre en azote comparé à des terres agricoles par exemple, les activités anthropiques ont libéré de nombreux composés azotés se redéposant aléatoirement sur les différents milieux, créant ainsi un amendement passif nouveau par rapport à l'ère pré-industrielle. Aujourd'hui les taux de redéposition sont considérés comme stables (Galloway et al., 2004; Gaudnik et al., 2011). Ces dépôts sont répartis spatialement de manière assez hétérogène comme l'atteste un suivi réalisé par l'EMEP (European Monitoring and Evaluation Programme), programme de coopération internationale sur la pollution aérienne (<http://www.emep.int/>). L'augmentation de la disponibilité en azote peut mener à une diminution de la biodiversité forestière et donc à des modifications d'interactions entre espèces. L'augmentation de la quantité d'azote dans le sol

peut conduire à une acidification modulant la vitalité des espèces selon leur seuil de tolérance (Wang and liu, 2014).

Les herbacées ne représentent que 1% de la biomasse aérienne d'une forêt mais jouent un rôle prépondérant car 4% de la production primaire nette de biomasse leur est due soit 20 fois plus comparée à leur propre biomasse (Gilliam, 2007). Elles peuvent avoir un rôle « tampon » par rapport à l'amendement azoté et possèdent des concentrations d'azote foliaire 30% à 50% plus fortes que celles mesurées dans les arbres. Dans les forêts d'Amérique du Nord, cette tendance a été démontrée entre le chêne rouge et des fougères (Gilliam, 2007). Les plantes du sous-bois montrent des capacités d'absorption bien plus importantes que les ligneux (Hangs et al., 2003). Cette fertilisation peut avoir des conséquences sur les relations des systèmes compétitifs forestiers, notamment ceux que nous avons choisis.

Nous avons choisi d'étudier les formes inorganiques de l'azote, et plus particulièrement l'ammonium ( $\text{NH}_4^+$ ) et le nitrate ( $\text{NO}_3^-$ ). Ce sont les formes les plus facilement absorbées par les plantes (après réduction pour  $\text{NO}_3^-$  *via* la nitrate reductase (Giehl and von Wiren, 2014; Guo et al., 2001)) et donc relativement vite captées. L'azote est un élément essentiel à la croissance et au fonctionnement métabolique des plantes, la modification de sa disponibilité pourrait donc avoir un impact majeur dans les rapports de compétition qu'entretiennent les plantes d'une communauté. L'augmentation de la teneur en  $\text{CO}_2$  de l'atmosphère aurait pu également être étudiée, le dioxyde de carbone étant une des matières premières de la construction de la matière organique végétale. Néanmoins il semblerait que la matière azotée ait un rôle plus critique dans le développement végétal mais est curieusement moins étudiée (Gessler et al., 2017; Kerner, 2003a, 2015).

### 3.2.2 La teneur en eau du sol

L'eau est également un facteur primordial. Les précipitations sont d'ailleurs un des principaux filtres environnementaux (avec la température), dessinant les limites des biomes à l'échelle terrestre. La sécheresse a un impact néfaste sur les plantes, impactant selon son ampleur, le développement voire la survie des individus (Klein, 2015). Ces phénomènes climatiques sont amenés à être de plus en plus fréquents et la régénération ou la replantation lors de travaux forestiers seront amenées à sélectionner les essences les plus résistantes à ce

type de stress. Stress qui peut également, dans les cas extrêmes, être décrit comme des perturbations (Smith, 2011).

Chaque espèce présente néanmoins des caractéristiques propres permettant de faire face à la sécheresse, comme constaté en Suisse lors de la sécheresse de 2003, où érables (*Acer campestre*), charmes (*Carpinus betulus*) et chênes sessiles n'ont pas montré de baisse de croissance. Le chêne sessile avait alors maintenu une transpiration relativement forte et montré de meilleures capacités de résilience (Leuzinger et al., 2005).

Nous n'avons pas appliqué de stress hydrique lors de chacune de nos expérimentations (excepté lors de l'expérimentation mettant en avant le rôle du pool interne d'azote (cf. chapitre 6). Toutefois, la teneur en eau du sol a été mesurée à chaque fois grâce à des sondes réflectométriques (Spectrum WaterScout SM100 et ECH2O EC-5, Decagon) pour les expérimentations en serre et en conditions naturelles (Campbell CS616), afin de maintenir une valeur non stressante, quand ce facteur n'était pas étudié lors des expérimentations en serre. Il a également permis de maîtriser le stress lorsque celui-ci était mis en place (cf. chapitre 6).

Nous nous sommes basés sur les calculs de fraction hydrique extractible (REW pour Relative Extractable Water (Granier et al., 2007; Vicca et al., 2012) afin de déterminer l'état de la contrainte hydrique du sol. Cette valeur permet de déterminer une valeur seuil (0.4) en deçà de laquelle l'eau est considérée comme limitante dans le sol. Le calcul tient compte de la nature du sol *via* la capacité au champ et le point de flétrissement. Il a été montré que sous cette valeur seuil, les arbres subissaient soit des diminutions de croissance soit une réponse négative à la disponibilité de la ressource hydrique (Breda and Granier, 1996; Granier et al., 2007).

$$REW = \frac{\sum_i^n (SWC_i - SWC_{iwp}) \times E_i}{\sum_i^n (SWC_{ifc} - SWC_{iwp}) \times E_i} \quad \text{Eq. 1}$$

Où  $i$  correspond à la couche de sol considérée,  $n$  le nombre maximum de couches,  $SWC_i$  est la teneur en eau du sol de la couche  $i$  à un instant  $t$  ( $0 < SWC_i < 1$ ),  $SWC_{ifc}$  est la teneur en eau du sol à capacité au champ,  $SWC_{iwp}$  la teneur en eau du sol au point de flétrissement et  $E_i$  l'épaisseur de la couche de sol considérée.



Dans nos expérimentations en pot, l'équation se simplifie car nous n'avons considéré qu'une couche de sol, la profondeur des pots n'étant que de 30 cm ce qui donne alors :

$$REW = \frac{(SWC_t - SWC_{wp}) \times 30}{(SWC_{fc} - SWC_{wp}) \times 30} = \frac{(SWC_t - SWC_{wp})}{(SWC_{fc} - SWC_{wp})} \quad \text{Eq. 2}$$

Où  $SWC_t$  correspond à une mesure par la sonde à un instant  $t$ .

### 3.2.3 La lumière

Les études relatives à la régénération forestière ont montré l'importance de ce facteur et ont proposé une gamme de lumière intermédiaire permettant d'optimiser la régénération des jeunes plants tout en diminuant au maximum la croissance des herbacés. Entre 15% et 20% de transmittance, c'est-à-dire le pourcentage de lumière atteignant le sous-bois par rapport au rayonnement incident (au-dessus de la canopée) (Balandier et al., 2010), il semblerait que les jeunes plants d'arbres aient suffisamment de lumière pour se développer correctement tout en profitant d'une compétition moindre de la végétation du sous-bois, diminuée par la réduction de lumière (Gaudio et al., 2011c, 2011b; Ligot et al., 2014; Rugani et al., 2013).

Certaines études ont également tenté de déterminer la surface des trouées la plus propice à la régénération. Si chacun s'accorde sur des surfaces qualifiées de modérées, il semble que la gamme reste très large, allant de zones inférieures à 200m<sup>2</sup> pour le hêtre (Rugani et al., 2013) à 500m<sup>2</sup> pour de jeunes chênes sessiles (Ligot et al., 2014).

La gestion de cette ressource est donc primordiale dans un contexte de prélèvement augmentant sans cesse, d'où l'importance de la gestion des plans de coupe pour la régénération. Si la surface forestière est en augmentation en France, l'usage du bois est aussi de plus en plus fréquent et la nécessité de replanter avec le plus de réussite possible devient une préoccupation majeure des gestionnaires afin de pérenniser leur exploitation. La lumière est un facteur clé pour la croissance des végétaux et l'enjeu revient donc à déterminer le meilleur compromis en termes de disponibilité en lumière dans un contexte de compétition à l'échelle de la communauté.

Lors de nos différents travaux en serre, la mesure de la transmittance a été réalisée grâce à des capteurs PAR (Solem, PAR/CBE 80) installés sous les ombrières et en pleine lumière au milieu de plusieurs palettes et dispersés dans toute la serre, ils ont permis de mesurer le pourcentage de rayonnement incident atteignant chaque palette. A noter que la valeur de lumière reçue tout au long de l'expérimentation n'a pas été mesurée. *In situ*, des photos hémisphériques réalisées ont permis d'estimer la quantité totale de lumière reçue par les plants (cf. paragraphe 7.2.2)

### 3.3 Dispositifs expérimentaux

Au cours de la thèse, trois expérimentations (dont une réalisée antérieurement à la thèse) en conditions semi-contrôlées et une expérimentation *in situ* ont été réalisées :

- La première expérimentation nous a permis de déterminer le rôle de la lumière dans l'absorption d'azote ainsi que la réponse photosynthétique des espèces en compétition.
- La deuxième expérimentation a permis d'évaluer la réponse des deux espèces en compétition dans différentes combinaisons de stress (lumière et azote). L'objectif était entre autres, de déterminer les rôles et réponses écophysologiques, face à des combinaisons de stress aérien (lumière) et souterrains (azote).
- La troisième expérimentation nous a permis d'évaluer le rôle des réserves dans la réponse des chênes à la compétition, avec ou sans stress hydrique et pour différentes densités de compétitrices. Nous avons utilisé différentes densités de poacées afin d'influencer la force de compétition, en émettant l'hypothèse que plus la densité est forte, plus la captation et l'appauvrissement du stock d'azote du sol seraient importants.
- Enfin l'expérience *in situ*, reprend les conditions de la deuxième expérimentation en serre dans un contexte naturel et le long d'un gradient continu de lumière. Les résultats ont été comparés afin d'affiner les différentes conclusions aux vues des réponses écologiques et écophysologiques obtenues.

#### 3.3.1 Les expérimentations en conditions semi-contrôlées

Les expérimentations en serre ont permis de maîtriser de manière plus précise les facteurs étudiés afin d'apporter des conclusions mécanistes face aux réponses observées à la

fois chez le chêne, mais aussi chez les poacées. Elles ont permis d'expliquer les réponses écologiques observées grâce aux mécanismes écophysologiques sous-jacents.

Dans chacune de ses expérimentations en conditions semi-contrôlées, le même sol a été utilisé. Une analyse a été réalisée concernant sa composition (Annexe 1). Cette terre a été tamisée afin d'éviter de trop grosses pierres pouvant perturber les mesures des sondes (Photo 3), enterrées au centre des pots. Elle a ensuite été séchée au maximum à l'air libre afin d'obtenir une masse et une densité de sol les plus similaires possible dans l'ensemble des pots.



***Photo 3 : Etalonnage des sondes réflectométriques avant leur mise en pot***

Pour compléter le dispositif de sondes d'humidité du sol qui ne couvrait pas l'ensemble des pots, nous avons ajouté sur certaines tiges des capteurs de croissance microdendrométriques ou LVDT (Linear Variable Differential Transformer, Photo 4). Cela nous a permis d'évaluer un éventuel stress hydrique via la réponse en croissance radiale des arbres. Le nombre de capteur n'était pas suffisant pour permettre une analyse plus poussée des données, ils ont donc principalement servi de contrôle, en appui des données recueillies grâce aux sondes d'humidité.

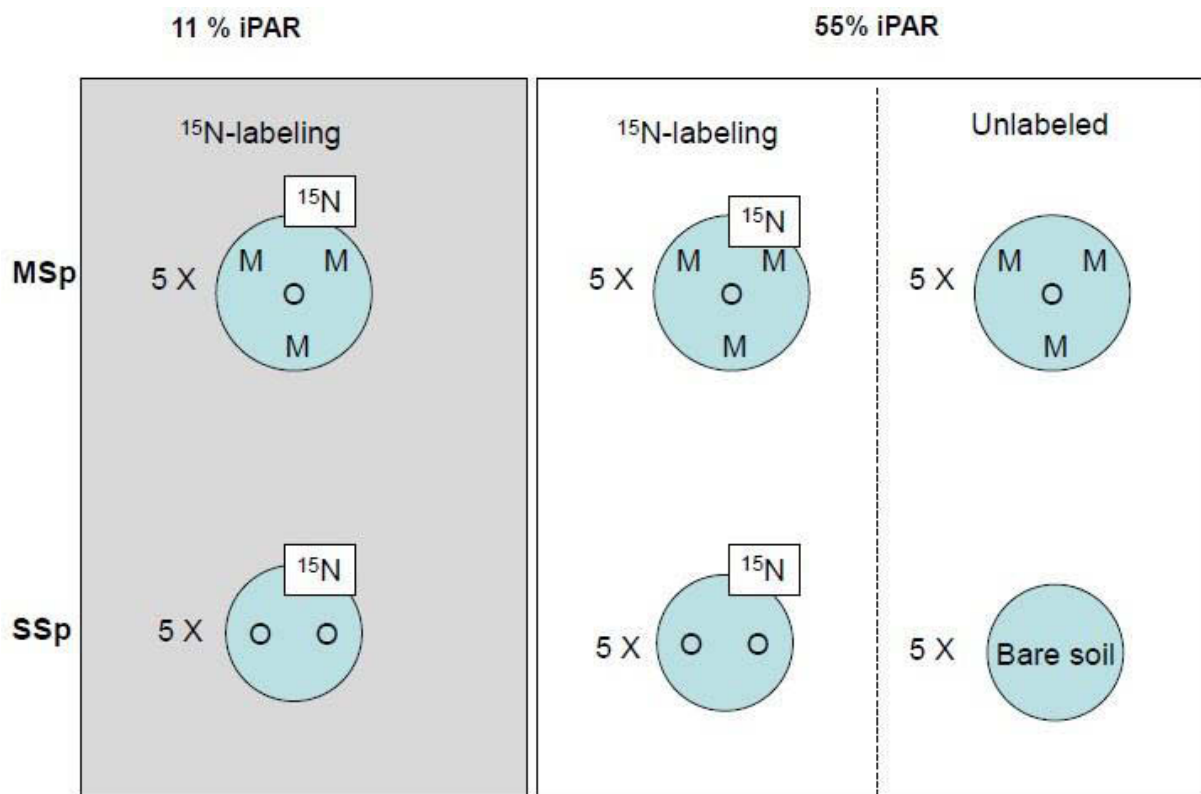


***Photo 4 : chêne équipé d'un capteur LVDT***

### *3.3.1.1 Rôle de l'azote dans la compétition entre chêne et molinie dans une éclaircie*

Le travail de ce chapitre (*cf* chap 4) visait à poursuivre les études menées par une étudiante de master et analyser ses résultats. Le dispositif mis en place lors de ces expérimentations consistait à mettre en lumière le rôle de l'azote dans le rapport de dominance entre le chêne et la molinie en compétition sous deux niveaux d'éclairément. Les chênes devaient faire face à de la compétition intra spécifique (2 plants de chêne par pots de 20L) ou interspécifique avec de la molinie bleue (1 plant de chêne + 3 touffes de molinie par pot de 20L). La densité de compétitrice a été choisi afin de s'approcher au maximum des conditions naturelles notamment en termes de biomasses (variable plus représentatif de l'impact écologique des plantes que le nombre de pied en soi). Après récoltes des différents organes il s'avère que ces densités nous plaçaient un peu au-dessus des biomasses communément mesurées in situ. Un apport d'azote marqué ( $^{15}\text{N}$ ) a été réalisé afin de suivre le devenir et le partage de l'azote entre et au sein de chaque espèce (Figure 9). Le niveau initial d'azote dans la terre utilisée ( $1.45 \text{ g kg}^{-1}$ ) était relativement élevé par rapport à un sol forestier classique (Duchaufour, 1948; Ranger and Bonneau, 1984). Néanmoins, ces apports ont conduit à de la croissance des jeunes plants de chêne et d'herbacées lors des expérimentations, traduisant le caractère limitant de la ressource azotée (la qualité stressante du sol n'a pas été évaluée lors de cette expérimentation). Enfin certains pots ont été ombrés grâce à des ombrières (PAR = 27%).

Des mesures de qualité de lumière ont été réalisées afin d'estimer le rapport rouge clair vs rouge sombre (R/FR). Aucune différence de qualité n'a été observée contrairement à ce qui est communément constaté en conditions naturelles sous chênaie. La baisse de la qualité de lumière en milieu naturel sous la canopée arborée des chênaies, entraîne généralement une croissance plus faible, il est donc possible que nos résultats surestiment légèrement les données de croissance. Des mesures de photosynthèse ont également été réalisées. Enfin, l'ensemble des plants a été récolté et les différents organes séparés pour différentes analyses (*cf* chapitre 4).



**Figure 9 : Dispositif expérimental de l'expérimentation, O = chênes, M = Molinie, SSp = pots monospécifiques, MSp = pots bispécifiques, % iPAR = % de PAR (Photosynthetically Active Radiations) atteignant les plants.**

### 3.3.1.2 Caractérisation de la réponse précoce de la croissance et du fonctionnement du chêne et de la canche cespiteuse sous différentes combinaisons de disponibilité en azote inorganique et en lumière.

L'objectif de cette expérimentation était de mettre en évidence la réponse du chêne et de la canche en compétition par rapport à des témoins ayant poussé sans voisin. Nous avons

mis en place un dispositif en serre (



	Palette ombrée (27% PAR)
	Pots fertilisés (89kg.ha <sup>-1</sup> N)
<b>Qp</b>	<i>Quercus petraea</i> SANS canche
<b>Dc</b>	3 touffes de <i>Deschampsia cespitosa</i> SANS chêne

Figure 10) dans lequel les facteurs « lumière » et « azote » ont été manipulés afin de tester différentes combinaisons de ces deux facteurs (Photo 5).

Si les ombrières permettent de simuler l'effet de la canopée arborée, ce système ne nous permet pas de simuler la présence des racines qui y seraient associées. Néanmoins le relativement faible volume des pots, 20L, est restreint et s'approche de l'espace disponible pour les jeunes plants en milieu naturel. De plus le niveau de PAR, atteint sous ombrière (27%), correspond à des niveaux de lumière communément mesurés dans des trouées où les grosses racines d'arbre sont moins abondantes.

	1	2	3	4	5	6	7	8	9	10	11	12	13	14	15	16	17	18	19	20	21	22	23	24	25	26	27	28
A			Dc			Dc	Dc	Dc					Qp				Dc		Qp		Qp					Qp		
B	Dc	Qp		Dc	Dc		Qp					Qp	Dc	Qp		Dc	Dc		Qp	Dc	Qp	Dc	Qp		Dc			
C		Qp			Qp		Dc			Dc	Dc	Dc			Qp	Dc		Qp		Qp		Qp		Dc		Qp		
D	Dc	Dc		Dc				Qp		Qp	Dc	Qp		Dc		Qp	Qp	Qp	Qp	Qp		Dc		Qp		Dc	Qp	Dc
E	Qp		Qp						Qp				Qp		Dc	Dc		Dc	Qp		Qp	Qp	Qp			Dc	Dc	
F		Qp	Qp		Dc		Qp				Dc	Dc		Qp	Qp		Dc	Dc	Dc	Dc	Dc	Qp	Dc				Dc	
G		Dc	Qp	Qp				Dc		Qp	Dc			Qp	Dc	Qp		Qp				Dc	Qp	Dc				
H	Qp		Dc	Qp	Dc	Dc			Dc		Qp		Qp					Dc	Qp			Dc				Qp		
I		Qp	Dc	Qp	Qp		Dc	Qp					Dc		Qp		Qp		Qp							Dc		



Palette ombrée (27% PAR)



Pots fertilisés (89kg.ha<sup>-1</sup> N)

**Qp**

*Quercus petraea* SANS canche

**Dc**

3 touffes de *Deschampsia cespitosa* SANS chêne

**Figure 10 : dispositif expérimental en serre sur le rôle de la lumière et de l'azote sur la réponse des plantes à la compétition, répartition des pots et des traitements.**



***Photo 5 : dispositif avec les palettes ombrées ou non ainsi que les mélanges chêne/canche***

Au cours de cette expérimentation, des mesures de croissance ont été réalisées tout au long de la saison de végétation (Photo 6). De la croissance a été observée dans les pots amendés, soulignant pour cette expérience également le caractère limitant de la ressource azotée. Elle s'est conclue par un arrachage de chaque plante (Photo 7). Les organes (tiges, feuilles, racines fines (<2mm de diamètre, Photo 7) et grosses racines (>2mm de diamètre)) ont été séparés pour différentes analyses (*cf* chapitre 4, Photo 8).





*Photo 6 : mesures de hauteur des plants*



*Photo 7: nettoyage et séparation des différents organes des plants*



***Photo 8 : préparation des racines fines de chêne pour la réalisation d'un scan, les traits racinaires (longueur, diamètre moyen, volume et surface) seront calculés grâce au logiciel WhinRhizo®.***

### *3.3.1.3 Rôle des réserves azotées dans la réponse des chênes sessiles à la compétition avec la canche cespiteuse*

L'objectif de cette deuxième expérimentation était d'observer l'effet du pool interne d'azote, constitué l'année précédente par les chênes dans les tissus pérennes, sur les relations de compétition avec la canche cespiteuse. Ces réserves azotées ont un rôle prépondérant dans la mise en place des nouveaux organes (Barbaroux et al., 2003) mais peu d'études ont évalué l'éventuel apport de ce pool de ressources dans un environnement compétitif selon différents niveaux de ressources. Nous avons choisi de nous placer dans des conditions de lumière non limitantes et simulant une plantation à découvert pour ne pas atténuer le pouvoir compétiteur de la canche. En revanche, des traitements « sécheresse » et « densité de compétiteurs » ont été mis en place. La densité de compétiteurs avait également pour but de moduler la ressource azotée dans le sol (Coll et al., 2004), l'hypothèse étant que, plus la densité de voisins est forte, plus le pool d'azote est réduit pour le plant de chêne (Figure 11).

	1	2	3	4	5	6	7	8	9	10	11	12	13	14	15	16	17	18
A	0	1	2	1	3	0	3	2	2	0	3	2	2	1	2	0		
B	3	0	0	1	1	2	0	3	1	3	0	2	0	3	3	2	3	0
C	2	2	3	0	1	3	3	1	3	1	0	1	1	2	3	1	1	2
D	0	2	3	3	0	2	1	3	3	1	0	1	2	1	0	3	2	1
E	1	0	0	2	2	3	3	2	0	2	3	3	1	0	2	0	0	3
F	3	3	2	1	0	1	0	0	1	2	1	2	3	2	3	1	2	1
G	2	0	3	0	2	1	1	3	1	0	0	3	2	1	0	1	0	0
H	3	1	0	1	3	2	2	0	3	2	1	2	3	0	3	2	1	2
I	3	0	1	2	1	0	0	1	0	1	2	3	3	1	2	0	3	2



Pots ayant subi un stress hydrique (W-)



Nombre de talles lors de la mise en compétition (densité de compétiteur(s))

Figure 11 : dispositif expérimental sur l'évaluation du rôle des réserves

Un suivi de croissance a été réalisé tout au long de la saison ainsi qu'un suivi des paramètres photosynthétiques et du potentiel hydrique de base durant la période de stress hydrique, du 1<sup>er</sup> Août au 2 Septembre 2016. L'assimilation maximale a été estimée ( $A_{max}$ ) ainsi que la conductance stomatique ( $g_s$ ), dans tous les traitements pour le chêne et la canche cespiteuse (si celle-ci était assez développée pour permettre des mesures au Licor 6400). Nous avons choisi des paramètres fixes non limitants ( $PAR = 1500\mu\text{mol}\cdot\text{m}^{-2}\cdot\text{s}^{-1}$ ,  $CO_2 = 400\text{ppm}$  et une température de feuille de  $25^\circ\text{C}$ ) afin d'observer l'effet de la sécheresse et du pool d'azote des arbres sur notre système végétal sans que la réponse ne soit biaisée par d'autres facteurs abiotiques non maîtrisés (Photo 9A). Dans le même temps, des mesures de potentiel de base ont été réalisées pour caractériser le stress hydrique (Photo 10). Les échantillons foliaires ont été conservés pour des analyses d'azote et de carbone. En fin d'expérimentation, nous avons procédé à une défoliation complète afin de mesurer la biomasse et le nombre (uniquement pour le chêne) de feuilles (*cf.* chapitre 6, Photo 9B).



**Photo 9: Mesures au Licor 6400 dans la serre (A) et défoliation des arbres à la fin de l'expérimentation (B)**



***Photo 10 : Mesures de potentiel hydrique de base de la canche (A) et du chêne (B)***

### 3.3.2 Expérimentation en conditions naturelles

Pour compléter ces expérimentations en serre, nous avons mis en place une expérimentation sur le terrain, à Paray-le-Frésil (03, Allier), sur la propriété de Mr Charrier (46 ° 39 'N, 3 ° 36' E).

Dans une chênaie composée à très grande majorité de chênes pédonculés, nous avons créé une éclaircie artificielle de 60m de diamètre simulant une forte trouée dédiée à la régénération. Nous avons ensuite installé une ligne de jeunes plants de chênes, tous les mètres, depuis le centre de l'éclaircie jusque sous le peuplement. La plantation était protégée des grands herbivores par une clôture électrique (Photo 11A).

Le long de ce gradient de lumière nous avons désherbé certains plants quand d'autres sont restés entourés de la végétation herbacée présente. Le sous-bois était très majoritairement constitué de molinie bleue (Photo 11B et C). Enfin parmi ces jeunes plants, dans chaque modalité de compétition (avec/sans compétiteur), la moitié a reçu trois apports d'azote de 30kg.ha<sup>-1</sup> en moyenne. Un apport de <sup>15</sup>N a également été réalisé.

L'installation de capteurs PAR (Solem) a permis de réaliser un étalonnage des photos hémisphériques prises par la suite et permettant de caractériser l'éclairement saisonnier le long de cette ligne. Onze sondes TDR ont été enterrées à 20 cm de profondeur dans le sol le long du gradient afin d'évaluer la teneur en eau du sol, variable que nous ne pouvions maîtriser. Des mesures de croissance ont été réalisées toutes les 2 semaines (hauteur et diamètre) sur les jeunes plants d'arbre. En fin de saison de croissance (Octobre), les plants ont été récoltés, les organes séparés et analysés (N, masse sèche, SRL, <sup>15</sup>N) (*cf.* chapitre 7).



*Photo 11 : dispositif de Paray-le-Frésil, enclos global (A), chêne avec végétation (B), chêne sans végétation (C).*

## 4 CHAPITRE IV : Rôle de l'azote dans la compétition entre chêne et molinie dans une éclaircie

Article publié dans *Forest Ecology and Management* 376 (2016), 107-117.

### Photosynthesis capacity of *Quercus petraea* (Matt.) saplings is affected by *Molinia caerulea* (L.) under high irradiance

Antoine Vernay<sup>1,2</sup>, Philippe Balandier<sup>3</sup>, Ludivine Guinard<sup>1,2</sup>, Thierry Améglio<sup>2,1</sup> and Philippe Malagoli<sup>1,2,\*</sup>

<sup>(1)</sup> Clermont Université, Université Blaise Pascal, UMR547 PIAF, F-63000 Clermont-Ferrand, France,

<sup>(2)</sup> INRA, UMR547 PIAF, 63100 Clermont-Ferrand, France

<sup>(3)</sup> Irstea, Research Unit on Forest Ecosystems (EFNO), Domaine des Barres, 45290 Nogent-sur-Vernisson, France

(\*) Corresponding author: Philippe.MALAGOLI@univ-bpclermont.fr

Phone: +33 4 73 40 79 31

Fax: +33 4 73 40 73 16

### 4.1 Abstract

*Molinia caerulea* (L.) Moench is a well-known resource competitor to the detriment of tree regeneration in many boreal or temperate forests of the Northern hemisphere. This study aimed to investigate to what extent soil nitrogen uptake in interaction with light availability drives the early (i.e. in two months) establishment of competition between oak (*Quercus petraea* (Matt.) Liebl.) and *M. caerulea* saplings. Two-year-old oak was grown in a greenhouse in 20 L pots, either alone or in combination with *M. caerulea*, at two irradiance levels (11% and 55% of incident photosynthetically active radiation, iPAR). Leaf photosynthesis measurements and soil <sup>15</sup>N-labelling were used to monitor changes in carbon assimilation and soil nitrogen uptake between and within species under well-watered conditions. Presence of *M. caerulea* had

no significant effect on short-term oak sapling growth regardless of irradiance availability level. However, under 55% iPAR, *M. caerulea* had higher nitrogen uptake and photosynthesis capacity, whereas sessile oak grown with *M. caerulea* under 55% iPAR showed the same N uptake and a strong decrease in photosynthesis capacity compared to 11% iPAR. The findings reported here point to a very short-term response of photosynthesis and N uptake in a mixture of *M. caerulea* – oak saplings under 55% iPAR), which might partly result from greater nitrogen uptake by *M. caerulea*.

**Keywords:** Oak, purple moor grass, competition, nitrogen, light, photosynthesis, regeneration, temperate forests

## 4.2 Introduction

Success in either natural regeneration or transplantation hinges on the ability of young trees to overgrow surrounding vegetation. Of the many interaction processes trees are exposed to (e.g. allelopathy and mechanical crushing), competition from understory shrubs, forbs and grasses for available resources (light and soil resources) may be critical to tree sapling growth and subsequent survival (Balandier et al., 2006).

In the shelterwood system, it is well established that light is the most limiting resource driving tree sapling growth and survival (Gaudio et al., 2011b; Gemmel et al., 1996; Löf, 2000; Nambiar and Sands, 1993). Successful regeneration essentially relies on better tolerance to shading than the surrounding vegetation (Gaudio et al., 2011b). Moreover, reduction in uptake of soil resources (water and nutrients) in these low-light-availability conditions may result from a lower shoot C assimilation, thus leading to decreased carbohydrates available for both root growth and root nutrients uptake (Rundel & Yoder, 1998).

In contrast, gap creation by cutting mature trees to sustain tree regeneration leads to greater light availability for mixed understory vegetation and tree seedlings and saplings. In this situation, regeneration sapling growth and survival can fail as understory vegetation competes for belowground resources that become the limiting factor (Coll et al., 2004; Harmer, 1996; Harmer and Morgan, 2007; Picon-Cochard et al., 2006; Provendier and Balandier, 2008). For instance, young oak trees (*Q. petraea*) competing with grass (*Deschampsia flexuosa*) had



reduced height, number of branches and size of root system saplings, despite greater investment of dry weight in the fine (< 2 mm) roots (Collet et al., 1996b).

Increase in incident light also changes soil water balance due to higher levels of incident radiation and concomitantly greater soil evaporation, whereas reduced standing tree volume decreases transpiration and rainfall interception (Aussenac, 2000). Competition for soil water between tree saplings and surrounding vegetation has been extensively studied in both natural regeneration and plantation settings (Balandier et al., 2009; Bergès and Balandier, 2010; Coll et al., 2004; Collet et al., 1996b, 1996a; Picon-Cochard et al., 2001, 2006). Studies on oak (*Q. petraea*; (Collet et al., 1996b)) and beech (*F. sylvatica*; (Coll et al., 2004; Picon-Cochard et al., 2006)) also stress that competition for soil nutrients as an important factor. Hence, under semi-controlled conditions and temperate latitude, Collet *et al.* (1996b) found that the reduced saplings growth of sessile oak mixed with grasses was not due to competition for water during the two first years after sowing but may result from competition for soil inorganic nitrogen.

On the other hand, Coll et al. (2004) concluded that the interplay between availabilities of soil water and inorganic nitrogen was responsible for competition in a mixture of beech saplings and grasses. The evidence thus suggests that soil inorganic nitrogen availability and uptake may also drive the establishment of dominance between tree saplings and understory vegetation, but there has been little research to address this issue (Fotelli et al., 2002). Moreover, responses of tree seedlings or saplings surrounded by competing vegetation are generally monitored after several years of growth (typically two or more) at either growth or survival level and for the (tree) species of interest based on basic measurements of stem diameter, height, and above- and belowground compartment dry weights. However, as underlined by Collet et al. (1996b), physiological changes during a short period following the transplantation or emergence of young trees in natural regeneration are an equally critical factor in both young trees and understory species. Indeed, these early changes will define the subsequent ability to uptake soil resources and the extent to which these resources will be depleted, thus limiting the growth of forest tree saplings. The brunt of research to date has focused on carbon and water uptake after 1-year old growth following the establishment of the competition. However, there is debate over whether the growth of tree saplings and surrounding vegetation respond quickly (within months) to changes in available resources (light, water and nitrogen) through changes in carbon, water and nitrogen uptake.

Furthermore, compared to carbon and water uptake, the contribution of soil inorganic nitrogen allocation between tree saplings and surrounding vegetation (especially grasses) under short periods during early growth has been relatively unexplored. A better understanding of the changes in processes involved in resource capture during early growth of tree saplings competing with understory vegetation would find practical applications in forest management. Indeed, cutting mature oak forest after acorns fall in order to increase incident light and subsequent growth and survival of oak saplings is a common forestry practice, but it may also enhance the growth of competing surrounding vegetation and, in turn, reduce soil water and nitrogen availability, thus jeopardizing tree sapling survival if not growth performance in the forest. Identifying a trade-off among resource availabilities to optimize tree sapling growth may help improve forest management.

Here we performed a study under semi-controlled greenhouse conditions to investigate to (i) what extent growth of oak saplings (*Q. petraea*) mixed with *M. caerulea* responds to two contrasted irradiance levels in the short term (within 2 months) and more specifically, (ii) how physiological mechanisms linked to photosynthesis behind competition induce growth reduction and (iii) what extent soil mineral nitrogen uptake and allocation between species change under two contrasted irradiance levels. The hypothesis was that *M. caerulea* has a greater N uptake capacity compared to oak saplings under a higher irradiance level. Growth, biomass, N uptake through soil <sup>15</sup>N-labelling and photosynthesis capacity were measured to monitor early response of canopy under either low- or high irradiances, thus imitating growth in each species after or not a gap creation. Sessile oak was chosen as it is a well-spread and economically important forest species in France and in Europe. *M. caerulea* is a common gramineae that is strongly competitive for young tree saplings, especially oaks, as *M. caerulea* tolerate a wide range of irradiance levels ranging from 6% to 100% iPAR (Gaudio et al., 2011c; Taylor et al., 2001).

## 4.4 Materials and Methods

### 4.4.1 Experimental design

The experiment was conducted in a greenhouse at the INRA, UMR PIAF research unit in Clermont-Ferrand (Auvergne, France, 45°45' N, 3°07' E, altitude: 394 m) from April to June 2011. Two-year-old bare root oak (*Quercus petraea* Matt (Leib.) (26.5±0.9 g fresh weight per tree) saplings sourced from a local tree nursery were planted on April 12<sup>th</sup> in 25 pots (20 L) filled with a clay-sandy soil (%clay= 20.3, %loam=22.8, %sand=56.9, pH=6.15, N content =1.45 g kg<sup>-1</sup>, C content = 14.6 g kg<sup>-1</sup>) before bud break. *Molinia caerulea* (L.) Moench tufts (above-ground parts + roots) were carefully collected from Saint-Augustin forest (Château-sur-Allier, Auvergne, France; 46°46'12.88°N, 02°57'52.48°E) before being transplanted into the pots on April 12<sup>th</sup>, 2011.

Experimental set-up is presented in Figure 9. Oak saplings were either grown without *M. caerulea* (two saplings per pot; Single Species (SSp); 10 replicates) or grown with *M. caerulea* (one sapling surrounded with 3 tufts of *M. caerulea* (69.2±1.6 g per tuft fresh weight of *M. caerulea* and adhering soil); Mixed Species (MSp); 10 replicates, Photo 12). In the SSp design, two oak saplings per pot were sown side-to-side to account for intraspecific competition compared to interspecific competition with *M. caerulea*. No pot contains only one sapling of oak under SSp treatment as inter- vs intra competition was investigated. Set-up of the experiment at the beginning and at the end of the experiment is shown in Photo 12.



**Photo 12: Photos showing the set-up of oak (*Quercus petraea* (Matt.) Liebl.) and *M. Caerulea* into MSp pot from the beginning (A) to the end (B) of the experiment.**

All pots were placed in the greenhouse, with half of them under 11% iPAR by fitting a commercial dark green cloth to decrease solar incoming PAR (iPAR) from outside the greenhouse, this resulting in ~55% and 11 % of iPAR availability to mimic a noticeable gap and a relatively dense mature oak stand, respectively. Shading started from one week after setting up the experiment in April, *i.e.* one week after bud break in oak until harvest of oak and *M. caerulea* in June. In oak, two shoot elongation flushes occurred under 55% iPAR whereas only one occurred under 11% iPAR during the experiment. In this split-plot design, the main factor was shading (11% and 55% iPAR), the subplot was the mixture design (SSp and MSp) with a randomized pot location within the shading and unshading plot.

Pots were regularly watered to eliminate water stress as a confounding factor. Mean temperature over the experiment was 19.5°C (min= 8.5°C; max= 32.8°C) under 55% iPAR and 19.3°C (min= 9.8°C; max= 30.3°C) under 11% iPAR. Mean air humidity over the experiment was 23.8% (min= 22.8%; max= 27.5%) under 55% iPAR and 33.3% (min= 23%; max= 62.5%) under 11% iPAR. Any undesirable species appearing in the pots over the course of the experiment were manually weeded.

#### 4.4.2 <sup>15</sup>N labeling procedure

To assess nitrogen uptake and allocation between oak and *M. caerulea*, on May 18<sup>th</sup> 2011 (4 weeks after sapling transplant), 30 mg <sup>15</sup>N was supplied as K<sup>15</sup>NO<sub>3</sub> (At. %<sup>15</sup>N=99%; 1 mM) in solution in 20 pots (5 replicates for both SSp and MSp-grown oak under 11% or 55% iPAR). Furthermore, in the 55% iPAR treatment, 10 extra pots (5 MSp pots and 5 bare-soil pots) received the same amount of an unlabelled K<sup>14</sup>NO<sub>3</sub> solution (Figure 9) to assess <sup>15</sup>N natural abundance in each plant and soil compartment at the end of the experiment. Watering was controlled to match water amount added in each pot to water pot field capacity (*i.e.* no visible water leakage at the bottom of the pot) and thus avoid <sup>15</sup>N leak-out (through leaching).

#### 4.4.3 Photosynthesis measurements

As decrease in nitrogen availability in root environment is known to decrease leaf N content after bud break in Poplar (Thitithanakul et al., 2012) that is linked to photosynthesis

performance, photosynthetic light response curves (A-Q) (A:  $\mu\text{mole CO}_2 \cdot \text{s}^{-1} \cdot \text{m}^{-2}$ ; Q:  $\mu\text{mole photons} \cdot \text{s}^{-1} \cdot \text{m}^{-2}$ ) were measured using a LI-COR 6400 Portable Photosynthesis System (Li-Cor, Lincoln, NE, USA) from June 2<sup>nd</sup> to June 16<sup>th</sup> 2011 (two weeks after  $^{15}\text{N}$  labeling). Fully-expanded oak leaves were selected at upper canopy positions, whereas several *M. caerulea* leaves were gathered side-by-side to ensure leaf area entirely filled the (6 cm<sup>2</sup>) LI-COR measurement chamber. A-Q was measured by controlling light level and recording net CO<sub>2</sub> assimilation rate as it stabilized at PAR values of 1700, 1500, 1300, 1100, 900, 700, 500, 300, 200, 100, 50, 25 and 0  $\mu\text{mole photons} \cdot \text{m}^{-2} \cdot \text{s}^{-1}$  under a reference CO<sub>2</sub> concentration of  $409 \pm 0.67$  ppm. For each measurement, leaf temperature was maintained at 25°C and water vapor pressure deficit was maintained at 1.3 kPa. A-Q was established from 3-10 plants for each light  $\times$  mixture treatment. For each PAR value, photosynthesis measurement was repeated 3 times on the same leaf.

#### 4.4.4 Harvest for biomass assessment

The impact of the light  $\times$  mixture was evaluated by measuring plant biomass (shoot and root) after harvesting. Oak stem height and basal diameter were measured the day before harvest. Plants were harvested nine weeks after start of the experiment and four weeks (from June 16<sup>th</sup> to 18<sup>th</sup> 2011) after applying the labeled K<sup>15</sup>NO<sub>3</sub> solution. The harvested plants were separated into above- and below-ground tissues. Above-ground biomass of the oaks was further separated into leaves and stems for oak. Limbs and petioles were pooled for *M. caerulea*. After cutting off shoots and taking the bigger roots out, the pot soil was sieved under water through a 2-mm mesh. The soil adhering onto roots was then washed out with tapwater. In oak/*M. caerulea* mixtures, the roots of both species were intermingled to some extent and so were separated based on their contrasted morphology, color and architecture: oak roots are brown and tortuous whereas *M. caerulea* roots are white, sinuous and unbranched.

#### 4.4.5 Isotopic analyses

After harvest, plant fractions were dried at 60°C for 48 h, weighed to determine dry weight, then ground to a fine powder for isotopic analysis. Total N,  $^{15}\text{N}$  and  $\delta^{13}\text{C}$  (to assess potential occurrence of water stress in the plants despite regular watering) in each plant sample were determined with a continuous flow isotope mass spectrometer (20–20, PDZ Europa

Scientific Ltd, Crewe, UK) linked to a C/N analyzer (Roboprep C/N, PDZ Europa Scientific Ltd) at UMR EVA and Nutrition NCS INRA, University of Caen, France.

#### 4.4.6 Calculations

##### 4.4.6.1 Response curve of photosynthesis to PAR (A-Q)

A-Q was fitted to an exponential-type equation through a least-squares method (Excel Solver Software, Microsoft) to model leaf gross CO<sub>2</sub> assimilation as follows:

$$[1] \quad A = A_{\text{sat}} \times \left( 1 - e^{-\left( \frac{\alpha \times \text{PAR}}{A_{\text{sat}}} \right)} \right) - R_D$$

As dark respiration ( $R_D$ ,  $\mu\text{mole CO}_2 \cdot \text{m}^{-2} \cdot \text{s}^{-1}$ ; y-intercept) was measured, this equation is able to estimate maximal leaf gross CO<sub>2</sub> assimilation at saturating light levels ( $A_{\text{sat}}$ :  $\mu\text{moles CO}_2 \cdot \text{m}^{-2} \cdot \text{s}^{-1}$ ) and light compensation points (x-intercept). Linear regressions were also fitted to data corresponding to light levels between 0 and 200  $\mu\text{mole photons} \cdot \text{m}^{-2} \cdot \text{s}^{-1}$ , and the slope of this line was used to estimate apparent quantum yield ( $QY_a$ ;  $\mu\text{mole CO}_2 \cdot \mu\text{moles photon}^{-1}$ ) in each oak and in *M. caerulea* leaves.  $R^2$  coefficient ranged from 0.71 to 0.94. The interception between the response curve and the x-axis gave the light compensation point. Stomatal conductance ( $g_s$ ) was also estimated at saturating light levels (1500  $\mu\text{mole photons m}^{-2} \text{s}^{-1}$ ) with Licor-cell CO<sub>2</sub> concentration at 400 ppm.

##### 4.4.6.2 Total N and <sup>15</sup>N amounts taken up by plants

Total N amount (mg) was calculated as follows:

$$[2] \quad N_{\text{tot}} = \frac{\%N_{\text{total}} \times \text{DW}}{100} \times 1000$$

where  $\%N_{\text{total}}$  is N content (% DW) and DW is dry weight (g).

<sup>15</sup>N amount (mg) in each tissue sample was calculated as follows:

$$[3] \quad {}^{15}\text{N} = \frac{(\text{At. } \%^{15}\text{N}_{\text{labelled}} - \text{At. } \%^{15}\text{N}_{\text{unlabelled}}) \times N_{\text{tot}}}{100}$$

where At.  $\%^{15}\text{N}$  is isotopic abundance in labeled and unlabeled sample (% N), defined as follows:

$$[4] \quad \text{At. } \%^{15}\text{N} = \frac{{}^{15}\text{N}}{{}^{14}\text{N} + {}^{15}\text{N}} \times 100$$

Carbon isotope discrimination ( $\Delta$ ; ‰) was calculated from the C stable isotope data using the following equation:

$$[5] \quad \Delta = \left( \frac{\delta^{13}\text{C}_a - \delta^{13}\text{C}_L}{1000 + \delta^{13}\text{C}_L} \right) \times 1000$$

where  $\delta^{13}\text{C}_a$  and  $\delta^{13}\text{C}_L$  are the standard isotopic concentrations in source air (-8‰) and leaf tissue, respectively.

#### 4.4.7 Statistics

For each treatment a replicate corresponded to a pot. For SSp pot, both oak saplings were pooled at harvest and then dry weight was divided by two to compare to MSp grown-oak. For MSp pots, three *M. caerulea* tufts were pooled together in a pot. Pots were spatially randomized in the greenhouse so that problems related to pseudoreplication were limited. For each species, *light* and *mixture effects* on plant growth (dry weight, oak height, oak stem basal diameter), biochemical and physiological variables ( $A_{\text{sat}}$ ,  $QY_a$ , [N]) and *in planta* allocation of dry weight, total N amount and  $^{15}\text{N}$  were analyzed based on ANOVA. Under the mixture design (MSp), comparisons were run on each variable between oak and *M. caerulea* and noted *Species effect*. Data were analyzed using the R statistical software (R Core Team, 2015).

### 4.5 Results

#### 4.5.1 Growth and dry weight allocation

Oak sapling stem height and basal diameter were not statistically influenced by irradiance treatment or by presence of *M. caerulea* (data not shown). As shown in Table 1, in oak, dry weights of leaves, stems, roots, aboveground tissues and whole plants were statistically similar between SSp and MSp treatments, but whole plant dry weight showed responses to higher irradiance under both SSp and MSp treatments. Indeed, whole plant dry weight was statistically 2.07-fold and 1.78-fold greater in oak under 55% iPAR than 11% iPAR in the SSp and MSp, respectively. This effect was mainly due to an increase in leaf and root dry weights (Table 1).

Species	Tissues	Mixture	11% iPAR	55% iPAR	Light effect
Oak	Aboveground	SSp	5.04±0.47 (5)	10.54±0.95 (5)	*** ( <i>F=26.840</i> )
		MSp	5.46±0.83 (5)	9.78±0.73 (10)	** ( <i>F=13.090</i> )
	<i>Mixture effect</i>		<i>ns (F=0.195)</i>	<i>ns (F=0.218)</i>	
	Leaves	SSp	1.27±0.15 (5)	5.54±0.67 (5)	*** ( <i>F=38.460</i> )
		MSp	1.41±0.29 (5)	4.47±0.51 (10)	** ( <i>F=15.790</i> )
	<i>Mixture effect</i>		<i>ns (F=0.185)</i>	<i>ns (F=0.839)</i>	
	Stems	SSp	3.76±0.51 (5)	5.00±0.38 (5)	· ( <i>F=3.680</i> )
		MSp	4.04±0.60 (5)	5.31±0.37 (10)	· ( <i>F=3.546</i> )
	<i>Mixture effect</i>		<i>ns (F=0.127)</i>	<i>ns (F=0.250)</i>	
	Roots	SSp	3.74±0.49 (5)	7.64±0.67 (5)	*** ( <i>F=21.620</i> )
		MSp	4.53±1.11 (5)	8.08±0.44 (10)	** ( <i>F=12.870</i> )
	<i>Mixture effect</i>		<i>ns (F=0.422)</i>	<i>ns (F=0.214)</i>	
Whole plant	SSp	8.78±0.97 (5)	18.18±1.44 (5)	*** ( <i>F=29.350</i> )	
	MSp	9.99±1.90 (5)	17.86±1.07 (10)	** ( <i>F=15.140</i> )	
<i>Mixture effect</i>		<i>ns (F=0.325)</i>	<i>ns (F=0.014)</i>		
Above:below	SSp	1.37±0.05 (5)	1.40±0.12 (5)	<i>ns (F=0.054)</i>	
	MSp	1.35±0.19 (5)	1.21±0.07 (10)	<i>ns (F=0.698)</i>	
<i>Mixture effect</i>		<i>ns (F=0.006)</i>	<i>ns (F=0.939)</i>		
<i>M. caerulea</i>	Aboveground	MSp	5.89±0.51 (5)	19.82±0.94 (10)	*** ( <i>F=98.750</i> )
	Roots	MSp	27.20±2.89 (5)	52.70±2.58 (10)	*** ( <i>F=36.730</i> )
	Whole plant	MSp	33.09±3.19 (5)	72.51±3.14 (10)	*** ( <i>F=61.650</i> )
	Above:below	MSp	0.22±0.02 (5)	0.38±0.02 (10)	*** ( <i>F=19.09</i> )
<i>Species effect</i>					
	Aboveground	MSp	<i>ns (F=0.193)</i>	*** ( <i>F=65.690</i> )	
	Roots	MSp	*** ( <i>F=53.310</i> )	*** ( <i>F=260.500</i> )	
	Whole plant	MSp	*** ( <i>F=38.650</i> )	*** ( <i>F=244.000</i> )	
	Above:below	MSp	*** ( <i>F=32.590</i> )	***( <i>F=93.780</i> )	

**Table 1 : Dry weight (g plant<sup>1</sup>) in sessile oak (*Quercus petraea* (Matt.) Liebl.) and *M. caerulea* when oak saplings were single-grown (SSp) or grown with *M. caerulea* (MSp) under 11% or 55% iPAR. Values are reported as mean ± se (number of replicates). ·, \*, \*\*, \*\*\* correspond to p-value < 0.1, 0.05, 0.01 and 0.001, respectively. ns = non-significant. F-value is given in italic and bold between brackets.**



In *M. caerulea*, root and aboveground biomass dry weights were 2-fold and 3.36-fold greater under 55% iPAR than 11% iPAR conditions, respectively (Table 1), resulting in a doubling of whole plant dry weights under 55% iPAR conditions. Whole plant dry weight was consistently heavier in *M. caerulea* than in oak ( $33.09 \pm 3.19$  vs  $9.99 \pm 1.90$  g plant<sup>-1</sup> in 11% iPAR conditions and  $72.51 \pm 3.14$  vs  $17.86 \pm 1.07$  g plant<sup>-1</sup> in 55% iPAR conditions for *M. caerulea* and oak, respectively). Above/belowground weight ratio values showed that dry weight was preferentially accumulated in aboveground parts in oak (aboveground parts/root > 1.21) but in root in *M. caerulea* (0.22 and 0.38 in 11% and 55% iPAR, respectively) (Table 1).

Statistical analysis of relative dry weight allocation found no mixture effect on dry weight allocation in oak (Figure 12A). Moreover, dry weight allocation followed opposite patterns between oak and *M. caerulea*. In oak, under 11% iPAR, dry weight was preferentially allocated to root (43%), stem (42%) then leaves (15%) whatever the species mixture (Figure 12A). Similarly, under 55% iPAR, dry weight in oak plants was still mainly distributed in roots (44%) but less to stem (29%) to the benefit of leaves (28%) (Figure 12A). In contrast, regardless of iPAR level, dry weight in *M. caerulea* remained massively allocated to root (82%), although there was a slight higher investment to shoot under 55% iPAR (Figure 12A). This resulted in greater aboveground part growth in *M. caerulea* than oak under 55% iPAR conditions.

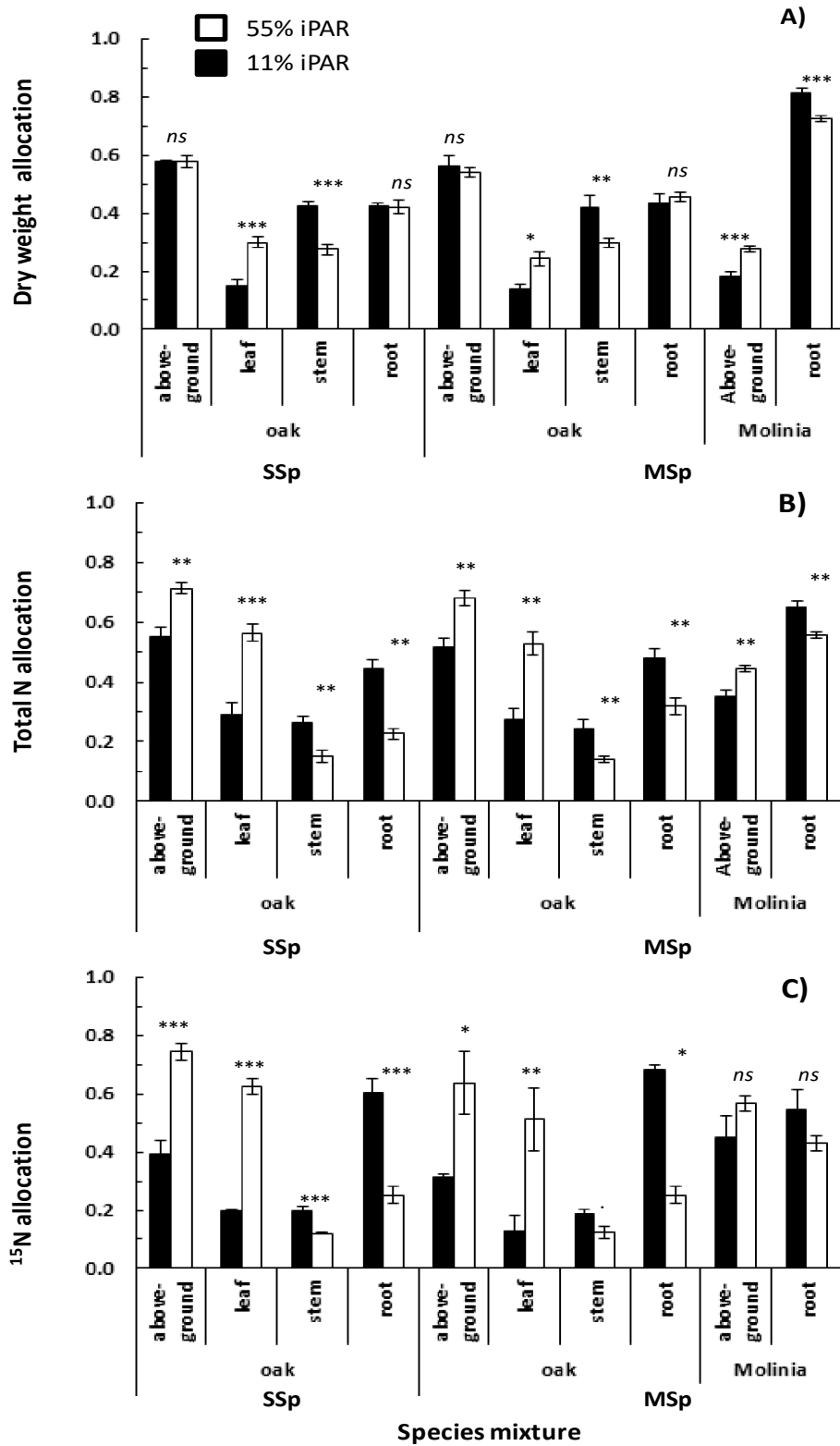
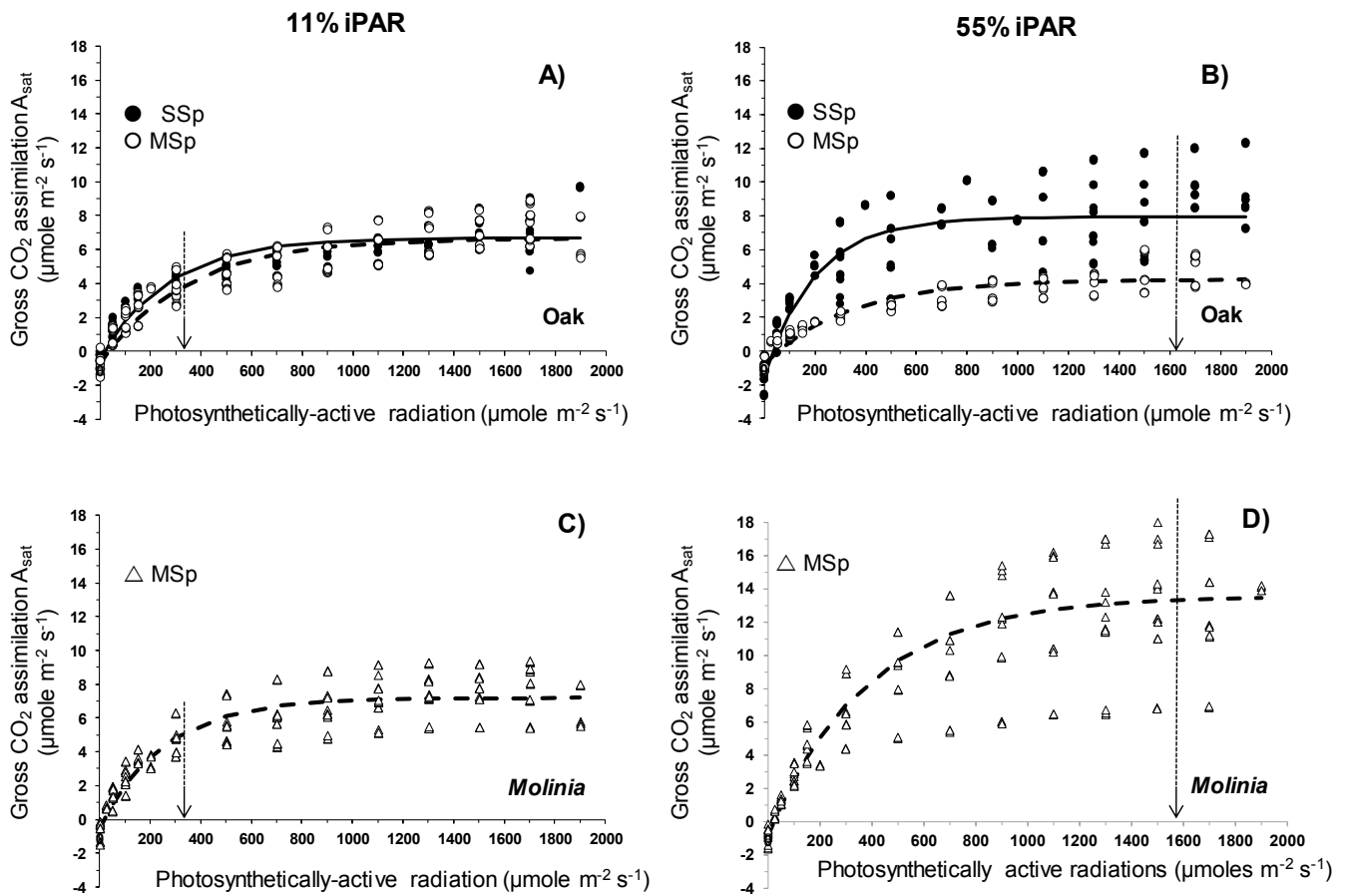


Figure 12 : Relative allocation of dry weight (A), total nitrogen amount (B) and <sup>15</sup>N (C) among shoots, leaves, stems and roots in oak (*Quercus petraea* (Matt.) Liebl.) saplings and *M. caerulea* when oak was single-grown (SSp) or grown with *M. caerulea* (MSp) under 11% or 55% iPAR. Values are reported as means  $\pm$  se. ; \*, \*\*, \*\*\* correspond to p-value < 0.1, 0.05, 0.01 and 0.001, respectively.

Taken together, these results point to a higher growth under 55% iPAR in both species, especially in *M. caerulea*. In both species, this is due to a larger root and highly photosynthetically tissue dry weight (leaves in oak and aboveground parts in *M. caerulea*). However, the higher increase in root and aboveground parts in *M. caerulea* under 55% iPAR compared to oak led to a much greater whole plant dry weight in *M. caerulea* (Table 1).

#### 4.5.2 Leaf photosynthesis, stomatal conductance and $^{13}\text{C}$ discrimination

Under 11% iPAR, the values of photosynthesis parameters (*i.e.*  $A_{\text{sat}}$  and  $QY_a$ ) derived from A-Q fitting were not statistically different in oak and *M. caerulea* leaves, whatever the species mixture (Table 2; Figure 13A and C).  $A_{\text{sat}}$  and  $QY_a$  values averaged  $7.5 \mu\text{mole CO}_2 \text{ m}^{-2} \text{ s}^{-1}$  and  $0.025 \mu\text{mole CO}_2 \text{ mole photons}^{-1}$ , respectively. Under 55% iPAR,  $QY_a$  values were larger for single-grown oaks whereas  $A_{\text{sat}}$  and  $QY_a$  values were smaller in mixed-grown oak (Table 2; Figure 13A and B). For *M. caerulea*,  $A_{\text{max}}$  was larger under 55% iPAR whereas  $QY_a$  values showed a similar value (Table 2; Figure 13C and D). Overall, under 55% iPAR, photosynthetic parameters ( $A_{\text{sat}}$  and  $QY_a$ ) were statistically greater in *M. caerulea* than in mixed-grown oak saplings (Table 2, Figure 13C and D). Compared to single-grown oak, mixed-grown oak showed statistically lower  $QY_a$  and  $A_{\text{sat}}$  values under 55% iPAR (Table 2; Figure 13B). Light compensation point (LCP) values were not different in oak whatever the treatment whereas LCP was much larger under 55% iPAR than under 11% iPAR in *M. caerulea* ( $p$ -value $<0.05$ ). LCP in *M. caerulea* was smaller than in oak under 11% iPAR when mixed-grown ( $p<0.1$ ).



**Figure 13 :** Photosynthetic light response curves ( $\mu\text{mole CO}_2 \text{ m}^{-2} \text{ s}^{-1}$ ) in oak (*Quercus petraea* (Matt.) Liebl.) saplings (A and C) and *M. caerulea* (B and D) leaves when oak was single-grown (SSp) or grown with *M. caerulea* (MSp) under 11% or 55% iPAR. Points and lines correspond to experimental measurements and fitted equations, respectively (see the Materials & Methods section for further details). Dotted arrows indicate levels of PAR reaching the canopy under 11% or 55% iPAR growing conditions.

Species	Variables	Mixture	11% iPAR	55% iPAR	Light effect
Oak	$A_{sat}$	SSp	7.53±1.06 (4)	9.73±0.93 (5)	<i>ns (F=2.429)</i>
		MSp	7.47±0.62 (5)	5.16±0.51 (3)	<i>* (F=6.199)</i>
		<i>Mixture effect</i>	<i>ns (F=0.003)</i>	<i>* (F=12.000)</i>	
	$QY_a$	SSp	0.029±0.006 (4)	0.040±0.003 (5)	<i>· (F=3.601)</i>
		MSp	0.022±0.005 (5)	0.018±0.003 (3)	<i>ns (F=1.546)</i>
		<i>Mixture effect</i>	<i>ns (F=0.955)</i>	<i>** (F=30.000)</i>	
	LCP	SSp	23.79±12.19 (4)	45.81±14.66 (5)	<i>ns (F=0.925)</i>
		MSp	36.85±10.15 (5)	54.35±13.13 (3)	<i>ns (F=0.835)</i>
		<i>Mixture effect</i>	<i>ns (F=0.495)</i>	<i>ns (F=0.118)</i>	
	$g_s$	SSp	80.38±10.24 (4)	93.76±9.11 (5)	<i>ns (F=0.954)</i>
MSp		77.18±6.37 (5)	30.00±5.89 (3)	<i>** (F=24.450)</i>	
	<i>Mixture effect</i>	<i>ns (F=0.077)</i>	<i>** (F=24.5)</i>		
$\Delta^{13}C$	SSp	19.69±0.39 (4)	18.68±0.30 (5)	<i>· (F=4.236)</i>	
	MSp	18.56±0.53 (5)	17.00±0.49 (10)	<i>· (F=3.797)</i>	
	<i>Mixture effect</i>	<i>ns (F=2.667)</i>	<i>* (F=5.122)</i>		
<i>M. caerulea</i>	$A_{sat}$	MSp	7.69±1.05 (5)	13.26±2.45 (4)	<i>· (F=5.089)</i>
	$QY_a$	MSp	0.033±0.004 (5)	0.035±0.005 (4)	<i>ns (F=0.241)</i>
	LCP	MSp	12.14±2.86 (4)	22.79±2.90 (5)	<i>· (F=5.205)</i>
	$g_s$	MSp	115.98±23.04 (5)	174.85±50.59 (4)	<i>ns (F=1.290)</i>
	$\Delta^{13}C$		23.41±0.20 (5)	20.04±0.12 (9)	<i>*** (F=192.8)</i>
	<i>Species effect</i>				
	$A_{sat}$	MSp	<i>ns (F=0.034)</i>	<i>* (F=7.569)</i>	
	$QY_a$	MSp	<i>ns (F=2.632)</i>	<i>* (F=10.780)</i>	
	LCP		<i>· (F=4.397)</i>	<i>· (F=5.061)</i>	
	$g_s$	MSp	<i>ns (2.635)</i>	<i>· (F=5.763)</i>	
	$\Delta^{13}C$	MSp	<i>*** (F=71.500)</i>	<i>*** (F=31.920)</i>	

**Table 2 :** Parameter values derived from photosynthetic light response curves in oak (*Quercus petraea* (Matt.) Liebl.) saplings and *M. caerulea* when oak was single-grown (SSp) or grown with *M. caerulea* (MSp) under 11% or 55% iPAR. See Materials and methods for meaning of abbreviations.  $A_{sat}$  ( $\mu\text{mole CO}_2 \text{ m}^{-2} \text{ s}^{-1}$ ),  $QY_a$  ( $\mu\text{mole CO}_2 \text{ mole photons}^{-1}$ ), LCP ( $\mu\text{mole photons m}^{-2} \text{ s}^{-1}$ ),  $g_s$  ( $\text{mmole H}_2\text{O m}^{-2} \text{ s}^{-1}$ ),  $\Delta^{13}C$  (‰). Values are reported as means  $\pm$  se (number of replicates). ·, \*, \*\*, \*\*\* correspond to p-value < 0.1, 0.05, 0.01 and 0.001, respectively. ns = non-significant. F-value is given in italic and bold between brackets.

Leaf stomatal conductance ( $g_s$ ) did not vary, except in mixed-grown oak under 55% iPAR where  $g_s$  values were significantly lower ( $30.00 \pm 5.89$  mmole  $H_2O$   $m^{-2} s^{-1}$ ) compared to single-grown oak ( $93.76 \pm 9.11$  mmole  $H_2O$   $m^{-2} s^{-1}$ ).  $g_s$  values did not change in *M. caerulea* (Table 2). However, despite no statistical difference in  $g_s$  between oak and *M. caerulea* under 11% iPAR in the MSp design,  $g_s$  values were greater in *M. caerulea* than mixed-grown oak under 55% iPAR. Taken together, these results point to intrinsically greater photosynthetic capacities in *M. caerulea* than in oak in response to high irradiance.

Under 11% iPAR, leaf  $^{13}C$  discrimination ( $\Delta^{13}C$ ) values were similar in single-grown ( $19.69 \pm 0.39\%$ ) and mixed-grown ( $18.68 \pm 0.30\%$ ) oak and statistically lower than in *M. caerulea* ( $23.41 \pm 0.20\%$ ). Under 55% iPAR, leaf  $\Delta^{13}C$  values in oak were significantly decreased in both SSp and MSp designs ( $p < 0.1$ ). The lowest value was measured in mixed-grown oak under 55% iPAR, resulting from a mixture effect ( $17.00 \pm 0.49\%$ ;  $p < 0.05$ ). In *M. caerulea*, leaf  $\Delta^{13}C$  decreased to  $20.04 \pm 0.12\%$  (Table 2).

#### 4.5.3 Allocation of total nitrogen, $^{15}N$ uptake, and in planta distribution

Under 11% iPAR, N contents (expressed as % of dry weight) in single-grown oak were heterogeneously distributed between harvested tissues, at 3.24, 1.82, 1.65, and 1.07% for leaves, roots, aboveground parts and stems, respectively (Table 3). These values showed little variation in oaks grown with *M. caerulea* (Table 3). Compared to mixed-grown oak, N contents in *M. caerulea* were higher in aboveground tissues ( $1.62\% \pm 0.10$  vs  $2.60\% \pm 0.04$  in oak vs *M. caerulea* under MSp design, respectively) but lower in roots ( $1.96\% \pm 0.17$  vs  $1.05\% \pm 0.04$  in oak vs *M. caerulea* under MSp design, respectively). Under 55% iPAR, N contents were significantly lower in oak tissues whatever the species mixture, by about -1% for leaves and roots and -0.5% in stem. In *M. caerulea*, N content showed little variation under both irradiance treatments (Table 3).

Species	Variables	Mixture	11% iPAR	55% iPAR	Light effect
Oak	Aboveground	SSp	1.65±0.06 (5)	1.52±0.04 (5)	<i>ns (F=2.611)</i>
		MSp	1.62±0.10 (5)	1.43±0.05 (10)	<i>· (F=3.598)</i>
	<i>Mixture effect</i>		<i>ns (F=0.053)</i>	<i>ns (F=2.215)</i>	
	Leaves	SSp	3.24±0.10 (5)	2.30±0.05 (5)	<i>*** (F=63.76)</i>
		MSp	3.42±0.12 (5)	2.56±0.14 5(10)	<i>** (F=14.83)</i>
	<i>Mixture effect</i>		<i>ns (F=1.310)</i>	<i>ns</i>	
	Stems	SSp	1.07±0.04 (5)	0.66±0.04 (5)	<i>*** (F=45.59)</i>
		MSp	0.98±0.05 (5)	0.58±0.05 (10)	<i>*** (F=29.14)</i>
	<i>Mixture effect</i>		<i>ns (F=2.94)</i>	<i>ns (F=0.145)</i>	
	Roots	SSp	1.82±0.12 (5)	0.83±0.02 (5)	<i>*** (F=62.87)</i>
MSp		1.96±0.17 (5)	0.81±0.08 (10)	<i>*** (F=84.52)</i>	
<i>Mixture effect</i>		<i>ns (F=0.896)</i>	<i>ns</i>		
<sup>15</sup> N amount WP	SSp	236.66±49.62 (5)	472.80±77.10 (5)	<i>* (F=6.635)</i>	
	MSp	292.00±108.07 (5)	418.00±180.08 (5)	<i>ns (F=0.359)</i>	
<i>Mixture effect</i>		<i>ns (F=0.216)</i>	<i>ns (F=0.079)</i>		
<i>M. caerulea</i>	Aboveground	MSp	2.60±0.04 (5)	2.11±0.06 (10)	<i>ns (F=31.81)</i>
	Roots	MSp	1.05±0.04 (5)	1.00±0.04 (10)	<i>ns (F=0.5)</i>
	<sup>15</sup> N amount WP	MSp	3472.95±484.96 (5)	6433.34±576.97 (5)	<i>** (F=15.43)</i>
	<i>Species effect</i>				
	Aboveground	MSp	<i>*** (F=80.96)</i>	<i>*** (F=72.94)</i>	
	Root	MSp	<i>*** (F=112.80)</i>	<i>· (F=3.616)</i>	
	<sup>15</sup> N amount WP	MSp	<i>*** (F=41.01)</i>	<i>*** (F=99.05)</i>	

**Table 3 : N content (% of dry weight) and <sup>15</sup>N amount (µg plant<sup>-1</sup>) in sessile oak (*Quercus petraea* (Matt.) Liebl.) and *M. caerulea* when oak saplings were single-grown (SSp) or grown with *M. caerulea* (MSp) under 11% or 55% iPAR. Values are reported as mean ± se (number of replicates). Aboveground parts include stem and leaves in oak and leaves and straw in *M. caerulea*. ·, \*, \*\*, \*\*\* correspond to p-value < 0.1, 0.05, 0.01 and 0.001, respectively. ns = non-significant. F-value is given in italic and bold between brackets.**

Under both 11% and 55% iPAR, N amounts (expressed as mg plant<sup>-1</sup>) in single-grown and mixed-grown oaks were statistically in the same range, averaging 193.53 ± 10.70 mg per sapling. In *M. caerulea*, N amounts were larger than in oak and higher under 55% iPAR, reaching 436 ± 30.23 mg and 946.00 ± 51.79 mg under 11% and 55% iPAR, respectively. Analysis of relative N allocation found that N was preferentially distributed to roots (45%),

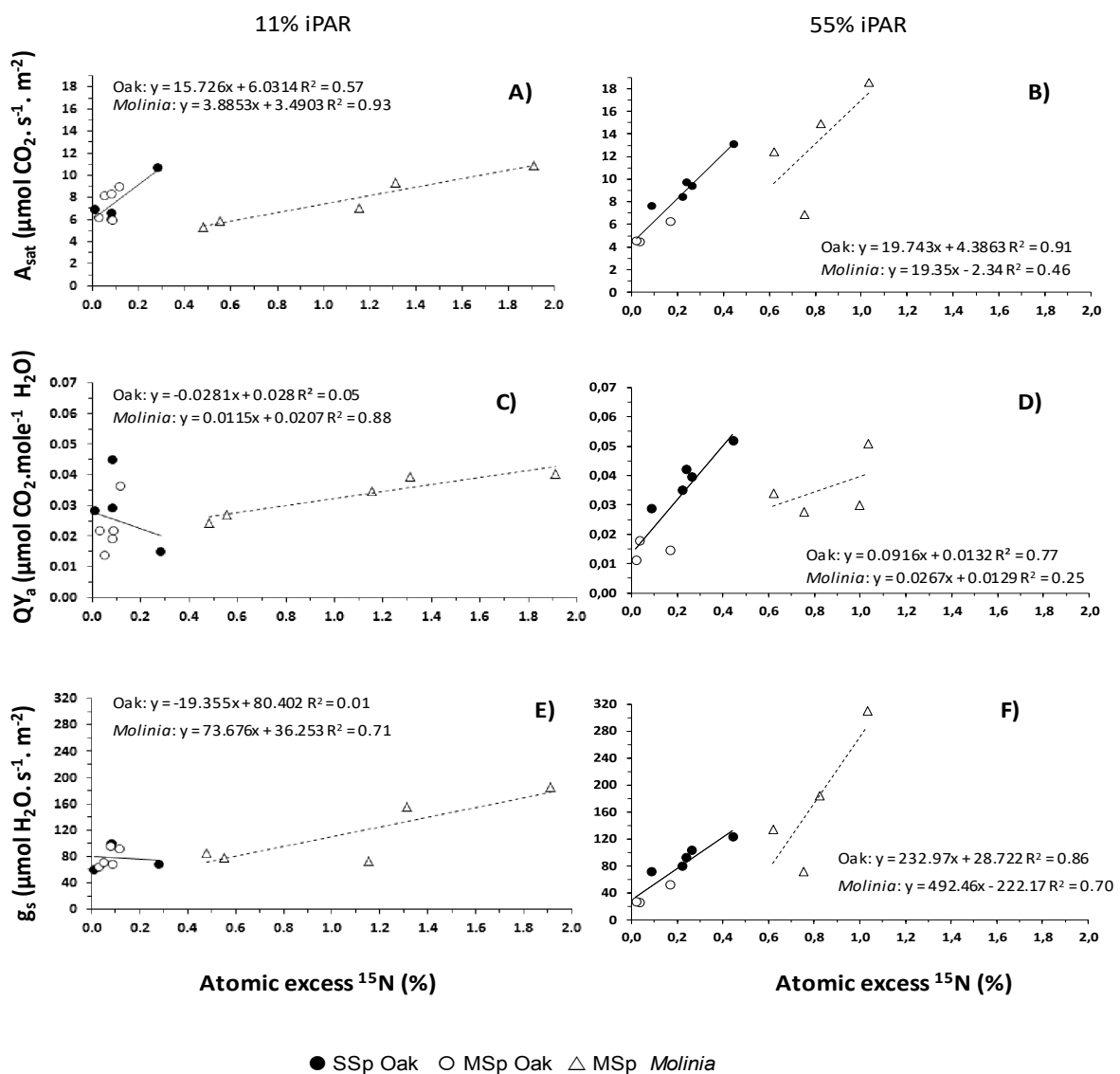
leaves (29%) then stems (26%) in oak under 11% iPAR (Figure 12B) whereas under 55% iPAR, N allocation was lower in the stem (26% vs 15% under 11% vs 55% iPAR, respectively) and in the root (45% vs 30% under 11% and 55% iPAR, respectively) to the benefit of leaves (29% vs 55% under 11% and 55% iPAR, respectively). *M. caerulea* tended to show a similar pattern of *in planta* total N allocation, which was larger in aboveground parts under 55% iPAR (35% vs 45% under 11% vs 55% iPAR, respectively) (Figure 12B). However, N was predominantly allocated towards root whatever the irradiance. Allocation of N to aboveground tissues was higher in oak than in *M. caerulea* whatever the irradiance ( $p\text{-value}<0.01$ ). Total N allocation among oak tissues was not significantly different between single-grown and mixed-grown treatment (Figure 12B;  $p < 0.05$ ).

Analysis of  $^{15}\text{N}$  uptake at whole plant level found that 0.4% to 22.8% of  $^{15}\text{N}$  applied (30 mg per pot) was recovered in plant mixtures.  $^{15}\text{N}$  was massively taken up by *M. caerulea*: 92% and 94% of  $^{15}\text{N}$  taken up by the mixture under 11% and 55% iPAR, respectively. Under 11% iPAR,  $^{15}\text{N}$  uptake by single-grown oak was low and in the same range as for mixed-grown oak, at  $236.66\pm 49.62\ \mu\text{g}$  and  $292.00\pm 108.07\ \mu\text{g plant}^{-1}$  for single-grown and mixed-grown oak, respectively (Table 3). Moreover,  $^{15}\text{N}$  taken up by either single- or mixed-grown oaks was preferentially partitioned to root (65%), then stem (19%) and leaves (16%) (Figure 12C), whereas 45% of  $^{15}\text{N}$  taken up by *M. caerulea* was exported to aboveground tissues (Figure 12C). By *M. caerulea* showed 1.88-fold higher  $^{15}\text{N}$  uptake under 55% iPAR compared to 11% iPAR whereas  $^{15}\text{N}$  uptake by mixed-grown oak showed no statistically significant difference (Table 3) and  $^{15}\text{N}$  uptake by single-grown increased 2-fold. However, the allocation of  $^{15}\text{N}$  taken up by oak changed significantly under 55% iPAR, resulting in greater allocation of  $^{15}\text{N}$  to leaves (Figure 12C). Indeed, in sole- and mixed-grown oaks,  $^{15}\text{N}$  was partitioned in leaves (63%), root (25%) and stem (12%) whereas in *M. caerulea*,  $^{15}\text{N}$  allocation to aboveground parts did not change (Figure 12C) despite a greater  $^{15}\text{N}$  amount in aboveground parts. Moreover, relative allocation of  $^{15}\text{N}$  between aboveground tissues and roots was similar in mixed-grown oak and *M. caerulea* under 55% iPAR (Figure 12C;  $p\text{-value}<0.05$ ).

Taken together, these results highlighted a larger  $^{15}\text{N}$  taken up toward aboveground parts in both species, through greater  $^{15}\text{N}$  allocation to leaves in oak and through greater root  $^{15}\text{N}$  uptake combined with greater growth of aboveground parts with no change in pattern of  $^{15}\text{N}$  allocation in *M. caerulea*.



In both species,  $A_{\text{sat}}$ ,  $QY_a$  and  $g_s$  were positively correlated to  $^{15}\text{N}$  atomic excess in leaf (Figure 14), except for  $QY_a$  and  $g_s$  in oak under 11% iPAR (Figure 14C and E). Higher correlation coefficients for relationships linking  $A_{\text{sat}}$  and  $QY_a$  to  $^{15}\text{N}$  atomic excess were calculated in oak than in *M. caerulea* under 55% iPAR (Figure 14B and D). However, slope values were larger for  $QY_a$  in oak than in *M. caerulea* and in the same range for  $A_{\text{sat}}$  in both species (Figure 14B and D). However, slope values for  $g_s$  were higher in *M. caerulea* than oak (Figure 14F) suggesting a differential response of leaf functional parameters to enhanced N uptake.



**Figure 14 :** Relationships between gross assimilation at saturating PAR ( $A_{\text{sat}}$ ), apparent quantum yield ( $QY_a$ ), stomatal conductance ( $g_s$ ) and atomic excess  $^{15}\text{N}$  (%) in leaves in oak (*Quercus petraea* (Matt.) Liebl.) saplings and *M. caerulea* when oak was single-grown (SSp) or grown with *M. caerulea* (MSp) under 11% or 55% iPAR. Regression equations and coefficients for each species are listed into figures.

## 4.6 Discussion

This study was designed to capture early (*i.e.* at month scale) growth, biomass allocation and photosynthesis capacity responses of both oak saplings and *M. caerulea* in relation to soil inorganic N uptake by irradiance interaction. 11% iPAR corresponded to a more or less closed oak forest canopy and 55% iPAR to a gap. We also deliberately chose to introduce oak in asymmetric competition with *M. caerulea* (one oak saplings surrounded by 3 *M. caerulea* tufts) as would be the case in natural regeneration conditions. Finally, we chose to compare the effects of inter- vs. intra-specific competition rather than the comparison to an oak alone in free growth, which is rarely the case in natural conditions, at least without human tending operations.

From a growth viewpoint, light was the main driving factor behind larger oak growth, which was largely due to an increase in leaf biomass resulting in a preferential dry weight allocation to leaves to the detriment of stems. Higher allocation to leaf with higher irradiance has been reported in *Acer saccharum* Marsh. and *Fagus grandifolia* Ehrh. under *in situ* conditions (Canham Charles D., 1988) and in *Quercus robur* L under controlled conditions (Jensen et al., 2012, 2011; Welander and Ottosson, 1998). Furthermore, under greenhouse conditions, stem height and stem diameter did not respond to multi species or light effect, thus suggesting that stem dry mass makes only a minor contribution to the increase in whole plant dry mass.

However, this is in contrast to the foraging effect (Ballaré C. L. et al., 1997) as growth in stem length would be enhanced to reach larger iPAR levels and increase of stem length would be driven by changes in the red/far red ratio of incoming radiations (Ammer, 2003; Franklin Keara A., 2008; Murchie E. H. and Horton P., 2008; Welander and Ottosson, 1998). Thus, lack of response in stem length may be explained by the short duration of the experiment. Finally, *M. caerulea* growth had no effect on oak growth over a short period of exposure (*i.e.* 9 weeks from the start of the experiment). As *M. caerulea* is a fast-growing below-ground competitor toward oak saplings, it can be hypothesized that oak growth was not responsive to presence of *M. caerulea* through competition for soil resources. Indeed, reduced oak growth due to surrounding

competitive vegetation or reduced soil N availability has been shown after 12 to 18 months in two-year-old oaks (Berger and Glatzel, 2001; Jensen et al., 2011).

Dry mass-based leaf N content is an integrative state variable as its value results from dry mass production and N allocation from vegetative storage tissues and from current N taken up by roots. In oak, leaf N content values reflected a non-limiting plant N status (minimal value  $\geq 2.30$  % DM; Table 3) (Bonneau, 1988; Guehl Jean-Marc et al., 1995). Below 11% iPAR only one flush occurred and  $^{15}\text{N}$  was applied during this flush. Accordingly, N supply mainly originated from unlabeled N reserve to sustain newly-built leaves (Millard and Grelet, 2010). Oak saplings used for this experiment were germinated and grown in a nursery so that N nutrition was optimal before beginning of the experiment. As a consequence, the concomitance of a large N amount in storage tissues and a low leaf growth resulted in a high leaf N content ( $3.24 \pm 0.10$  and  $3.42 \pm 0.12$  % DW in SSp and MSp design, respectively; Table 3).

By contrast, leaf N content in oak was lower under 55% iPAR than 11%iPAR, whatever the mixture design ( $2.30 \pm 0.05$  % DM and  $2.56 \pm 0.14$  %DM in SSp and MSp design, respectively; Table 3). On the one hand, low leaf N content could result from a dilution of N available amounts related to the occurrence of two growth flushes (*i.e.* a higher growth; Table 1). On the other hand, reduction in leaf N content may also result from a concomitant incapacity to increase leaf N amounts. This inability may be explained by limited N remobilization from vegetative storage tissues (Vizoso *et al.*, 2008) through either a limited N storage (unlikely to happen as plants came from nursery) or N recycling capacity. Recycling is fundamental and studies demonstrated that oak growth is reliant on both N coming from vegetative storage tissues and current root N uptake by the end of the first year after acorn germination. Seed reserves (C and N) no longer contribute to oak growth beyond the first year of growth (Welander and Ottosson, 2000, 1998).

Otherwise, decrease in soil inorganic N uptake and/or its allocation towards leaves may also be responsible for a decline in leaf N content. Decrease in leaf N content could not be compensated by a preferred allocation of N newly taken up toward leaves under 55% iPAR (from 15 to 50 % under 11% iPAR and 55% iPAR, respectively). Despite larger  $^{15}\text{N}$  amount taken up under 55% iPAR in a SSp design,  $^{15}\text{N}$  uptake was

not sufficient to provide N to leaves. This limitation was even more important when oaks were mixed-grown with *M. caerulea* as  $^{15}\text{N}$  taken up was statistically similar under 11% and 55% iPAR (Table 3). It can then be concluded root N uptake was limited by the presence of *M. caerulea* when mixed-grown with oak (Table 3;  $^{15}\text{N}$  amounts).

In *M. caerulea*, leaf N content remained unchanged whatever the iPAR level, as the increase in root N uptake was just as high as the increase in shoot growth. This may be partly explained by a larger  $^{15}\text{N}$  capture by roots (Table 3). Finally, nitrate reductase activity is low in oak so that the  $\text{KNO}_3$  chemical form of  $^{15}\text{N}$  supply would have favored *M. caerulea* (Tang et al., 2012). However, Fernandez (2015) showed that in nutrient solution oak roots exhibited larger capacities to uptake nitrate, whereas roots in *M. caerulea* showed larger capacity to uptake ammonium. These capacities depended on ratio between nitrate and ammonium concentration in the nutrient solution (Fernandez, 2015). Actually, this ratio may greatly inhibit either nitrate or ammonium uptake.

From a carbon gain viewpoint, our study found that under 11% iPAR, SSp-and MSp-oak and *M. caerulea* shared a similar range of photosynthesis parameter values. However, under 55% iPAR, the presence of *M. caerulea* near oak saplings correlated to a fast and drastic decrease in gross photosynthesis in oak. To our knowledge, this is the first time that an early opposite response of leaf photosynthesis in both species has been reported when oak and *M. caerulea* were mixed-grown. Several hypotheses can be proposed to explain this decrease. First, a reduction in soil inorganic nitrogen availability within the pot may explain the observed reduction of photosynthesis under higher irradiance. Indeed, it is well established that root interactions (competition, facilitation and complementarity) are increased when light resource is not a limiting factor or at least not the most limiting factor for growth (Coll et al., 2004; Jensen et al., 2011; Lorimer et al., 1994; Picon-Cochard et al., 2006; Welander and Ottosson, 2000). Hence soil inorganic nitrogen may be a key driver.

We found no correlation between photosynthesis parameters (*i.e.* maximum gross assimilation and apparent quantum yield) and dry-mass-based N content in leaves what is line with Jensen *et al.* (2012). Under 11% iPAR,  $A_{\text{sat}}$  and  $\text{QY}_a$  (except for  $\text{QY}_a$  values in oak) values were found to positively correlate to  $^{15}\text{N}$  atomic excess in leaves (Coll et al., 2004; Provendier and Balandier, 2008), yet  $^{15}\text{N}$  atomic excesses were much larger

in *M. caerulea* that in oak. This lack of correlation in oak might be explained by low level of root inorganic N uptake and the subsequent narrow range of  $^{15}\text{N}$  atomic excess (*i.e.* proportion on newly N taken up into total N pool) measured in leaves (Figure 13A and C). Oak plants at 11% iPAR only experienced one flush. If we consider that N contributing to the first flush following spring growth in oak mainly originated from N-reserves, a low allocation of  $^{15}\text{N}$  towards leaves in oak at 11% iPAR is consistent. However, under 55% iPAR, photosynthesis in both species was responsive to the larger irradiance, but the response was a dramatic decrease of  $A_{\text{sat}}$  for oak and a significant increase for *M. caerulea* in the mixture design. Relationships between  $A_{\text{sat}}$  and  $QY_a$  and  $^{15}\text{N}$  atomic excess in oak revealed the importance of freshly taken up soil inorganic nitrogen in optimizing leaf photosynthesis (through investment in RuBisCO and chlorophyll synthesis, for instance).

In oak under 55% iPAR, a second flush occurred during the experiment: larger values in  $^{15}\text{N}$  atomic excess measured in oak leaves may result from a larger external N supply to sustain the second flush following spring regrowth. Despite a lower  $R^2$  of the relationship,  $^{15}\text{N}$  atomic excess was greater in *M. caerulea* leaves than in oak leaves. This underlines that current N uptake was crucial in the establishment of photosynthesis in new leaves of both species, but to the benefit of *M. caerulea* and to the detriment of oak when both species were grown together. This current N supply related to photosynthesis parameters could be named “functional” N.

Finally, in our experiment, stomatal conductance ( $g_s$ ) was strongly reduced in mixed-grown oak leaf and linearly correlated to  $^{15}\text{N}$  atomic excess, except in oak in SSp treatment under 11% iPAR (Figure 14E). Positive response of  $g_s$  to nitrogen fertilization through increase in leaf nitrogen content has been commonly reported in *Amaranthus powellii* Wats. (Hunt et al., 1985), poplar under well-watered conditions (Liu Zhijun and Dickmann Donald I., 2006), lettuce (Broadley Martin R. et al., 2001), *Pinus taeda* L. and *Liquidambar styraciflua* L. (Ward et al., 2013) and in *Miscanthus* (Feng et al., 2012). However, reduction in soil inorganic N concentrations can also lead to either i) an increase in transpiration (Welander and Ottosson, 2000) and stomatal conductance (Guehl Jean-Marc et al., 1995) in *Quercus* or (ii) no effect on  $g_s$  in loblolly pine (Green T. H. and Mitchell R. J., 1992).

Contradictory effects of soil N supply through modification in leaf N content on  $g_s$  question which mechanisms are responsible for changes on stomata aperture and subsequently which metabolic and / or compartmental pools of N are filled with N derived from root inorganic N uptake. In fact, nitrate reduction activity (NRA) predominantly occurs in leaves in both *Quercus rubra* (Truax et al., 1994a, 1994b) and *M. caerulea* (Taylor et al., 2001). That means nitrate taken up by roots is translocated toward leaves before assimilation. Several nitrate-inducible transporters of nitrate have been identified into plasma membrane (NRT1.1) and tonoplast (CLCa and CLCb, namely) (Wang et al., 2012). Thus excess in nitrate around leaf cells and into cytosol may account for an increase in cytosolic nitrate concentrations and a subsequent increased uptake into the vacuole, provoking increase in turgor pressure and triggering stomatal opening (Wang et al., 2012): this explanation would fit observed relationship between stomatal conductance and  $^{15}\text{N}$  atomic excess found in this experiment (Figure 13). As tonoplast nitrate transporters are  $\text{H}^+$ -nitrate exchangers, accumulation on nitrate into vacuoles requests energy and is dependent upon photosynthesis in cells (Wang et al., 2012). Hence, the largest values in stomatal conductance were obtained for largest  $A_{\text{sat}}$  values (Figure 12; Table 2).

Soil inorganic N was not probably the only factor that was detrimental to photosynthesis but also amount of available water in soil may account for such a decrease. Despite a regular supply of water into the pots, analysis of  $^{13}\text{C}$  discrimination in oak and *M. caerulea* leaves revealed the occurrence of water stress in oak plants ( $\Delta^{13}\text{C} = 17.00 \pm 0.49\text{‰}$  (Table 2) and  $\delta^{13}\text{C} = -24.47 \pm 0.39 \text{‰}$  (data not shown)) in line with values found in oak (Collet et al., 1996b; Picon et al., 1996) and, to a lesser extent, in *M. caerulea* when mixed-grown under 55% iPAR compared to 11% iPAR. In *M. caerulea*, water stress can result from larger aboveground parts subsequently increasing transpiration.  $^{13}\text{C}$  discrimination was statistically lower in oak than in *M. caerulea* under 55% iPAR and in single-grown oak under 11% iPAR conditions. Assuming that 11% iPAR conditions are no-water-stress conditions (regular water supply, reduced evaporation and high ambient air humidity; see 4.4), it can be concluded a slight water stress only occurs in the mixture under 55% iPAR. However, the low-intensity water stress assessed by a small decrease in  $^{13}\text{C}$  discrimination on both oak and *M. caerulea* between the two light treatments likely cannot fully explain the patterns of variation in photosynthesis seen in both species: cross-competition for soil water and nitrogen

resources may account for a majority of soil resource competition, as suggested by Coll et al. (2004) exploring interactions between beech saplings and 5 competitive grass species.

## 4.7 Conclusion

As growth in both species under 55% iPAR was no longer limited by light but rather depended on (Gaudio et al., 2011a; Ligot et al., 2013), it can be suggested that soil resources and own capacities to capture them by each species played a significant role. Thus, our experimental design leads to two levels of irradiance for which results strongly suggest that the most limiting factor was irradiance and soil resources under 11% and 55% iPAR, respectively. As *M. caerulea* grows easily under a wide range of irradiances (Gaudio et al., 2011a; Taylor et al., 2001), growth in *M. caerulea* was larger at 55% iPAR, and to the detriment of oak, was higher due to a larger carbon gain capacity (especially through  $A_{\text{sat}}$ ) probably coming to a better N uptake (Table 2). Greater C-uptake increased shoot and root growth that, in turn, increased both N demand and subsequent N uptake by *M. caerulea*.

The increase in N uptake, as evidenced by increases in both accumulation of total N and amount of applied  $^{15}\text{N}$  recovered in *M. caerulea*, supports this conclusion. Note that in both light conditions, *M. caerulea* invested more biomass and N in roots than in shoots, which could explain the strong soil N capture shown by this species as well as root morphology better fitted to forage and prospect soil pores (Fernandez, 2015). Moreover, the fact that parameters characterizing photosynthesis (gross  $\text{CO}_2$  assimilation at saturating PAR ( $A_{\text{sat}}$ ), apparent quantum yield ( $\text{QY}_a$ )), and stomatal conductance ( $g_s$ ) correlated to  $^{15}\text{N}$  atomic excess in leaves in both species suggests that soil N availability as well as plant ability, due to morphological and/or physiological plasticity (Hangs et al., 2003), to efficiently capture soil inorganic N might be one of the key soil resource-related factors driving the short-term establishment of species dominance in oak-*M. caerulea* mixtures in the early phase of regeneration, ultimately driving oak tree success or failure. Eventually, those results may also suggest that different functional traits and life forms in oak and *M. caerulea* favor *M. caerulea* growth under large opening canopy during early period of oak regeneration.

## 4.8 Perspectives

Findings reported here provide a frame for further investigation into how water and soil mineral nitrogen interact during the early stage of regeneration in oak saplings competing with *M. caerulea*. So far, the competitive ability of grass to capture nutrients (especially nitrogen) has been attributed to a better ability to explore soil through faster root growth than in young trees saplings. However, root transport systems for nitrate and ammonium are known to show greater activity in grass than in tree roots (Hangs et al., 2003), but the intrinsic root absorption of either nitrate or ammonium in oak and *M. caerulea* has never been characterized and *in situ* measurements have never been carried out in oak-*M. caerulea* mixtures. Measuring net flux in roots coming from the intermingling zone may yield interesting insights into the variations in N uptake when two species interact.

Second, nitrogen and carbon reserves may play a crucial role in success or failure of oak saplings, as these reserves may contribute to provide the N and C needed for bud-burst, growth of architectural units, leaf area and photosynthesis in oak when soil mineral nitrogen is even more limited due to capture by *M. caerulea*'s roots. Under our experimental conditions, it can be assumed that levels of N storage might be high in oak and low in *M. caerulea* due to high and low soil inorganic N before the experiment for oak (nursery) and *M. caerulea* (soil under a closed canopy), respectively. The effect of these reserves on capacity to counteract the effect of presence of *M. caerulea* could be usefully investigated to better choose levels of fertilization for oak saplings in nurseries before transplanting into plantations.

The focus of this experiment was the effect of availability of incident PAR on change of functioning of both mixed species through allocation of soil nitrogen. As the presence of *M. caerulea*, which can deplete soil inorganic nitrogen availability, negatively correlates with leaf photosynthesis in oak saplings, it is worth cross-combining contrasted levels of availability of soil water and nitrogen content. Indeed, soil water availability drives nitrate and ammonium production and mobility through



mass flow of nitrate towards roots in relation to transpiration (Hepworth Christopher et al., 2015; Matimati et al., 2014).

## 4.9 Acknowledgements

The authors thank European Agricultural Fund for Rural Development (FEADER Leader), the French Ministry of Agriculture, the Regional Direction of Agriculture of Auvergne (DRAAF), the Allier department (CG 03) for their financial supports. We are also very grateful to the private owner, Jean-Pierre Guillon the “Domaine de Saint-Augustin” that offered a plot in their forest to support our experiments, Jean-Paul Nebout (CRPF Allier) for providing the forest location and Fanette Chevalier for helping harvest *M. caerulea* at Saint-Augustin forest. We are also indebted to André Marquier, Aline Faure, Stéphane Ploquin, Marc Vandame, Patrice Chaleil and Brigitte Saint-Joanis for their tireless work sieving soil, sorting roots, providing technical assistance on sample processing and assisting with photosynthesis measurements. Marc Saudreau provided valuable help with characterizing light attenuation within the set-up and Jérôme Ngao provided helpful technical assistance in Licor 6400 functioning

## **5 CHAPITRE V: Caractérisation de la réponse précoce de la croissance et du fonctionnement du chêne et de la canche cespiteuse sous différentes combinaisons de disponibilité en azote inorganique et en lumière.**

Article accepté avec révisions mineures dans "Basic and applied Ecology"

**Nitrogen fertilization, double jeopardy for *Quercus petraea* regeneration: intensification of competition by improved *D. cespitosa* growth**

Antoine Vernay<sup>1</sup>, Philippe Malagoli<sup>1\*</sup>, Marine Fernandez<sup>1</sup>, Thomas Perot<sup>2</sup>, Thierry Améglio<sup>1</sup>, Philippe Balandier<sup>2</sup>

<sup>1</sup>Université Clermont Auvergne, INRA, PIAF, F-63000 Clermont-Ferrand, France

<sup>2</sup>Irstea, Research Unit on Forest Ecosystems (EFNO), Domaine des Barres, 45290 Nogent-sur-Vernisson, France

\* Corresponding author: [Philippe.MALAGOLI@uca.fr](mailto:Philippe.MALAGOLI@uca.fr)

+33 4 73 40 79 31

### **5.1 Summary**

#### **Abstract**

1. Plant–plant interactions show differential responses to different combinations of resource availabilities that different single resource availabilities, but this behavior has been under-explored.

2. The short-term functional response of *Quercus petraea* seedlings and *Deschampsia cespitosa* tufts grown alone or in mixture was monitored in contrasting combinations of soil inorganic nitrogen  $\times$  light availabilities in a greenhouse experiment. Growth, biomass allocation, functional traits and resource acquisition were quantified. Intensity and importance of interactions were calculated by organ biomass-based indices.
3. Competition exerted by *D. cespitosa* on oak was primarily driven by light availability and secondly, for each light level, by nitrogen supply, leading to a strong hierarchy of resource combinations for each considered plant organ. Under high light, oak preferentially allocated biomass to the roots, underlining the indirect role of light on the belowground compartment. Unexpectedly, *Deschampsia cespitosa* grew better in presence of oak seedlings under high nitrogen supply whatever the light availability.
4. Oak short-term nitrogen storage instead of investment in growth might be a long-term strategy to survive *D. cespitosa* competition. Why *Deschampsia* had a higher biomass in presence of oak under nitrogen fertilization is an intriguing question. The role of root exudates or change in balance between intra vs interspecific interactions may hold the answer. There may be an active mechanism of competition rather than just passive competition for resources.
5. Forest managers sometimes practice adding nitrogen fertilizer to improve oak seedling growth in plantation or natural regeneration. Here, the higher biomass performance in mixture to the benefit of competitor clearly questions this practice: oak may provide extra nitrogen to competitors during the early period of plant–plant interaction or it may influence the balance between intra vs interspecific interactions. The identification and quantification of active competition may result in new practices for a broad diversity of plant–plant interactions such as tree regeneration, intercrop management and weed control in agriculture.

**Key words** Competition, functional traits, light, plant interactions, regeneration, soil inorganic nitrogen, intra/interspecific interactions

## 5.2 Introduction

Plant ability to compete for resources has long been studied over a wide range of species, but no unifying theory has yet emerged to explain all plant responses to biotic interactions in different abiotic contexts. Grime (1974) first proposed a three-determinant triangle—competition, stress, disturbance—to classify plant species on a site according to their behavior to cope with resource availability and stress/disturbances in a given environment. Based on his own observations, Grime concluded that competition grew stronger with higher soil fertility (Grime, 1974). In another approach, Tilman focused on the processes involved in competition and suggested that competition was strongest for soil resources in an unfertile environment and strongest for light in a fertile environment (Tilman, 1987). However, neither theory satisfactorily accounts for every observed plant response to the combined effects of competition and fluctuating resource availability (Craine, 2005). Nevertheless, more recent studies have managed to reconcile these theories, as both would predict survival of the species with the lowest  $R^*$ , *i.e.* the lowest resource level allowing the plant to survive, to the detriment of species with higher  $R^*$ . The difference between the two theories resides in the intensity of disturbance studied, *i.e.* a relatively low disturbance intensity for Tilman and higher intensity for Grime (Grime, 2007; Jabot & Pottier, 2012). Plant growth and functional responses remain unclear in several cases of resource limitations. Pugnaire and Luque (2001), using an environmental gradient, showed stronger competition in the most fertile environment, as predicted by Grime, but they also found that belowground organs underwent stronger competition in the most stressful environment than in the most fertile one, thus endorsing Tilman's theory (Pugnaire and Luque, 2001). They demonstrated a dynamic balance between facilitation and competition along the environmental gradient. This is relevant with the facilitation process (broadly defined as at least positive impact of plant A on plant B) which is positively correlated to stress intensity (Bertness and Callaway, 1994) until facilitation collapse under the highest stress or until competition intensity overtakes facilitation intensity (Verwijmeren et al., 2013). However, conclusions strongly depend on experimental design and/or environmental contexts.

Interactions can be characterized by two variables: importance and intensity (Corcket et al., 2003; Welden and Slauson, 1986). Intensity is defined as the absolute effect of plant A on plant B, commonly measured by comparing a performance index such as plant biomass with or without a neighbor. Importance is defined as the relative negative impact of competition on plant fitness traits compared with environmental constraints (Brooker et al., 2005; Welden and Slauson, 1986). This concept of importance was introduced to assess the contribution of the interaction effect relative to the environment effect in reducing the performance of a given plant. How intensity and importance vary among different multi-resource availabilities is still largely unknown (Liancourt et al., 2005; Pugnaire et al., 2015; Pugnaire and Luque, 2001). When several species are competing for the same resources, plants can also acclimate in response to new environmental conditions with fewer resources (Violle et al., 2007). According to a plant's phenotypic plasticity, plant traits can be adjusted to optimize the growth of organs involved in resource capture so as to better cope with competitive neighbors, and with greater efficiency (Casper and Jackson, 1997). This pattern is consistent with foraging theory, which states that when a resource is rare, capture organs can acclimate to become more efficient and favor higher growth. In contrast, in the conservative strategy, nutrients and carbohydrates are preferentially stored in perennial organs for later re-use in a more favorable environmental context, reducing risk of survival fail (Valladares et al., 2000; Yan et al., 2006).

Most earlier studies on plant–plant interactions have only considered one resource. very few studies have accounted for crossed availabilities in aerial and soil resources, including soil inorganic nitrogen ( $N_{\text{soil}}$ ) (Davis et al., 1999; Siemann and Rogers, 2003), and most of them were designed incompletely for all crossed factor combinations or with only partial control of factors studied. Here, we studied how light and nitrogen availabilities and their interactions could influence plant responses to biotic interactions in terms of growth and functional traits. These two factors would enable us to separate biotic interaction effects on aboveground and belowground biomass, respectively, and their effects on the importance and intensity of interaction. Our experiment aimed to measure early plant responses of sessile oak (*Quercus petraea*) seedlings and *Deschampsia cespitosa* in a mixture, in terms of growth and resource acquisition in four nitrogen  $\times$  light combinations. These two species are widespread and commonly occur in interaction throughout temperate European forests

(Davy, 1980). Current silvicultural practices that aim to reduce standing tree density (Puettmann et al., 2015) will increase light in the understory, thus favoring colonization by the herbaceous *D. cespitosa*. We expected to find a mitigated competition of Poaceae in a shaded environment associated to lower poacea performance in terms of growth and functioning. We expected oak seedlings to show higher investment in the root compartment in unfertilized places (higher root biomass, specific root length (SRL), allocation of resources to the root system) and higher investment for aboveground organs in a shaded environment (higher growth rate, preferential allocation of resources to leaves). We expected to find that the underground foraging behavior of oak would counteract the fast *D. cespitosa* growth. The experimental setup was designed (i) to determine how growth of oak/*D. cespitosa* was affected by the combination of abiotic environments on a short-term scale and how functional traits allow both plants to acclimate or respond to resource availability in terms of resource acquisition strategy, (ii) to determine the importance and intensity of interactions (positive or negative), and (iii) to elucidate the plant response strategies employed to deal with these interactions in all the treatment combinations.

## 5.3 Materials and Methods

### 5.3.1 Experimental set-up (Figure 15)

The experiment was conducted in a greenhouse at the INRA UMR PIAF research unit in Clermont-Ferrand (Auvergne, France, 45°45'N 3°07'E, altitude 394 m *a.s.l*) from mid-December 2014 to June 2015. A total of 120 one-year-old bare-root oak seedlings [*Quercus petraea* (Matt.) Liebl.; 149 ± 20 g fresh weight on average per tree] sourced from a local tree nursery were planted on December 15, 2014 in 20-L pots filled with a local sandy-clay soil (clay 20.3%, loam 22.8%, sand 56.9%; pH 6.15, total N content 1.45 g kg<sup>-1</sup>, total C content 14.6 g kg<sup>-1</sup>) before bud break. *Deschampsia cespitosa* (L.) tufts (aboveground parts + roots) were carefully collected under natural forest conditions at Paray-le-Frésil (Auvergne, France; 46°39'N 3°36'E) and then transplanted into the pots on December 16, 2014. Oak seedlings were grown (i) without *D. cespitosa* [sole species; 40 pots (one seedling per pot)] or (ii) with three surrounding tufts [mixed species; 80 pots, 0.97 ± 0.02 g per fresh tuft matter of *D. cespitosa*], and

the last treatment was (iii) *D. cespitosa* (3 tufts per pot) without oak seedlings (40 pots). Mixture density was set to be as close as possible to species composition in real field conditions, in terms of relative abundance. Half of the pots were exposed to (i) 59% of the photon flux density (PFD) in the photosynthetic active radiation range (PAR) reaching the top of the greenhouse (*i.e.* resulting from greenhouse structure interception), and mimicking an appreciable forest gap under *in situ* conditions, treatment L<sub>59</sub>, and the other half to (ii) 27% of the PFD measured above the greenhouse and resulting from the use of net shelters (Hormasem®, 50% extinction), *i.e.* close to PPFD (percentage of PFD) values frequently recorded under an open natural oak canopy, treatment L<sub>27</sub> (Figure 15). Our net shelters gave sun protection with no influence on the red-to-far-red ratio of the PFD, so light quality was the same outside and under net shelters. Finally, for the two irradiances, half the pots were supplied with either added NH<sub>4</sub>NO<sub>3</sub> solution corresponding to a fertilization rate of 89 kg ha<sup>-1</sup> y<sup>-1</sup> (924 mg of inorganic N per pot or 0.42 g kg<sup>-1</sup>, treatment N<sub>89</sub>) or no NH<sub>4</sub>NO<sub>3</sub> addition, treatment N<sub>0</sub>. For N<sub>89</sub>, fertilization was applied three times at an average rate of 26 kg N ha<sup>-1</sup> y<sup>-1</sup> (0.14 g kg<sup>-1</sup>) in March, April and May, evenly spread with a bottle on the pot surface. N<sub>0</sub> corresponded to native N<sub>soil</sub> (Figure 15).

Light treatment was constant over the growth period (December 2014 to June 2015) whereas fertilization was applied with three pulses. Because of the lack of the N decline effect seen in the growth curves (data not shown), the data taken at the end of the experiment were interpreted as arising from an integrated response over all the period. Mean temperature over the experiment was 21 ± 4 °C (standard deviation; (min. 14 °C, max. 30 °C). Mean air humidity over the experiment was 63 ± 8% (standard deviation) (min. 42%, max. 82%). Any undesirable species appearing in pots were manually weeded out. Pallets (considered here as subplot) gathered six pots, and all 180 pots were overspread on 40 subplots for technical convenience, with 20 subplots shaded. All other treatments (N and biotic interactions) were randomly distributed among subplots, in equal numbers in each L treatment.

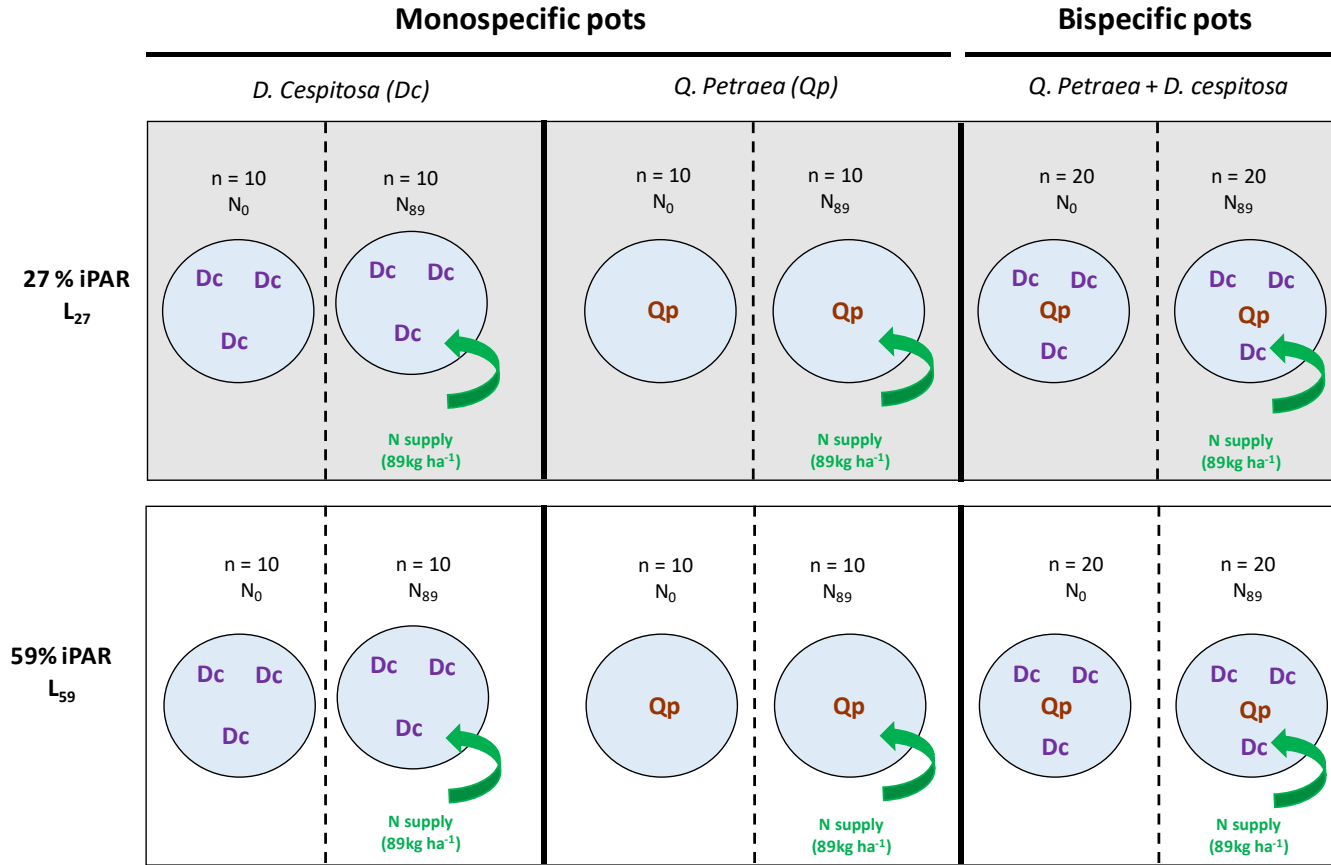


Figure 15 : Experimental design of all crossed treatment combinations. Dc = *D. cespitosa*, Qp = *Quercus petraea*, N = nitrogen, n = number of replicates.

### 5.3.2 Growth measurement

Heights of oak seedlings, highest *D. cespitosa* leaf, and diameter at the stem base of oak seedlings were measured every 10 days throughout the experiment. Relative growth rate (RGR) was calculated for diameter and height with the formula:

$$\text{RGR} = \frac{\ln(x_{t_2}) - \ln(x_{t_1})}{t_2 - t_1} \quad \text{Eq. 1}$$

where  $x$  is plant height or diameter,  $t_2$  is date of harvest, and  $t_1$  is date of planting.

### 5.3.3 <sup>15</sup>N labeling

<sup>15</sup>NO<sub>3</sub><sup>15</sup>NH<sub>4</sub> (20 mg of <sup>15</sup>N dissolved in 500 mL of water) was evenly supplied at the surface of each pot on June 05, 2015 to assess how N uptake during the vegetative



season was distributed between and within each species. Total N content and  $^{15}\text{N}$  isotopic abundance were determined by isotope-ratio mass spectrometry at the PTEF OC 081 (Nancy) functional ecology platform. Labeling methods and associated calculations are detailed in Vernay et al (2016).

#### 5.3.4 Plant harvesting

Plants were harvested on June 22, 2015. Aboveground parts and roots were collected in both species. For oak, aboveground parts were separated into woody parts and leaves and dried at  $60^{\circ}\text{C}$  for at least 48 h before dry weight determination, and roots were separated into fine (diameter  $< 2$  mm) and coarse (including taproot, diameter  $> 2$  mm). For *D. cespitosa*, no diameter distinction was made (diameter always  $< 2$  mm). Soil and stones left around the root were then washed out with tap water. A sub-sample (one per species) for each harvested pot was collected, wrapped in moist paper, and stored at  $-20^{\circ}\text{C}$  for morphological analysis. The remaining part was dried at  $60^{\circ}\text{C}$  for at least 48 h before dry weight determination.

#### 5.3.5 Root trait measurements

Frozen sub-samples of fine roots were thawed and scanned (Epson scanner, professional mode, 16 bits, dpi 600, pictures in TIF format). *D. cespitosa* roots were pre-colored with methylene blue to improve contrasts. Pictures were then analyzed with WinRHIZO® software (V2005a, Regent Instruments, Canada) to measure root length, surface and diameter. Specific root length (SRL) was expressed in  $\text{cm g}^{-1}$ .

#### 5.3.6 Intensity and importance of competition: calculation of indices

Intensity and importance of competition were assessed for both species using two indices, i.e.  $I_{\text{int}}$  and  $I_{\text{imp}}$ , where  $I$  for index refers to the neighborhood effect (Díaz-Sierra et al., 2016). We chose these indices as they are standardized and symmetrical, with finite limits, and thus allow unbiased comparisons. Calculations were done as follows:

$$I_{\text{int}} = 2 \times \frac{\Delta P}{P_{-N} + |\Delta P|} \quad \text{Eq. 2}$$

$$I_{\text{imp}} = 2 \times \frac{\Delta P}{2MP_{-N} - P_{-N} + |\Delta P|} \quad \text{Eq. 3}$$

where  $P_{-N}$  is plant performance without neighbor,  $\Delta P$  is the difference between plant performance with and without neighbor, and  $MP_{-N}$  is maximum plant performance among all combination treatments ( $MP_{-N}$  was reached in L<sub>59</sub>/N<sub>89</sub> for aboveground organs and in L<sub>59</sub>/N<sub>0</sub> for belowground organs). Dry biomass was chosen as the plant performance variable. Values of  $I_{\text{int}}$  and  $I_{\text{imp}}$  range between -1 and +2 and between -1 and +2/3, respectively. A negative or positive value means a competitive or a facilitative interaction, respectively.

### 5.3.7 Statistics

To analyze the effects of light intensity, nitrogen availability and biotic interactions on seedling growth, we performed analyses of variance with linear mixed effects models. All analyzed data were based on the variables measured at harvest at the end of this experiment, *i.e.* in June 2015, and thus quantified integrated plant responses from December 2014 to June 2015.

All factors and factor–factor interactions were included in the model simultaneously. Full models were simplified by removing insignificant higher-order interactions. To account for the spatial structure of our experimental design, we introduced a subplot random effect in the models. Final models were fitted using the restricted maximum likelihood method (REML) to better estimate variance components (Pinheiro and Bates, 2000). The `lme` function of the `nlme` package was used to fit the linear mixed effect models (Pinheiro et al., 2016). The conditional F-test given by the `anova` function of the `nlme` package was used to assess the significance of the different terms of the models. To determine which treatments differed from each other, we conducted multiple pairwise comparisons (Tukey’s HSD test) using the `lsmeans` package (Lenth, 2016). Because three-way interactions were never significant, we did not present them in our data. Comparison of <sup>15</sup>N allocation (%) between sole-grown species and mixed-grown species was assessed with a test of Student in each plant compartment.

RGR was measured via regular growth measurements enabling pot to also be included as a random factor for these variables. Preliminary analysis showed no effect of spatial position of each pot in the greenhouse. Some variables were transformed by a  $\log_{10}$  function to meet normality and homoscedasticity requirements.

All analyses were conducted with the R software version 3.3.2 (R Core Team, 2016).

## 5.4 Results

### 5.4.1 Effect of light, nitrogen and pot design on morphological and functional traits of oak seedlings and *D. cespitosa* tufts (**Erreur ! Source du renvoi introuvable.**, Annexe 1, Annexe 2, Annexe 3 and Figure 16)

Only  $N \times$  biotic interactions and  $L \times$  biotic interactions had significant effects on aboveground oak seedling dry weight (leaf dry weight and stem dry weight, Table 4).  $N \times L$  and  $N \times L \times$  biotic interactions did not show significant response (Table 4). Our data showed disordinal interactions (Doove et al., 2014), making simple factor interpretation irrelevant between sole and mixed grown oaks. Without neighbors data clearly showed a positive effect on aboveground oak biomass when light and/or nitrogen are highly available (Figure 16).  $L_{59}/N_{89}$  conferred significantly higher aboveground biomass than other combination treatments. These positive effects were erased by biotic interaction treatment, producing significant interactions between  $L \times$  biotic interaction and  $N \times$  biotic interaction (Figure 16A, Table 4). This pattern was observed for most of the oak variables studied (Appendix A) except for whole plant biomass which was only dependent on biotic interactions and was not significantly sensitive to factor interactions (Appendix A). Shoot/root, fine root area, leaf dry weight and total aboveground dry weight were all affected by  $L \times$  biotic interaction and  $N \times$  biotic interaction (Appendix A), with lower values in MSp treatments than in SSp and no visible effect of L and N in MSp (data not shown). However, root length and stem dry weight were only sensitive to  $L \times$  biotic interaction (Appendix A) whereas root diameter was only affected by  $N \times$  biotic interaction (Appendix A).

Dry weights of fine and coarse roots were not statistically different among all treatment combinations and were only dependent on simple effect of light and/or biotic interaction (Appendix B).

In contrast, aboveground biomass in mixed-grown *D. cespitosa* was unchanged compared with sole-grown *D. cespitosa*, except for L<sub>59</sub>/N<sub>89</sub> where aboveground biomass was greater in the mixture (Figure 16B). Aboveground biomass (mainly composed of leaves) was only affected by light and nitrogen availability, with no effect of interacting factors (Table 4). Only total plant dry weight was sensitive to factor interactions with the significant effect of N × L and N × biotic interactions (Annexe 1). A positive effect of light was observed on root length, root diameter, root area, fine root dry weight, and biotic interactions influenced the SRL trait in *D. cespitosa* (Annexe 1, Annexe 3). In conclusion, *D. cespitosa* performance was mainly dependent on simple effect of each factor (except for total plant dry weight, Annexe 1) with little effect of biotic interaction whereas oak seedlings strongly suffer from biotic interaction cancelling all positive effects of higher L and N availabilities.

Dry weights of fine and coarse roots were not statistically different among all treatment combinations and were only dependent on simple effect of light and/or biotic interaction (Annexe 1 and Annexe 2).

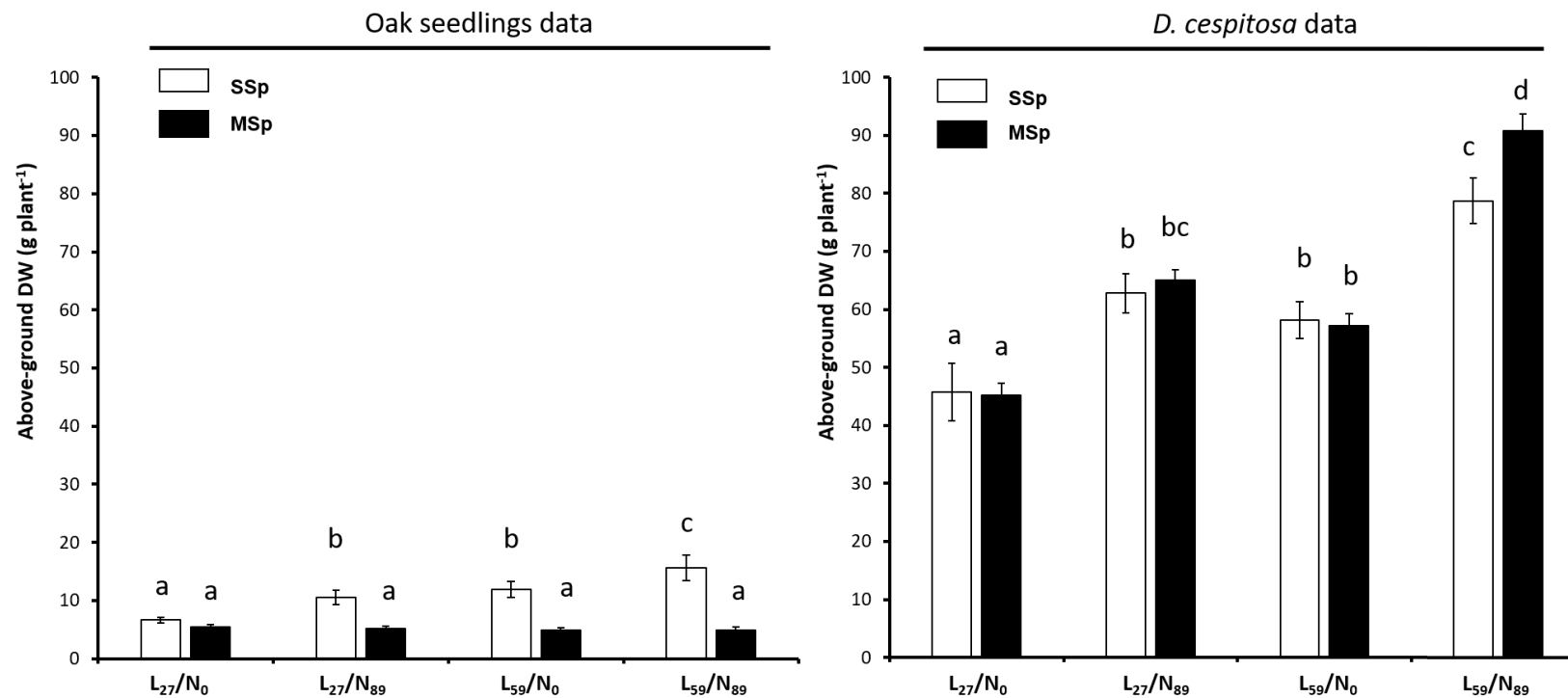
In contrast, aboveground biomass in mixed-grown *D. cespitosa* was unchanged compared with sole-grown *D. cespitosa*, except for L<sub>59</sub>/N<sub>89</sub> where aboveground biomass was greater in the mixture (Figure 16). Aboveground biomass (mainly composed of leaves) was only affected by light and nitrogen availability, with no effect of interacting factors (

Table 4). Only total plant dry weight was sensitive to factor interactions with the significant effect of N × L and N × biotic interactions (Annexe 1). An effect of light

was observed on root length, root diameter, root area, fine root dry weight, and biotic interactions influenced the SRL trait in *D. cespitosa* (Annexe 1, Annexe 3). In conclusion, *D. cespitosa* performance was mainly dependent on simple effect of each factor (except for total plant dry weight, Annexe 1) with little effect of biotic interaction whereas oak seedlings strongly suffer from biotic interaction cancelling all positive effects of higher L and N availabilities.

Total aboveground DW	Oak seedlings data					<i>D. cespitosa</i> data				
	n	numDf	denDf	F-values	p-values	n	numDf	denDf	F-values	p-value
<i>L</i>	<b>119</b>	<b>1</b>	<b>36</b>	<b>15.3</b>	<b>&lt;0.001</b>	<b>119</b>	<b>1</b>	<b>38</b>	<b>64.5</b>	<b>&lt;0.001</b>
<i>N</i>	<b>119</b>	<b>1</b>	<b>75</b>	<b>9.9</b>	<b>0.002</b>	<b>119</b>	<b>1</b>	<b>74</b>	<b>145.9</b>	<b>&lt;0.001</b>
<i>BI</i>	<b>119</b>	<b>1</b>	<b>75</b>	<b>104.2</b>	<b>&lt;0.001</b>	119	ns	ns	ns	ns
<i>L</i> × <i>N</i>	119	ns	ns	ns	ns	119	ns	ns	ns	ns
<i>L</i> × <i>BI</i>	<b>119</b>	<b>1</b>	<b>75</b>	<b>21.9</b>	<b>&lt;0.001</b>	119	ns	ns	ns	ns
<i>N</i> × <i>BI</i>	<b>119</b>	<b>1</b>	<b>75</b>	<b>11.5</b>	<b>0.001</b>	119	ns	ns	ns	ns

**Table 4 : Statistical values of model testing simultaneously simple and interaction effects of nitrogen, light and biotic interaction for aboveground biomass for oak seedlings (leaves and stem) and *D. cespitosa* (shoots). Only p-values from anova test <0.05 were displayed in bold. Df = degree of freedom (num = numerator and den = denominator), n = number of replicates, N= nitrogen, L = light, BI = biotic interaction, DW = Dry Weight, SRL = Specific Root Length.**



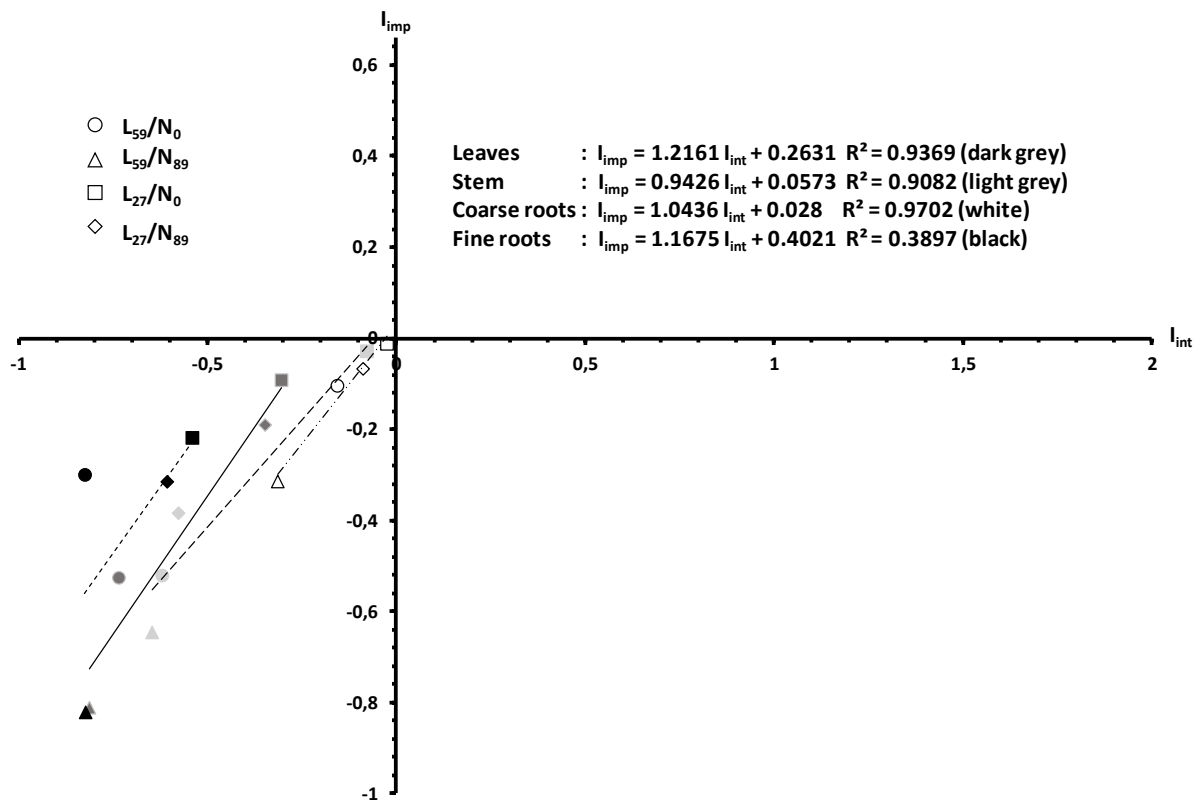
**Figure. 2.**

*Figure 16 : Aboveground dry weight in sole-grown and mixed-grown oak and *D. cespitosa* under a crossed combination of two levels of light ( $L_{59}$  and  $L_{27}$ ) and  $N_{soil}$  availability ( $N_{89}$  and  $N_0$ ; see Materials and Methods for further details). Aboveground parts correspond to leaves and stem in oak and shoots in *D. cespitosa*. Values are reported as means  $\pm$  SE ( $n = 10$  for sole-grown (SSp),  $n = 20$  for mixed-grown species (MSp), degree of freedom = 50). For statistical relevance, data were log<sub>10</sub>-transformed, but for readability, untransformed values are given in the figure. Different letters result from multiple pairwise comparisons (Tukey's HSD test) between each treatment combination at  $p < 0.05$ .*

#### 5.4.2 Intensity ( $I_{\text{int}}$ ) and importance ( $I_{\text{imp}}$ ) of interaction from neighbor species (Figure 17 and Figure 18)

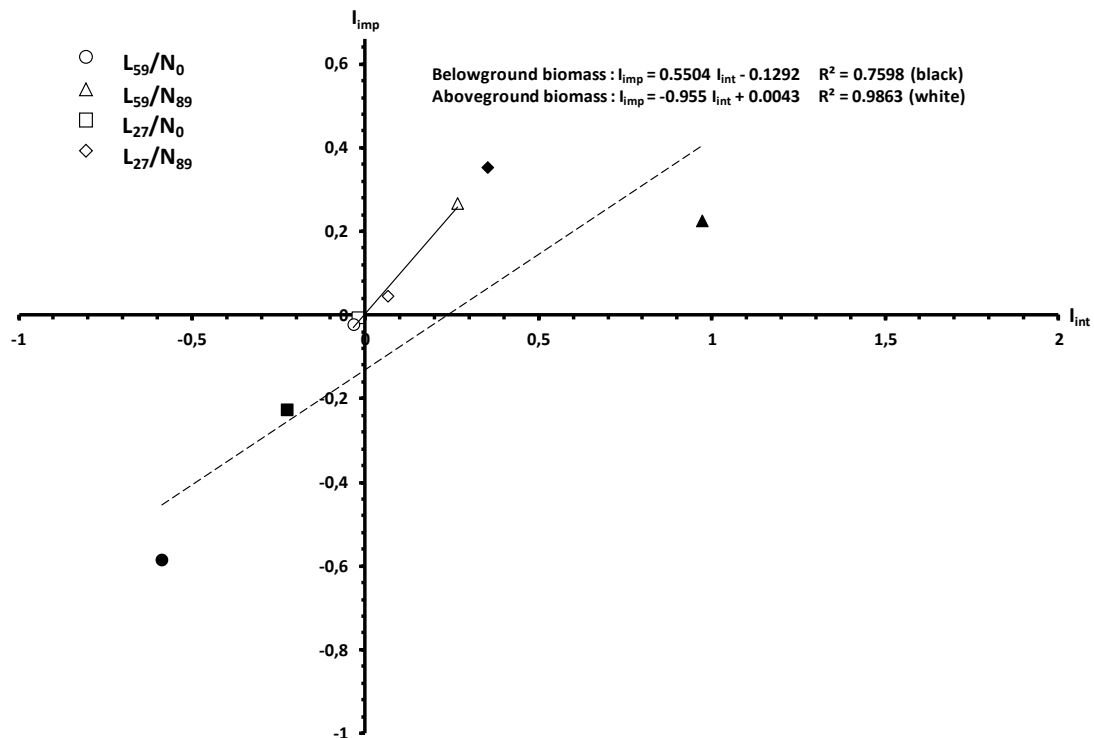
Considering the effect of *D. cespitosa* on oak seedlings (Figure 17), for every light  $\times$  N<sub>soil</sub> combination,  $I_{\text{int}}$  and  $I_{\text{imp}}$  values were negative for all oak organs, indicating that the interaction was always competitive.  $I_{\text{imp}}$  was highest (low competition) for L<sub>27</sub>  $\times$  N<sub>0</sub> and lowest (high competition) for L<sub>59</sub>  $\times$  N<sub>89</sub> (Figure 17). Moreover, for a given N supply, both indices showed lower negative values in L<sub>59</sub> than in L<sub>27</sub>. Within each L treatment, index values were more negative in N<sub>89</sub> than in N<sub>0</sub> (Figure 17). This pattern was observed for each organ, pointing to a common impact of *D. cespitosa* over the whole oak plant. Considering each oak organ respectively in aboveground and belowground compartments (MP<sub>-N</sub> value was not the same according to aerial or belowground organs, hindering comparison), leaves and fine roots had more negative values for both indices than, in order, stem and coarse root (except for L<sub>27</sub>  $\times$  N<sub>89</sub>, where indices were lower in stem than in leaves). These results show that competition was stronger in capture organs (*i.e.* leaves and fine roots) than storage organs (*i.e.* stem and coarse roots).





**Figure 17 : Relationship between importance ( $I_{imp}$ ) and intensity ( $I_{int}$ ) of interaction by *D. cespitosa* in oak. Indices were calculated for all crossed light  $\times$   $N_{soil}$  availability combinations based on dry weight in fine (black-filled) and coarse roots (white-filled), stem (light grey-filled) and leaves (dark grey-filled). Values are reported as means ( $n = 10$  for monoculture,  $n = 20$  in mixtures). Regression equations and coefficients for each compartment are listed in the figure.**

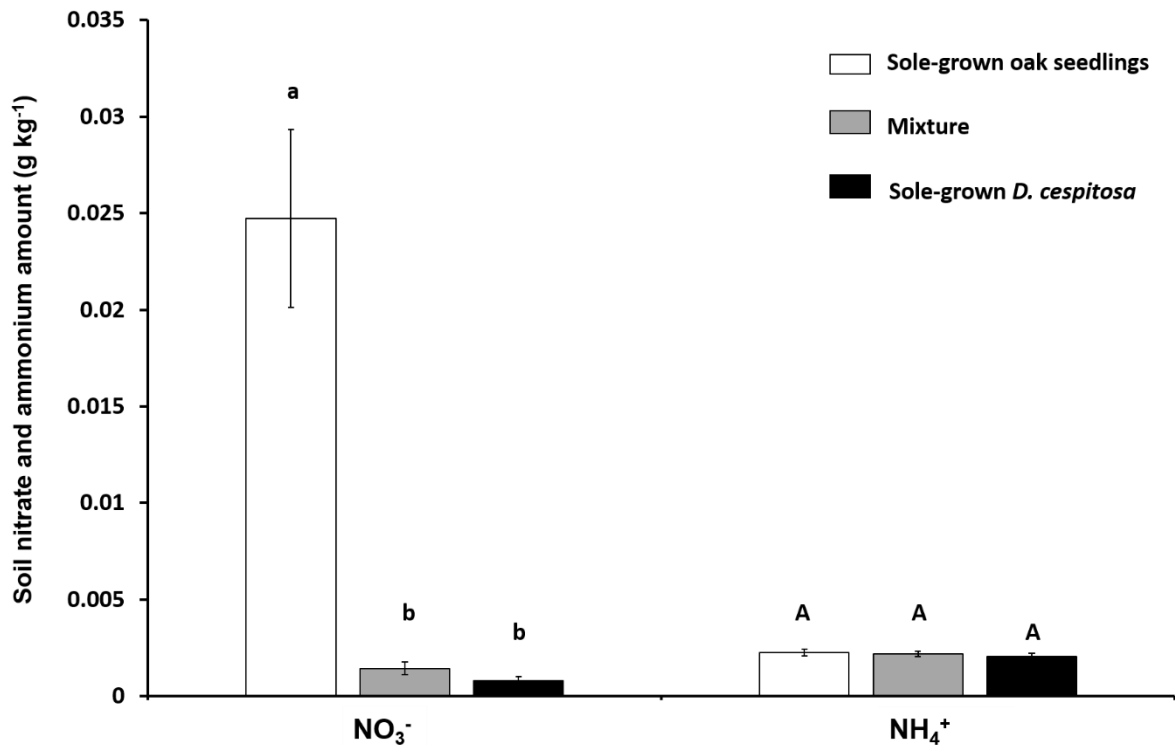
The results on the effect of oak on *D. cespitosa* suggest two types of interaction: antagonistic facilitation under  $N_{89}$  (positive indices for *D. cespitosa* but negative indices on oak seedlings) and competition under  $N_0$  (negative indices, Figure 18). The amplitude of the effect was much greater for belowground organs (very positive in  $N_{89}$  and very negative in  $N_0$ ) than aerial organs (close to zero, meaning a neutral interaction, Figure 18).



**Figure 18 :** Relationship between importance ( $I_{imp}$ ) and intensity ( $I_{int}$ ) of interaction by oak in *D. cespitosa*. Indices were calculated for all crossed light  $\times$   $N_{soil}$  availability combinations based on dry weight in aboveground (white-filled) and belowground (black-filled) compartments. Values are reported as means ( $n = 10$  for monoculture,  $n = 19$  in mixtures). Regression equations and coefficients for each compartment are listed in the figure.

### 5.4.3 Nitrate and ammonium amounts in soil at harvest (Figure 19)

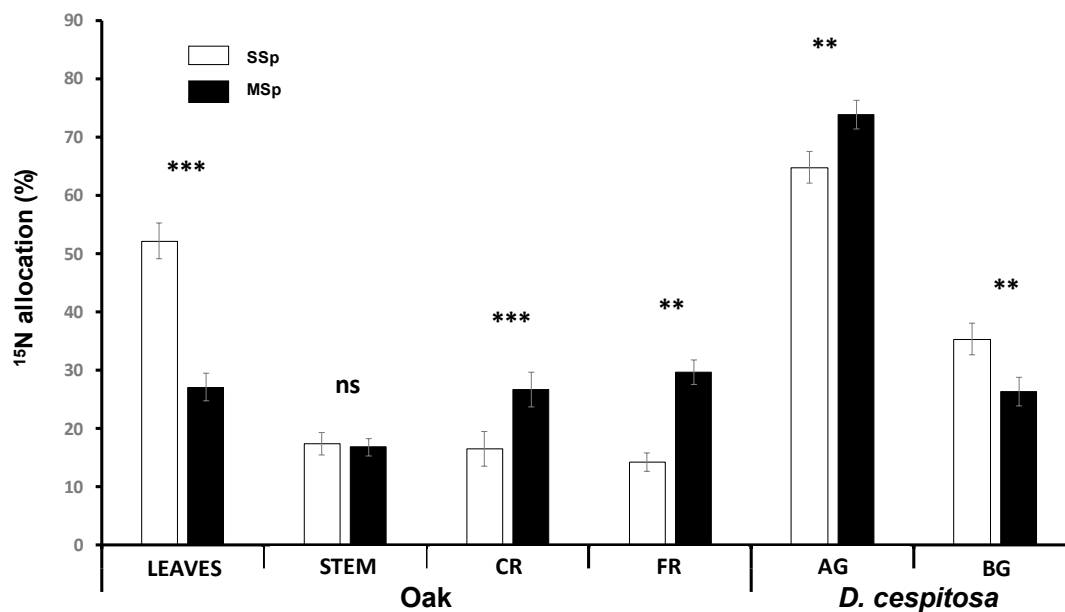
At the beginning of the experiment, amounts of nitrate and ammonium measured in pots were  $0.032 \text{ g kg}^{-1}$  and  $0.0013 \text{ g kg}^{-1}$ , respectively. After 6 months of growth, there were much larger amounts of soil nitrate left in pots with sole-grown oak than in pots with either sole-grown *D. cespitosa* tufts or the mixture (Figure 19). Amounts of soil ammonium showed no statistical difference according to mixture design or light  $\times$   $N_{soil}$  combination (Figure 19).



**Figure 19 :** Soil nitrate and ammonium levels ( $\text{kg}\cdot\text{ha}^{-1}$ ) at harvest in sole-grown oak and *D. cespitosa* or in the mixture under crossed light  $\times$   $N_{\text{soil}}$  combinations. Values are reported as means  $\pm$  SE ( $n = 3$  for monoculture,  $n = 6$  in mixtures, degree of freedom = 27). Different letters correspond to statistically significant differences between sole-grown and mixed-grown species at  $p < 0.05$ . Uppercase and lowercase letters refer to ammonium and nitrate data, respectively.

#### 5.4.4 Intra- and inter-specific allocation of soil inorganic $^{15}\text{N}$ (Figure 20)

Of 20 mg of  $^{15}\text{N}$  applied equally across the whole pot surface,  $7 \text{ mg} \pm 0.32 \text{ mg}$  ( $n = 238$ ) was taken up by the mixture, and 98% of  $^{15}\text{N}$  applied was taken up by *D. cespitosa*. In sole-grown oak seedlings,  $^{15}\text{N}$  was preferentially allocated to leaves (Figure 20). In contrast, when mixed-grown with *D. cespitosa*, the  $^{15}\text{N}$  allocation pattern changed:  $^{15}\text{N}$  allocation to oak leaves was lowered to the benefit of coarse and fine roots (Figure 20), with no change in the stem, which was not simply due to differences in biomass growth (Annexe 2). In sole-grown and mixed-grown *D. cespitosa* tufts,  $^{15}\text{N}$  was mainly distributed to aboveground parts (Figure 20). This difference was not due to biomass difference. Allocation to the aboveground parts was higher in the mixture, at the expense of belowground parts.



**Figure 20 :** Relative allocation of <sup>15</sup>N among leaves, stems, coarse roots (CR) and fine roots (FR) in oak seedlings and *D. cespitosa* for aboveground (AG) and belowground (BG) when sole-grown (SSp) or mixed-grown (MSp). Values are reported as means ± SE. ;\*,\*\*,\*\*\* correspond to  $p < 0.1$ , 0.05, 0.01 and 0.001, respectively; degree of freedom = 27.

## 5.5 Discussion

### 5.5.1 Do light and N modulate plant interactions?

Overall, increase in at least one of the two studied resource abundances to their highest level (L and/or  $N_{soil}$ ) led to a reduced aboveground biomass in mixed-grown oak seedlings when compared to low level of studied resources.

Deciphering combined effect of light and soil N on mixed-grown oak seedlings is not straightforward. Actually, neighbor-effect indices demonstrated a prevalence of light impact. Firstly, the size difference (in favor of taller oak seedlings) makes direct competition for light unlikely under our study set-up. Secondly, for a given abundance of light, adding the  $N_{soil}$  resource increased both the intensity and importance of competition for oak. This would suggest that greater light availability may lead to higher carbon gain by *D. cespitosa* (Vernay et al., 2016). This extra amount of carbon would indirectly promote root system growth and thus pre-emption of  $N_{soil}$ . The strong

ability of *D. cespitosa* to capture  $N_{\text{soil}}$  led to a subsequent bypass of extra available resources to the detriment of oak growth (Freschet et al., 2017). This response would explain the disordinal interaction observed (Doove et al., 2014), showing significantly different responses for oak seedlings only in sole-grown pots. Indeed, some studies have reported that belowground resources play a key role in driving the competition relationship: in fertile soil, competitive exclusion occurs, enhanced by higher biomass allocation to aboveground organs, switching competition from nutrients to light (DeMalach and Kadmon, 2017; Hautier et al., 2009; Newman, 1973). However, these conclusions mainly result from studies on grassland community, which share very similar ecological strategies. Here, perennials and ligneous species behaved differently and responded to different needs, which could explain why light would have a stronger influence. However, the two resources did not act independently (Rajaniemi, 2002), as highlighted by neighbor-effect indices. Taking into account crossed combinations of  $N_{\text{soil}} \times L$  thus brings fine-tuning elements that have seldom been investigated together (but see Pugnaire and Luque, 2001).

The only situation when *D. cespitosa* had no effect on oak growth and associated traits was under low levels of both resources (*i.e.*  $L_{27}$  and  $N_0$ ). This is consistent with common findings in the literature (Baribault and Kobe, 2011; Vernay et al., 2016) reporting weaker competition under low light and nutrient availability, as competitive species free up their space for stress-tolerant species (Grime, 1974a; Pierret et al., 2016).

### 5.5.2 How to explain the positive effect of oak seedling on *D. cespitosa* biomass?

Antagonistic facilitation (*i.e.* when species A has a positive effect on species B but B a negative effect on A) of *D. cespitosa* by oak seedlings, in the  $L_{59}/N_{89}$  treatment, was an unexpected and surprising finding (Schöb et al., 2014; Stachowicz, 2001).

Two processes may be proposed to explain this positive effect on *D. cespitosa*. First, oak seedlings could have a higher rhizodeposition in fertilized pot without any biomass change (Karst, Gaster, Wiley, & Landhausser, 2016). This supplementary

nitrogen supply might offer an extra soil N source, rapidly absorbed by *D. cespitosa*. As a perspective, identifying and then quantifying such fluxes would be hugely informative to help gain a finer understanding of the underlying mechanisms. Second, interspecific competition could be amplified in N<sub>89</sub>/L<sub>59</sub>, overcoming intraspecific poacea competition (Vernay et al., 2018). This process could be fostered by exudates which would act as signals in the rhizosphere, allowing self-recognition in a plant community (Delory et al., 2016). Exudates coming from other species may trigger positive feedback on root length and root density of *D. cespitosa* (Semchenko et al., 2014).

### 5.5.3 N<sub>soil</sub> depletion to the benefit of *D. cespitosa*

More than 90% of <sup>15</sup>N applied was massively absorbed by *D. cespitosa* tufts, in line with previous studies (Coll et al., 2004; Vernay et al., 2016).

According to Tilman's theory, this would suggest that the competitive relationship was due to a low  $R^*$  of *D. cespitosa*, *i.e.* a high growth potential at very low level of resources (Tilman, 1982). Such behavior raises questions over the sustainability of the grass life cycle. On the one hand, it is legitimate to question whether the strategy of *D. cespitosa* involves a continuous depletion of resources at the risk of not being able to maintain the whole organism later on due to excessive growth (Gersani et al., 2001; Hardin, 1968). On the other hand, "game theory" (trade-off between survival at community level and growth at plant level) would predict a trade-off between resource depletion for individual *D. cespitosa* growth and the cost of organism maintenance induced by its growth (McNickle and Dybzinski, 2013).

### 5.5.4 *In planta* <sup>15</sup>N allocation: a conservative strategy for oak

Oak seedlings in the mixture allocated much more <sup>15</sup>N to coarse and fine roots as sole-grown seedlings to the detriment of leaves. This phenomenon was observed in a very short time (only 6 months of interaction) which has rarely been quantified in literature. Indeed, this study shows that plant–plant interactions and their responses in terms of life strategy occur very rapidly. We suggest that higher oak N allocation to

belowground compartments may feed an N storage pool (Vizoso et al., 2008) instead of using it for prospection and resource capture, associated with low investment in tissue creation (fine root dry weight was constant despite N allocation change). Oak strategy is therefore conservative.

N resource can be taken up and assimilated quickly (Gao et al., 2015; Uscola et al., 2014). However, few studies have shown an early preferential N distribution to the root system, as has been done for carbon for instance (Kaiser et al., 2015).

### 5.5.5 Foster oak regeneration in practice

Because the presence of oak had an unexpected positive effect on *D. cespitosa* growth when N fertilizer was added, field fertilization cannot be recommended (Coll et al., 2004; Salifu et al., 2009). Use of preliminary N-loaded oak seedlings coming from a nursery would allow oak to benefit from its own internal N-reserve, improving its survival and its resistance to poacea-driven N-depletion (Salifu and Timmer, 2001; Vernay et al., 2018; Villar-Salvador et al., 2012). Another solution would be to consider foliar fertilization, allowing to target oak seedlings more specifically without fertilizing understory species (Gagnon and Deblois, 2014). All suggested solutions will not be efficient without poacea management reducing their density. This can be achieved decreasing light availability when possible.

## 5.6 Conclusion

As expected, *D. cespitosa* competed with oak seedlings. This competition arose whenever resources become more available (59% PFD for light and 89 kg.ha<sup>-1</sup> N supply). This study shows original responses of plant–plant interactions in different resource combination availabilities (antagonistic facilitation by oak seedlings on *D. cespitosa* and indirect influence of light). This further argues for considering crossed factors instead of one resource. Neighbor-effect indices indicated that light was a primary factor driving plant response, but this effect was indirect as driven by improved N<sub>soil</sub> uptake. Each species exhibited a contrasting response strategy to competition and

crossed  $N_{\text{soil}} \times$  light combinations: a conservative strategy for oak, and a capture strategy for *D. cespitosa*. Finally, *D. cespitosa* growth was enhanced by the presence of oak under high  $N_{\text{soil}}$ .

Investigating antagonistic facilitation and intra vs interspecific interaction balance of functional mechanisms offers interesting perspectives for further investigation: N storage in oak might play a pivotal role in coping with  $N_{\text{soil}}$  depletion by *D. cespitosa*. Other soil resources, such as water or phosphorus, also warrant attention.

## 5.7 Acknowledgments

This work received financially support from the European Agricultural Fund for Rural Development (EAFRD ‘Leader’ programme), the French Ministry of Agriculture, the Auvergne Region Directorate for Agriculture of (DRAAF), and the Allier department (CG 03). The authors thanks André Marquier, Christophe Serre, Aline Faure, Patrice Chaleil, Brigitte Saint-Joanis, Marc Vandame, Pascal Walser and Pierre Conchon for their invaluable help in preparing the greenhouse setup, managing daily pot watering and shading, weekly measurements of plant growth, plant and soil harvesting, data collection and sample processing. We also thank Dr Catherine Picon-Cochard for her expertise in running the WinRHIZO® software, and Dr Pascale Maillard for expediently shipping the isotope. The authors thank the certified facility in functional ecology (PTEF OC 081) from UMR 1137 EEF and UR 1138 BEF at the INRA Nancy-Lorraine research center for its contribution to isotopic analysis. The PTEF facility is supported by the French National Research Agency through the ARBRE Laboratory of Excellence programme (ANR-11-LABX-0002-01). Antoine Vernay was supported by a French Ministry of Research grant. Finally, the authors thank the three anonymous reviewers for their advice and comment.

## 5.8 Author’s contributions

AV, PM, TA and PB conceived the ideas and designed the methodology; AV and MF collected the data; AV, TP, PM, TA and PB analyzed the data; AV, PM, TA and



PB wrote the manuscript. All the authors contributed critically to the drafts and gave final approval for publication.

## 6 CHAPITRE VI : Rôle des réserves azotées dans la réponse des chênes sessiles à la compétition avec la canche cespiteuse

(Balandier et al., 2006; Coll et al., 2003; Picon-Cochard et al., 2001) Référence : Vernay, A., Malagoli, P., Fernandez, M., Perot, T., Améglio, T., & Balandier, P. (2018). 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*, 419–420, 130–138. <https://doi.org/10.1016/j.foreco.2018.03.039>

**Carry-over benefit of high internal N-pool on growth and function of oak seedlings (*Quercus petraea*) competing with *Deschampsia cespitosa***

Vernay<sup>1</sup> Antoine, Malagoli<sup>1</sup>, Philippe, Améglio<sup>1</sup> Thierry, Perot Thomas<sup>2</sup>, Fernandez Marine<sup>1</sup>, and Balandier Philippe<sup>2</sup>

(1) Université Clermont Auvergne, INRA, PIAF, F-63000 Clermont-Ferrand, France  
[antoine.vernay@uca.fr](mailto:antoine.vernay@uca.fr); [thierry.ameglio@inra.fr](mailto:thierry.ameglio@inra.fr); [philippe.malagoli@uca.fr](mailto:philippe.malagoli@uca.fr)

(2) Irstea, Research Unit on Forest Ecosystems (EFNO), Domaine des Barres, F-45290 Nogent-sur-Vernisson, France  
[philippe.balandier@irstea.fr](mailto:philippe.balandier@irstea.fr)

\*Corresponding author: +33 4 73 40 79 31  
[philippe.malagoli@uca.fr](mailto:philippe.malagoli@uca.fr)

**Key message**

Larger N supply from internal N reserve of perennial organs in oak seedlings can alleviate early competition exerted by *D. cespitosa* under well-watered conditions. It induces a carry-over effect during vegetative growth period whether photosynthesis is not hampered by lack of water availability.

## 6.1 Abstract

In contrast to N soil availability or carbon (C) reserves, the role of N reserves in plant interactions has been under-researched. The N-loading of tree seedlings in nurseries before plantation within a forest community to increase their survival and early growth is still controversial. We hypothesized that a larger N-loaded pool in oak seedlings during year  $n-1$  might favor growth and function during year  $n$  through higher N remobilization, and thus lessen the impact of competition from *Deschampsia cespitosa* (tussock grass).

In 2015, we cultivated two sets of one-year oak seedlings in 20 L pots with two nitrogen supply levels: no supply (N-unloaded) and 87 kg.ha<sup>-1</sup> (N-loaded), without competition and without water limitation. A greenhouse experiment was then undertaken in 2016 with the same two oak batches, but with 0, 1, 2 or 3 tillers of *D. cespitosa* in both N-loaded and N-unloaded batches. Half the pots were subjected to drought for one month (August 2016). Soil water availability was the prime factor driving plant growth and photosynthetic responses in oak, both with and without competition. Under well-watered conditions, a greater internal N pool was correlated with higher oak photosynthesis. A high internal N pool was also beneficial to oak seedlings under low competitive pressure from *D. cespitosa*. However, when grass density increased, intraspecific competition outweighed interspecific competition, and attenuated the negative effect of *D. cespitosa* on oak seedlings.

A carry-over effect of N-loading thus had a positive effect on growth and function in oak seedlings when no water stress occurred under low competition by *D. cespitosa*: this effect may derive from more N storage in perennial tissues, resulting in more N mobilized during vegetative growth. Our results underline the importance of the internal N pool in plant competition, and are evidence that a higher potential regenerative success rate of oak seedlings is related to abiotic conditions, competitive pressure and internal N pool.

**Key words:** carry-over effect, competition, *Deschampsia cespitosa*, forest regeneration, inter/intraspecific interactions, internal N pool, photosynthesis, *Quercus petraea* seedling, water stress

## 6.2 Introduction

Competition between tree seedlings and grass in forest ecosystems has been well characterized and documented (Balandier et al., 2006; Coll et al., 2003; Picon-Cochard et al., 2001). Tree seedling survival and early growth can be massively jeopardized by strong competition from understory species (Balandier et al., 2006; Provendier and Balandier, 2004). Common grass response to clear-cut results in severe soil resource depletion through very fast growth and extensive root systems that rapidly prospect large soil areas and profiles (Freschet et al., 2017a). Tree seedlings are much less efficient than grasses in taking up soil resources: they develop less rapidly and face low soil resource levels due to grass preemption. This leads to high seedling mortality rate or at least very poor early growth (Balandier et al., 2006; Cuesta et al., 2010; Frochot et al., 2009; Harmer and Morgan, 2007). To survive, tree seedlings thus resort to a lower allocation of carbon (C) and nitrogen (N) resources to growth and more resource storage in perennial organs (Shea et al., 2004): this allows C and N recycling to meet nutrient demand for growth later on, as environmental conditions improve.

Limited availabilities of light, soil water and nutrients, and their interactions impair seedling growth (Davis et al., 1998; Gaudio et al., 2011c). For instance, because most minerals are available only from soil solution, dryness can directly affect N availability (Giehl and von Wieren, 2014; Gonzalez-Dugo et al., 2005; He and Dijkstra, 2014), especially in well-lit plots where competition between grass and tree seedlings for belowground resources is strongest (Simon et al., 2017; Vernay et al., 2016).

Competition from grass is likely to increase in the near future, because of (i) scarcer water resources, as drought frequency and intensity are expected to increase (IPCC, 2014), and (ii) the greater ability of grass to prospect and take up available N resources (Coll et al., 2003; Collet et al., 1999; Van Hees, 1997).

Stocking internal resource pools in tree seedlings, especially for N, has been proposed to counteract nutrient starvation due to rapid N depletion by competitive grass root uptake (Salifu et al., 2009; Salifu and Timmer, 2001; Ya-Lin et al., 2015): a rich internal N pool will thus act

as a buffer compartment. N (and C) pools are well known to have a positive effect on plant functions under abiotic constraints, such as a better frost resistance (Mei et al., 2015; Morin et al., 2007), and an earlier and faster spring regrowth in roots (Malik and Timmer, 1998; Millard and Proe, 1992; Salifu and Timmer, 2001). Tree seedlings can also rely on this internal N pool to build new aerial organs during and after bud break (Bazot et al., 2016; Gomez and Faurobert, 2002; Millard and Grelet, 2010; Staswick, 1994). N-loaded oaks (*Quercus ilex* L.) exhibited a higher N concentration at whole plant level, resulting in higher leaf area and photosynthesis performance (Cuesta et al., 2010; Mei et al., 2015). Overall, an internal N pool may thus be a rescue option to cope with premature abiotic stress or nutrient starvation (Iqbal et al., 2012; Millard et al., 1990).

The beneficial effect of an internal N pool may have a residual effect: it has been shown that N-loaded trees such as Sitka spruce (*Picea sitchensis*) exhibit better aerial growth later in the season after bud break, two flushes being observed against only one for N-unloaded Sitka spruce (Millard and Proe, 1992). This could be interpreted as a carry-over effect of higher internal N pool recycling. Nevertheless, no study has yet evidenced any ecophysiological process related to the internal N pool that would explain this growth difference.

In grass, plants can also use N recycling to ensure regrowth in spring and keep a high level of growth and function irrespective of environmental nutrient availability. N reserves are stored in cord roots, internodes and seeds after aboveground biomass production ceases in summer. They are then recycled to new leaves after winter, as shown in *Molinia caerulea* in a fertile environment (van Heerwaarden et al., 2005). During the growing season, retranslocation of old leaf nutrients to new leaves enables grasses such as *D. cespitosa* (Davy, 1980) or *Festuca rubra* and *Agrostis capillaris* (Bausenwein et al., 2001) to offset nutrient soil deficiency.

To our knowledge, no study has yet explored the carry-over effect of the internal N pool on tree seedling growth and function during the subsequent vegetative season, in competition with grass. Some limited studies have focused on the functional role of the internal N pool in tree seedlings (Barbaroux et al., 2003; Millard and Grelet, 2010).

In this study we examined the role of the internal N pool of sessile oak seedlings (*Quercus petraea*) in competition with *D. cespitosa*. Two levels of internal N pools of oak seedlings were tested during the early interaction phase, a critical period for young trees, which drives their successful establishment and survival (Hangs et al., 2002). Two contrasting water regimes and

three competitor densities were the other two factors of our experimental design. Both species are common in temperate forests, and are frequently found together in temporarily flooded stands (Davy, 1980). *D. cespitosa* often causes regeneration failure of *Q. petraea*, an oak species fairly tolerant to drought (Becker and Levy, 1982; Breda et al., 1993); *D. cespitosa*, though known as a hygrophilous species, is also reported to cope well with dry periods (Davy, 1980; Rahman, 1976). We focused on the early response of both species during six months of interaction.

We hypothesized that a well-stocked internal N pool in oak would improve seedling performance (growth and function) compared with a low internal N pool during early competition with *D. cespitosa* in both non-stressful and stressful contexts (here, drought and high grass density). The N pool accumulated during the previous year would be expected to produce higher leaf and root biomass and/or richer foliar tissues. More efficient first leaves would foster growth and resource capture early in the vegetative season, enhancing global plant performance under strong neighbor density and water stress.

## 6.3 Material and methods

### 6.3.1 Experimental design and location

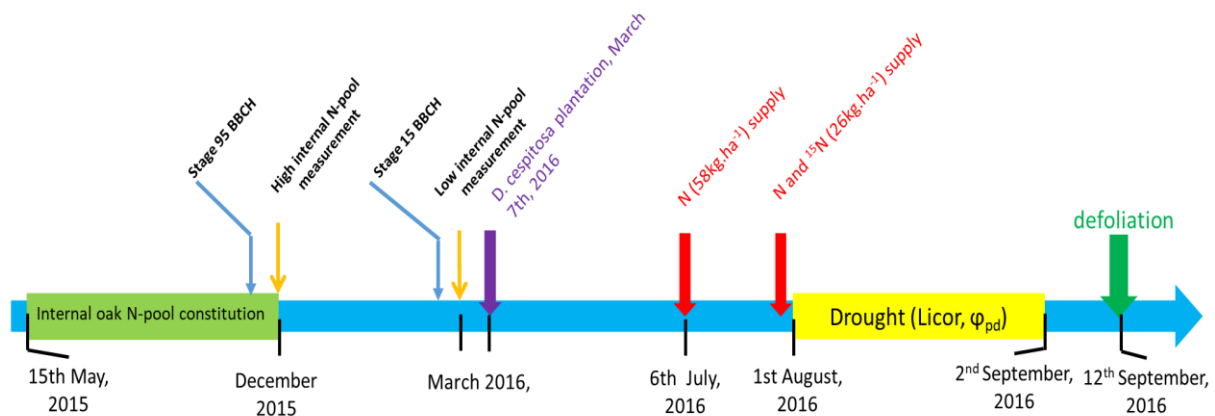
A greenhouse experiment with 20 L pots was set up at the INRA, UMR PIAF research unit in Clermont-Ferrand (Auvergne, France, 45°45' N, 3°07' E, altitude: 394 m). The experiment lasted from mid-May 2015 to September 2016 (Figure 21). On 15 May 2015 we planted 144 one-year-old bare root oak seedlings (*Quercus petraea* Matt (Leib.) ( $23 \pm 0.5$  g fresh weight per tree) sourced from a local tree nursery in 20 L pots (one seedling per pot) filled with a clay-sandy soil (clay 20.3%, loam 22.8%, sand 56.9%, pH 6.15, total N content  $1.45 \text{ g kg}^{-1}$ , total C content  $14.6 \text{ g kg}^{-1}$ ). They were cultivated in a sunny outdoor location in full light in 2015, and then transferred to a greenhouse in November 2015. Half the pots (72) received N fertilizer at an average rate of  $29 \text{ kg} \cdot \text{ha}^{-1}$  in May, June and July 2015 (*i.e.*  $90 \text{ kg} \cdot \text{ha}^{-1}$  in all, or 927 mg of inorganic N per pot) ( $N_{\text{INT}+}$ ), while the other pots (72) received no N supply ( $N_{\text{INT}-}$ ) (Figure 21). Our purpose was to favor the formation of N reserves in half the oak seedlings. To make sure this was achieved, we collected ten oaks in December 2015 and eight in March 2016. After drying and grinding, N content (%N) was measured in trees from harvested root systems

(fine roots + taproot mixed as a single sample) and stems in  $N_{INT+}$  and  $N_{INT-}$ , by a CHN elemental analyzer (Flash EA 1112 Series, THERMO-ELECTRON).

N amount per plant ( $N_m$ ) was calculated by

$$N_m = \%N \times DW_{organ} \quad \text{Eq.1}$$

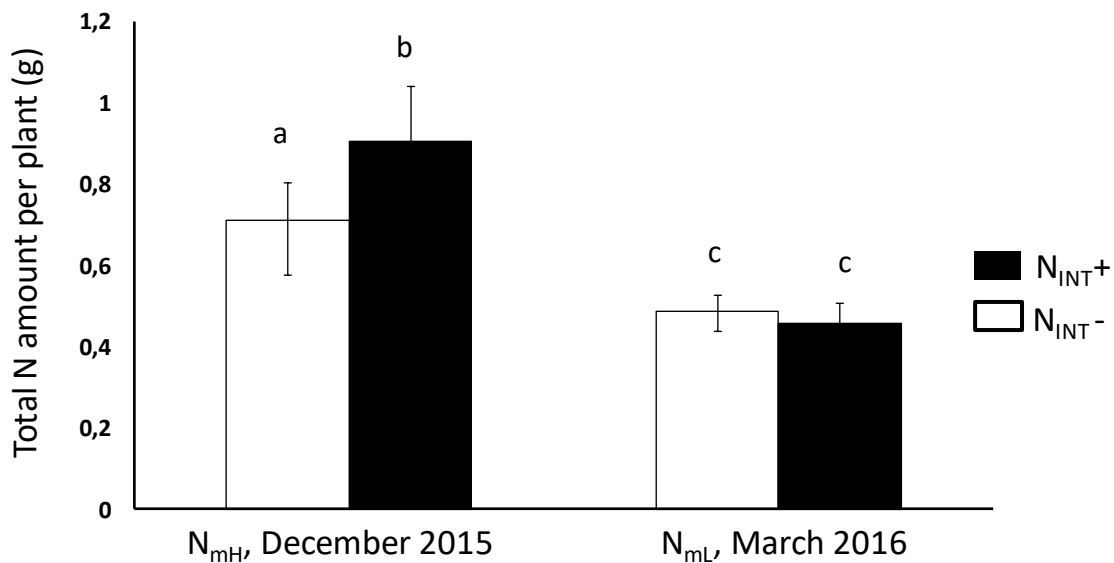
where %N stands for N content expressed on a dry weight basis, and  $DW_{organ}$  the dry weight of the harvested organ.



**Figure 21 : experimental time line**

N stock was defined as the difference in  $N_m$  in perennial organs between December 2015 (internal N pool assumed maximum due to storage of N retranslocated from senesced leaves and N taken up during autumn:  $N_{mH}$ ) and March 2016 (internal N pool assumed minimum due to massive remobilization of N toward growing sink organs such as buds, leaves and roots:  $N_{mL}$ ) (Gerant et al., 2017).  $N_{mH}$  was assessed after stage 95 of the international BBCH code (50% of leaves had changed color).  $N_{mL}$  was assessed at budburst, stage 15 of the international BBCH code (50% of unfolded leaves) (Meier et al., 2009).

In December 2015  $N_{mH}$  was significantly higher in  $N_{INT+}$  than in  $N_{INT-}$  oaks at whole plant level (mainly due to root stock difference, data not shown). In March 2016,  $N_{mL}$  was similar in  $N_{INT+}$  and  $N_{INT-}$  oak seedlings (Figure 22). Hence N stock in  $N_{INT+}$  was higher than N stock in  $N_{INT-}$  ( $0.45 \text{ g} > 0.22 \text{ g}$ ). N stock could be remobilized in new organs or used for maintenance during dormancy. However, since the two oak groups ( $N_{INT+}$  and  $N_{INT-}$ ) had the same abiotic environment and showed no growth difference, we considered that they used the same amount for metabolic maintenance, and the N amount remobilized at budburst was higher in  $N_{INT+}$  than in  $N_{INT-}$ .



**Figure 22 : N pool in woody parts (stem and root system) of oak seedlings. High N amount ( $N_{aH}$ ) corresponds to internal N-pool in oak seedlings after complete senescence in December 2015 and low N amount ( $N_{aL}$ ) is the internal N-pool at bud burst (stage 15, half of leaves completely spread) at the end of March, 2016. PF+ (black filling) corresponds to seedlings which received  $90 \text{ kg} \cdot \text{ha}^{-1}$  during the vegetative season of 2015 and PF- (white filling) had only access to native N into the soil. Values are reported as means  $\pm$  se ( $n = 20$  for  $N_{aH}$ ,  $n = 16$  for  $N_{aL}$  per N treatment). Different letters correspond to a statistically significant difference between stock and PF  $\times$  date treatments at  $p < 0.05$ .**

### 6.3.2 Competition design

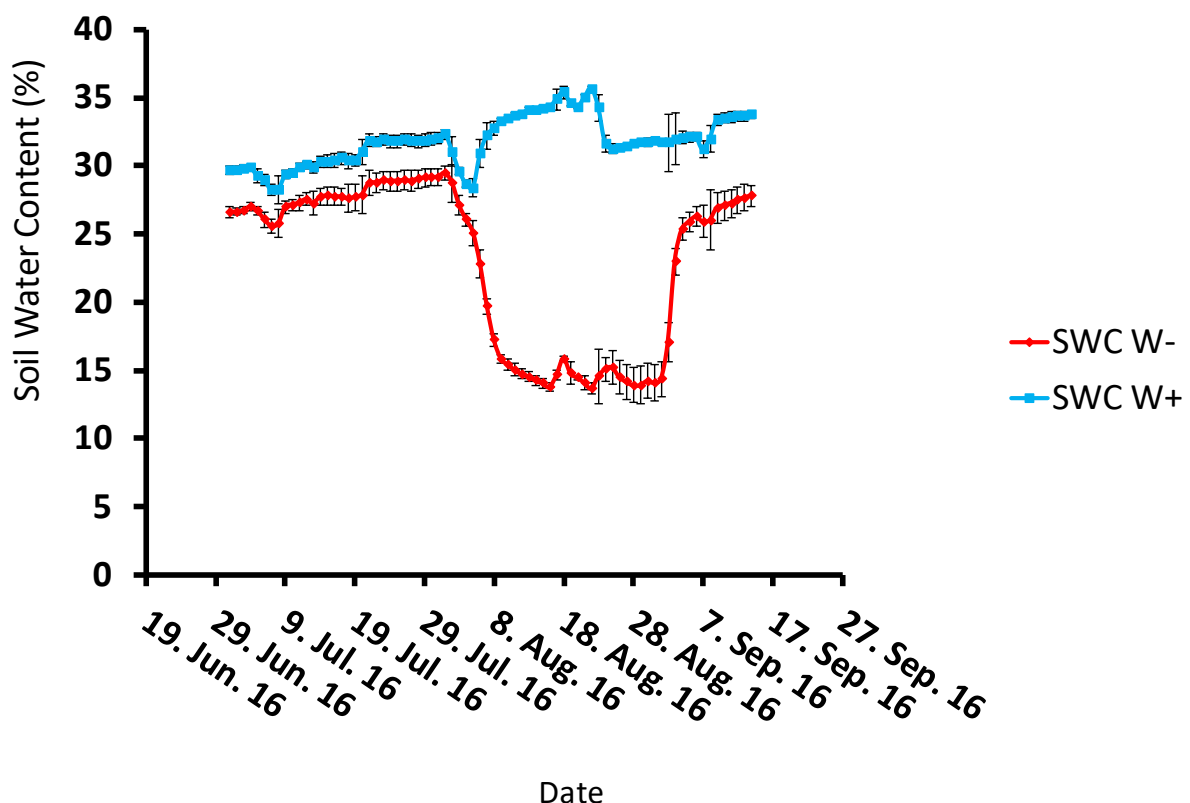
*Deschampsia cespitosa* (L.) tufts (aboveground parts + roots) were carefully collected under natural forest conditions at Paray-le-Frésil (Auvergne, France;  $46^{\circ} 39' \text{ N}$ ,  $3^{\circ} 36' \text{ E}$ ), and transplanted into the oak pots on 7 March 2016. Oak seedlings were grown either without *D. cespitosa* (L.) or with different grass densities in terms of tiller numbers, treatment (T),  $1.1 \pm 0.04 \text{ g}$  per tiller fresh weight of *D. cespitosa*: 0T ( $n = 36$  seedlings), 1T ( $n = 18$ ), 2T ( $n = 18$ ), and 3T ( $n = 18$ ).

### 6.3.3 Water stress treatment (W)

Until August 2016, water was provided close to the field capacity to prevent water stress. Irrespective of *Deschampsia cespitosa* density, half the pots then underwent water stress (W-) to mimic a drought period for one month (August 2016). Soil water content (SWC) at field



capacity and wilting point in pots were measured with reflectometry probes (Spectrum WaterScout SM100): 38% and 12% of soil water content (SWC), respectively. We used these values to calculate the relative extractable water content REW (Vicca et al., 2012), an index that takes into account soil ability to retain water to assess extractability of water; 0.4 is considered as the threshold value below which water is assumed to be limiting in the soil (Granier et al., 2007; Vicca et al., 2012). We restricted water supply to reach REW values below 0.4 (*i.e.* <22.9% SWC) in the W- treatment. During drought, SWC ranged from 29.5% (REW = 0.61) when the watering system was stopped (1 August 2016) to 13.7% (REW = 0.03) (daily mean) at the end of the drought period (1 September 2016, W-) (mean during drought  $17.1\% \pm 0.8\%$ , REW = 0.16) (Fig A.2). The other half of the pots were well-irrigated (W+ treatment), with REW > 0.4. SWC reached 35.7% (REW = 0.84) (1 August 2016) and 28.4% (REW = 0.57) (1 September 2016) (daily mean) during the same period (mean during drought  $32.7\% \pm 0.3\%$ , REW = 0.73) (Figure 23).



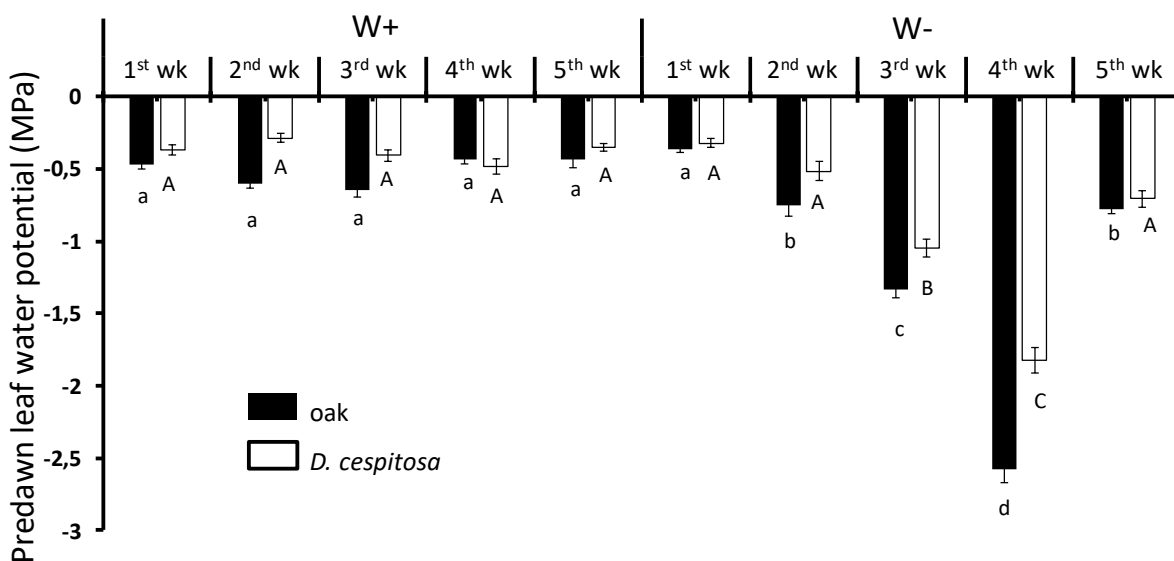
**Figure 23 :** Soil Water content between June and September 2016 among pots. Means per day  $\pm$  sd were represented. In blue, SWC W- corresponds to drought treatment (REW<0.4) and in red, SWC W+ corresponds to well-watered pots (REW>0.4).

#### 6.3.4 Predawn leaf water potential measurements

During the drought period, predawn leaf water potential ( $\Psi_{pd}$ ) was measured weekly in all the treatment combinations. Two leaves per species were collected before sunset, and  $\Psi_{pd}$  was estimated with a pressure chamber (Scholander et al., 1965). The mean value of the two measured leaves per plant was used as single replicate.

In W+,  $\Psi_{pd}$  values were similar over the 5 weeks (mean value  $-0.5 \pm 0.02$  (SE) MPa). No difference was observed between the two species, except at the second week ( $-0.6 \pm 0.03$  (SE) MPa vs  $-0.3 \pm 0.03$  (SE) MPa for oaks and *D. cespitosa*, respectively) (Figure 23). This difference could be explained by an increase in temperature before watering system adaptation (Figure 24).

In W-, water shortage resulted in a decrease in  $\Psi_{pd}$  from the second week for oaks and from the third week for *D. cespitosa* (Figure 23);  $\Psi_{pd}$  values ranged from  $-0.3 \pm 0.04$  (SE) MPa to  $-1.8 \pm 0.06$  (SE) MPa for *D. cespitosa* and from  $-0.4 \pm 0.03$  (SE) MPa to  $-2.6 \pm 0.06$  (SE) MPa for oak seedlings. We noted no significant difference between species. As soon as water was re-supplied (at the end of the fourth week),  $\Psi_{pd}$  values were less negative, reaching a value similar to W+ in *D. cespitosa*, and an intermediate value in oak leaves, close to  $\Psi_{pd}$  observed after only one week of drought (Figure 24).



**Figure 24 :** Predawn leaf water potential ( $\Psi_{pd}$ ) of oak seedling and *D. cespitosa* during the drought period from 1<sup>st</sup> August 2016 to 2<sup>nd</sup> of September 2016 (weeks). Data were collected weekly each Monday and Tuesday to cover all of treatments. Data are shown for the two hydric treatments, W+ ( $REW > 0.4$ ) and W- ( $REW < 0.4$ ), see Materials and Methods for more details. Black bars display oak seedling values and white bars *D. cespitosa* values. Values are reported as means  $\pm$  se ( $n = 17$  for *D. cespitosa*,  $n = 22$  for oaks). Different letters correspond to a statistically significant difference between measurement weeks for each species studied (uppercases for *D. cespitosa* and lower case for oak seedlings) with  $p < 0.05$ .

### 6.3.5 N-fertilization

N fertilizer was supplied because of N scarcity at the end of 2015 ( $9 \pm 1 \text{ mg.kg}^{-1}$  of  $\text{NO}_3^-$  in soil and  $4 \pm 0.2 \text{ mg.kg}^{-1}$  of  $\text{NH}_4^+$ ) in the pots: oak seedlings had been taking up resources for one year and soil inorganic nitrogen had been leached from the pots during the outdoor experiment. N fertilizer was evenly distributed over the pot surface of all the pots twice in 2016, with a solution of  $\text{NH}_4\text{NO}_3$ . In all,  $85 \text{ kg N ha}^{-1}$  was provided ( $818 \text{ mg}$  of inorganic N per pot or  $0.004 \text{ g.kg}^{-1}$ ): the first application corresponded to  $58 \text{ kg N ha}^{-1}$  (July 6 2016), the second to  $26 \text{ kg N ha}^{-1}$  (July 29 2016, Figure 21)

### 6.3.6 $^{15}\text{N}$ supply and N content

Isotopic labeling was used to assess how N taken up during the drought period was distributed in the foliage of each species.  $^{15}\text{NO}_3$ / $^{15}\text{NH}_4$  ( $42 \text{ mg}$  of  $^{15}\text{N}$  dissolved in  $500 \text{ mL}$  of water) was evenly supplied at the surface in 70 pots on 29 July 2016. Total N content and  $^{15}\text{N}$

isotopic abundance were determined only on the foliar compartment, with an IRMS on PTEF OC 081 (INRA Nancy-Lorraine, EEF team, Champenoux). Leaf samples collected at the beginning of the first week (02/08/2016), the second week (09/08/2016) and the fifth week (last week, 30/08/2016) of the drought period were analyzed. Labeling methods and associated calculations are detailed in Vernay et al. (2016).

### 6.3.7 Inorganic soil nitrogen

We estimated inorganic soil nitrogen (iNsoil) at the beginning (2 August) and at the end of the drought period (29 August). We sampled 20 cm soil cores in the middle of the pot in each NINT  $\times$  T  $\times$  W ( $n = 5$  per treatment combination). Samples were frozen and stored at  $-20$  °C and then analyzed with the Berthelot color reaction (Weatherburn, 1967) for ammonium, and ionic chromatography on METRHOM chain analysis (Metrohm AG Oberdorfstrasse 68 CH-9101 Herisau) for nitrates. At the beginning of the drought treatment, NO<sub>3</sub><sup>-</sup> ( $n = 85$ ) and NH<sub>4</sub><sup>+</sup> ( $n = 85$ ) soil content were respectively  $6 \pm 1$  mg.kg<sup>-1</sup> of dry soil and  $3 \pm 0.3$  mg.kg<sup>-1</sup>. At the end of the drought treatment they were  $11 \pm 2$  mg.kg<sup>-1</sup> and  $6 \pm 0.2$  mg.kg<sup>-1</sup> respectively, with no significant effect of any treatment (data not shown).

### 6.3.8 Measurement of leaf maximal carbon assimilation ( $A_{\max}$ ) and stomatal conductance ( $g_s$ )

Leaf gas exchange measurements were performed weekly over all treatments ( $n = 3$  per W  $\times$  T  $\times$  N<sub>INT</sub> combination), during the drought period. Maximum assimilation ( $A_{\max}$ ) and stomatal conductance ( $g_s$ ) were measured with a Li-Cor 6400 Portable Photosynthesis System (Li-Cor, Lincoln, NE, USA). Photosynthetic active radiation (PAR) was set at  $1500 \mu\text{mol m}^{-2}\text{s}^{-1}$  to mimic high light conditions, and CO<sub>2</sub> supply was maintained at  $400 \pm 0.05$  ppm. Vapor pressure deficit (VPD) was  $1.1 \pm 0.01$  kPa, and leaf temperature  $24.6 \pm 0.1$  °C. Two leaves per species per pot were measured, and the average of these two measurements was used as a replicate in analysis (*i.e.* one value per species per pot). For *D. cespitosa* measurements, several leaves were gathered to fill the measurement window with minimal gaps or overlapping to obtain values comparable to a single oak leaf surface.

### 6.3.9 Growth measurement

Length of stem and collar diameter of oak seedlings and length as the highest leaf and tuft diameter for *D. cespitosa* were measured every 10 days during the experiment. We used measuring tape for length measurements and calipers for diameter measurements at fixed stem level. Relative growth rate (RGR) was calculated as:

$$\text{RGR} = \frac{\ln(x_{t_2}) - \ln(x_{t_1})}{t_2 - t_1} \quad \text{Eq. 2}$$

with  $x$  the plant length or diameter,  $t_2$  the end of drought date, and  $t_1$  the date of plantation.

### 6.3.10 Plant harvesting

In mid-September 2016 (Figure 21), leaves were counted and collected from all oak seedlings. All the aboveground biomass of *D. cespitosa* was harvested. Plant material was dried at 60 °C for at least 48 h and then weighed for both species.

### 6.3.11 Statistics

A crossed factorial design with three factors was used: water (W-/W+), internal N pool (N<sub>INT</sub>-/N<sub>INT</sub>+), and *D. cespitosa* density (0/1/2/3 tillers per pot noted 0T/1T/2T/3T, respectively). Preliminary tests demonstrated no effect of spatial position of pots in the greenhouse in terms of air temperature, light availability or relative humidity. *D. cespitosa* density (T), water stress (W) and preliminary fertilization (N<sub>INT</sub>) were implemented as fixed effects in a linear model. ANOVA type III and multiple mean comparison estimated single factor effects and their interactions. Pots were stood six to a pallet (subplots) for practical convenience, and so subplot was integrated in our statistical model as a random effect. Our statistical model considered all factors and factor interactions. Insignificant higher-order interactions were removed to simplify the model according to each studied variable. Simplified models were then fitted with the restricted maximum likelihood method (REML) to better estimate variance components (Pinheiro and Bates, 2000). The lme function of the nlme package was used to fit the linear mixed effect models (Pinheiro et al., 2016).

Because the establishment of the water stress was gradual, we used data from the end of the period (when stress was highest) in the linear mixed model. Data were analyzed using R statistical software (R Core Team, 2016).

## 6.4 Results

### 6.4.1 Response of plant growth and function to water availability, internal N pool of oak seedlings and tiller density (Annexe 4, Annexe 5)

In  $W^-$ ,  $A_{\max}$  and  $g_s$  were lower for both species than in  $W^+$  (Annexe 4a and Annexe 5a). In oak, leaf dry weight was also lower in  $W^-$  than in  $W^+$ , whereas in *D. cespitosa* values of length RGR and diameter RGR were significantly lower in  $W^-$  (Annexe 4a and Annexe 5a), with no change in leaf dry weight.

In  $N_{\text{INT}^+}$ , leaf dry weight and diameter RGR, together with  $A_{\max}$  and  $g_s$ , were higher for oak and lower for *D. cespitosa* than in  $N_{\text{INT}^-}$  (Annexe 4a and Annexe 5a).

*D. cespitosa* density had a negative effect on leaf dry weight in oak beyond 2T. It also led to lower oak length RGR in 3T compared with 0T;  $g_s$  in oak was significantly lower only for density 1T (Annexe 4a).

We noted that when tiller density increased to 2T, total *D. cespitosa* leaf biomass was also higher. However, no statistical difference appeared between 2T and 3T; a third tiller did not increase total leaf biomass of grass (Annexe 5a).

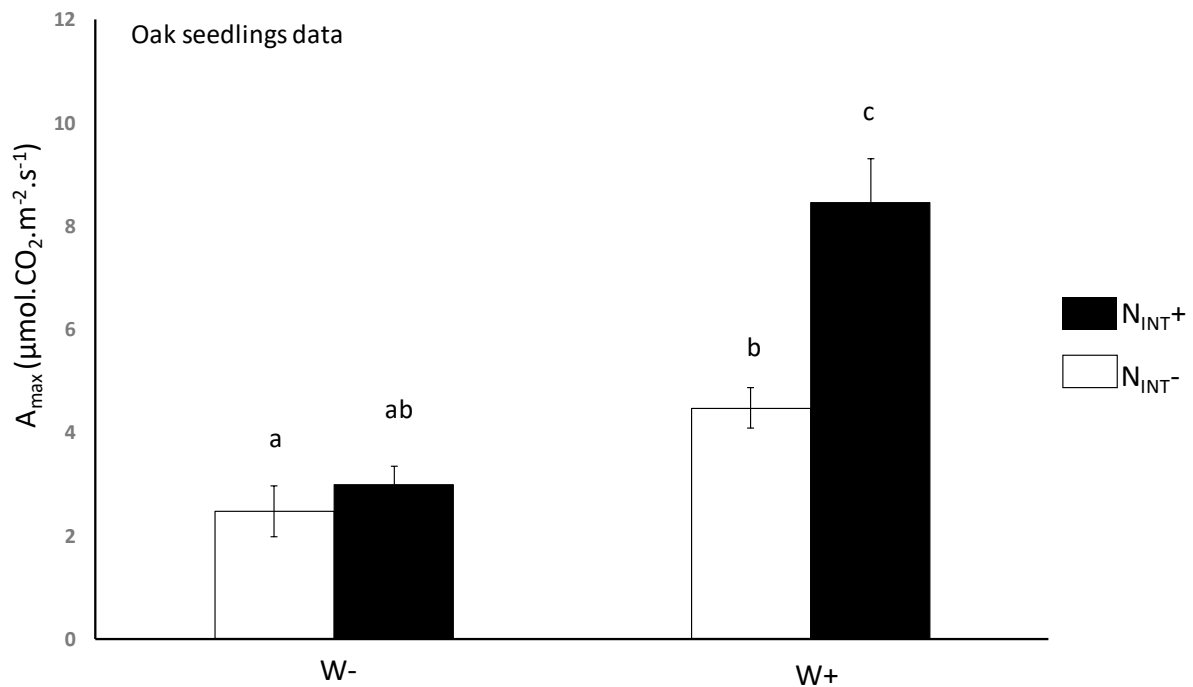
### 6.4.2 Response of $A_{\max}$ in oak and *D. cespitosa* to $W \times N_{\text{INT}}$ (Figure 25) and $T \times N_{\text{INT}}$ interactions (Figure 26, Figure 27)

In oak no effect of  $W \times T$  combination was observed (Annexe 4c) on  $A_{\max}$ . By contrast,  $A_{\max}$  values were much more responsive to  $W \times N_{\text{INT}}$  (Figure 25, Annexe 4b) and  $T \times N_{\text{INT}}$  (Figure 26, Figure 27, Annexe 4d):  $A_{\max}$  was higher in  $W^+/N_{\text{INT}^+}$  and for low grass density with  $N_{\text{INT}^+}$ .

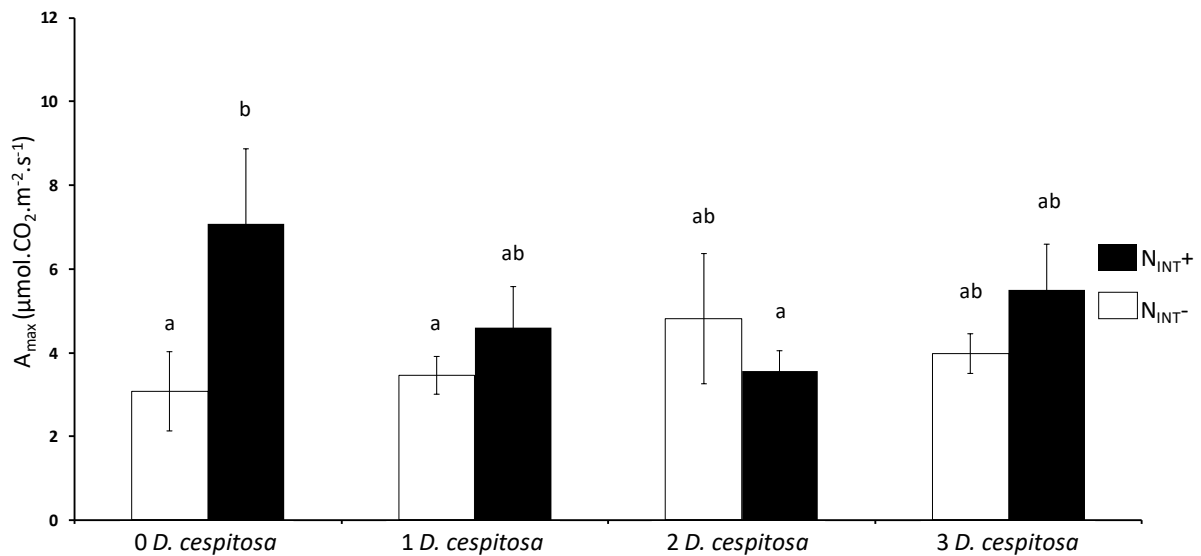
For  $N_{INT} \times T$  interaction treatment, results show that oak  $A_{max}$  did not respond to number of tillers in  $N_{INT-}$ , whereas  $A_{max}$  values were higher when oak was alone (*i.e.* 0T) in  $N_{INT+}$ ;  $A_{max}$  was then lowest for 2T (Figure 26, Annexe 4d), close to  $N_{INT-}$  values.

In *D. cespitosa*, in the  $N_{INT-}$  treatment, maximum values for  $A_{max}$  were measured for 1T; they then reached a minimal value for 3T (Figure 27, Annexe 5d). By contrast, in  $N_{INT+}$ , *D. cespitosa*  $A_{max}$  values were drastically lowered for 1T compared with  $N_{INT-}$ . This value did not significantly change according to density (Figure 27, Annexe 5d). At the highest density,  $A_{max}$  values were in the same range for either  $N_{INT}$  treatment.

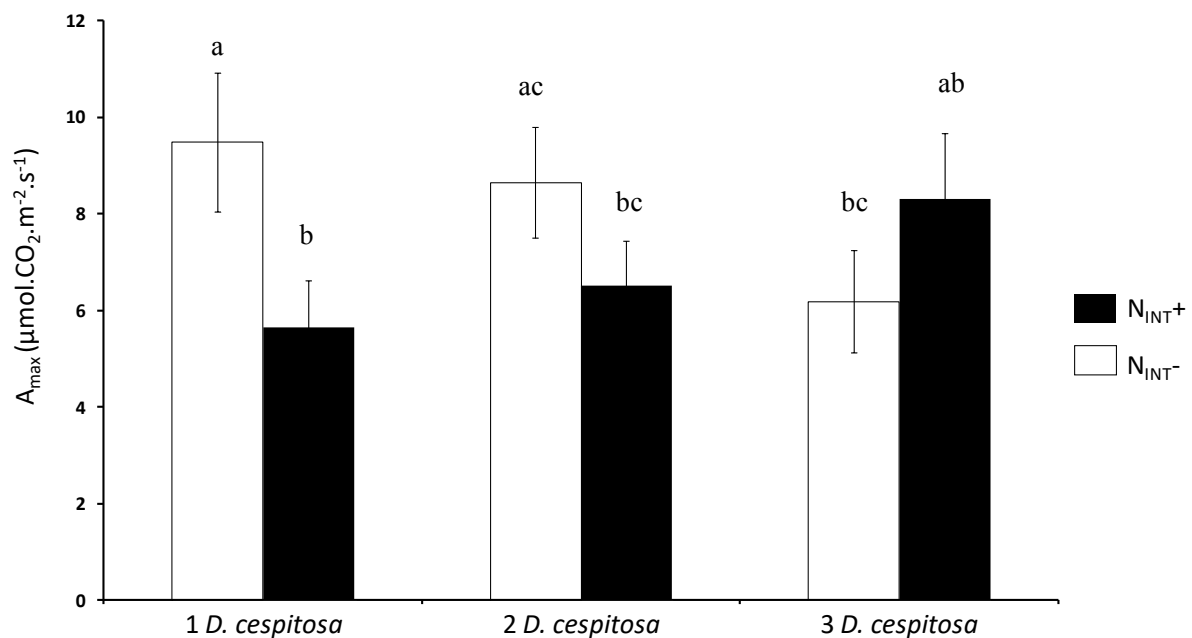
Overall,  $A_{max}$  values were higher for *D. cespitosa* than for oak seedlings ( $p < 0.0001$ , data not shown).



**Figure 25 :** Water treatment (*W*) effect in interaction with preliminary fertilization (*PF*) on oak seedlings maximal assimilation ( $A_{max}$ ). White bars represent *PF-* (*N*-unloaded) oak seedlings and black bars *PF+* (*N*-loaded) oak seedlings. Values are reported as means  $\pm$  se ( $n = 43$ ). Different letters correspond to a statistically significant difference between  $W \times PF$  with  $p < 0.05$ .



**Figure 26 :** *D. cespitosa* density (*T*) effect in interaction with preliminary fertilization (*PF*) on oak seedling maximal assimilation ( $A_{max}$ ). White bars represent *PF*- (*N*-unloaded) oak seedlings and black bars *PF*+ (*N*-loaded) oak seedlings. Values are reported as means  $\pm$  se ( $n = 43$ ). Different letters correspond to a statistically significant difference between  $D \times PF$  with  $p < 0.05$ .



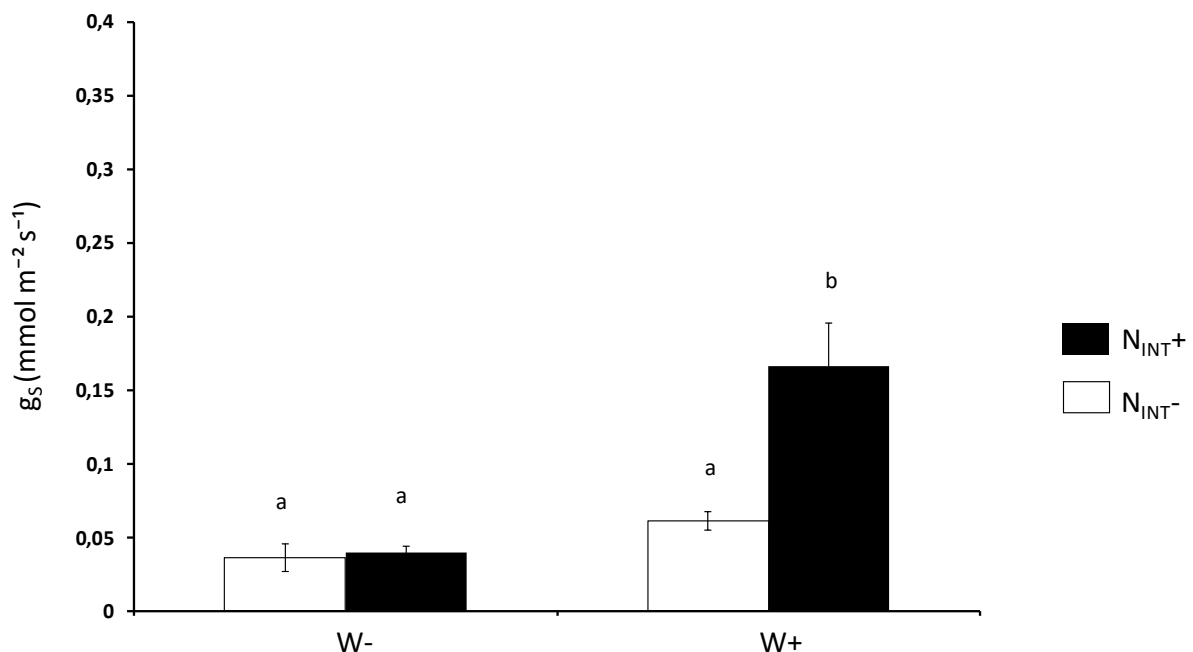
**Figure 27 :** Density effect (*T*) in interaction with preliminary fertilization (*PF*) on *D. cespitosa* maximal assimilation ( $A_{max}$ ). White bars represent *PF*- (*N*-unloaded) oak seedlings and black bars *PF*+ (*N*-loaded) oak seedlings they grew with. Values are reported as means  $\pm$  se ( $n = 29$ ). Different letters correspond to a significant difference between  $D \times PF$  with  $p < 0.05$ .



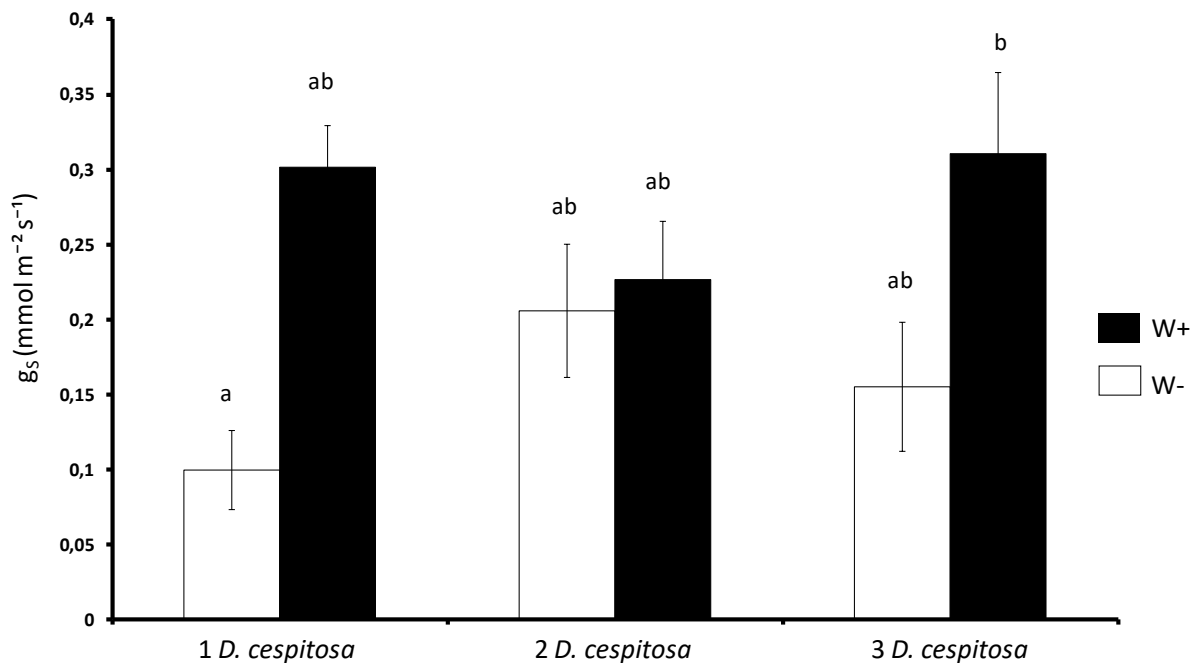
### 6.4.3 Response of $g_s$ in oak to $W \times N_{INT}$ (Figure 28) and *D. cespitosa* to $W \times T$ (Figure 29)

In oak, in the  $N_{INT-}$  treatment, regular supply of water had no effect on  $g_s$  versus the drought treatment (Figure 28, Annexe 4b). By contrast, in the  $N_{INT+}$  treatment, supply of water close to field capacity led to a higher  $g_s$ , almost 2.7-fold more than in the other treatment combinations. Under  $W-$  treatment, higher internal N pool of oak had no effect on  $g_s$  (Figure 28, Annexe 4b). Again, like for  $A_{max}$  values in oak, a positive effect on  $g_s$  in oak was observed when soil water was fully available.

*D. cespitosa* density did not affect grass  $g_s$  in either  $W+$  or  $W-$ ; the only significant difference was observed between 1T/ $W-$  and 3T/ $W+$ , where  $g_s$  was higher in 3T/ $W+$  (Figure 29, Annexe 5c).



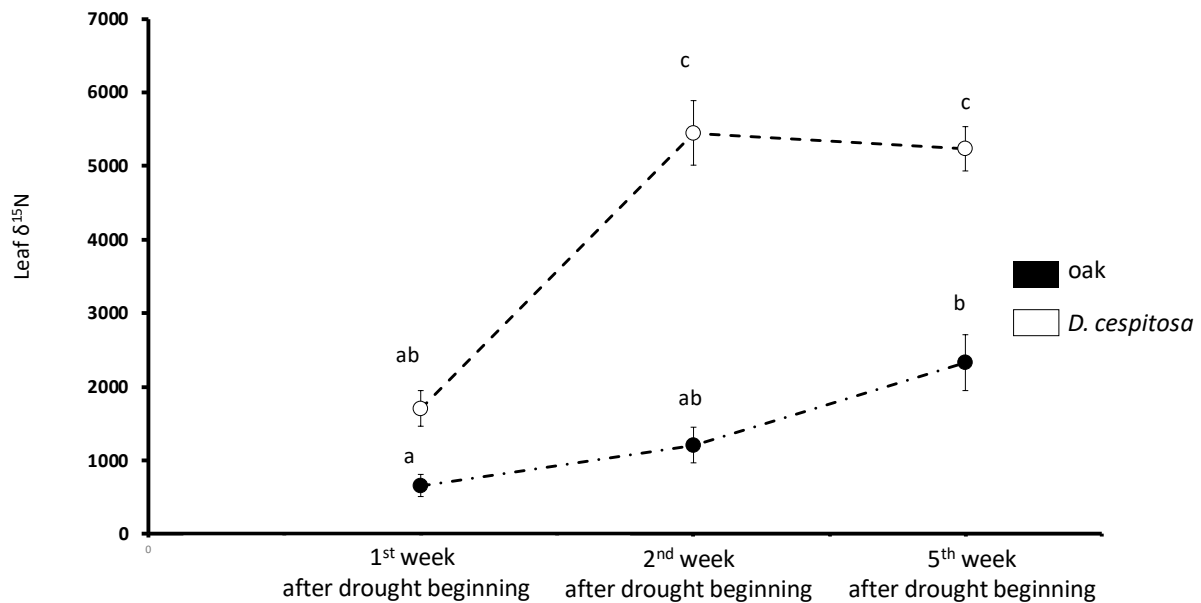
**Figure 28 :** Water treatment ( $W$ ) effect in interaction with preliminary fertilization ( $PF$ ) on oak conductance ( $g_s$ ). White bars represent  $PF-$  ( $N$ -unloaded) oak seedlings and black bars  $PF+$  ( $N$ -loaded) oak seedlings. Values are reported as means  $\pm$  se ( $n = 43$ ). Different letters correspond to a statistically significant difference between  $W \times PF$  with  $p < 0.05$ .



**Figure 29 : Density (*T*) effect in interaction with the watering treatment (*W*) on *D. cespitosa* conductance (*g<sub>s</sub>*). White bars represent *W*- (drought treatment) oak seedlings and black bars *W*+ (well-watered treatment) oak seedlings *D. cespitosa* grew with. Values are reported as means  $\pm$  se ( $n = 43$ ). Different letters correspond to a statistically significant difference between  $W \times T$  with  $p < 0.05$ .**

#### 6.4.4 <sup>15</sup>N labeling (Figure 30)

<sup>15</sup>N was supplied at the beginning of the water shortage (Week 1, 1 August 2016) for both species. In both species, <sup>15</sup>N was measured in leaves in Week 1, four days after supply;  $\delta^{15}\text{N}$  values were in the same range for both species,  $656 \pm 152 \text{ ‰}$  vs.  $1704 \pm 238 \text{ ‰}$  for oak and *D. cespitosa*, respectively. However, during Weeks 2 and 5, leaf  $\delta^{15}\text{N}$  values were much higher in *D. cespitosa* than in oak ( $p < 0.0001$ );  $\delta^{15}\text{N}$  values were not statistically different between Weeks 2 and 5 in either species (Figure 30).



**Figure 30 :**  $^{15}\text{N}$  isotopic excess ( $\delta^{15}\text{N}$ ) evolution for both species (*D. cespitosa*, white symbols, oak seedlings, dark symbols) among drought period. Values are reported as means  $\pm$  se ( $n = 18$  for *D. cespitosa*,  $n = 25$  for oaks), irrespective to *D. cespitosa* density (*T*), water (*W*) and preliminary fertilization (*PF*) treatments. Different letters correspond to a statistically significant difference between measurement weeks and species with  $p < 0.05$ .

## 6.5 Discussion

### 6.5.1 Carry-over effect: how can N absorbed in the previous year benefit current growth?

Mobilized N from storage tissues during regrowth after bud break was greater in trees receiving N supply the year before than in trees receiving no N supply. Interestingly, most recycled N was allocated to leaves, in line with other studies (Berger and Glatzel, 2001; Grunzweig et al., 2008; Salifu and Timmer, 2001; Vizoso et al., 2008). In March 2016, no budburst offset in terms of date was recorded between  $\text{N}_{\text{INT}+}$  and  $\text{N}_{\text{INT}-}$  groups (data not shown). They also underwent the same dormancy conditions and reached the same total biomass in March. We suggest that the  $\text{N}_{\text{INT}+}$  group used its higher N stock to build new leaves at the beginning of the vegetative season: it is well established that growth of new organs (especially leaves) in deciduous woody species greatly relies on internal N-resource retranslocation before reaching the autotrophic stage during and after bud break, depending on species (Bazot et al., 2016; Jordan, 2015). Such improvement in N can result not only in an early improved specific

leaf area such as in poplar (Thitithanakul et al., 2012) but also in a greater foliar N content: this may then trigger more efficient intrinsic leaf photosynthesis processes and subsequent carbon capture from budbreak. In conclusion, it can be suggested that leaf C capture might be enhanced due to rapid, larger N provision to leaflets fueled by greater N mobilization from internal N recycling in oak seedlings with higher N reserves. This might allow more efficient and more promptly switched-on leaf photosynthesis-related processes.

Oak seedlings with a high internal N pool exhibited a higher stem diameter RGR than those with low N stock, consistent with other studies (Cuesta et al., 2010): higher internal N pool remobilization would develop more photosynthetically efficient leaves (see previous section), with a direct effect on stem diameter. Moreover, several studies have demonstrated a relevant allometric relation between stem diameter and root system biomass (Drexhage et al., 1999; Enquist and Niklas, 2002). Fine root growth could have been fostered by N allocation earlier in the vegetative season (compared with  $N_{INT-}$ ) and by earlier C gain coming from new leaves (Cuesta et al., 2010; Oliet et al., 2013). Earlier root growth, triggered by early photosynthesis, leads to earlier uptake of nutrient and water in the soil before grass depletes it. A virtuous circle involving growth and function (in above- and belowground compartments) would then confer greater efficiency in meeting grass competition.

These responses could be ascribed to a carry-over effect of the internal N pool stored the previous year, conferring better leaf quality and so prompter functioning, with a richer resource pool.

### 6.5.2 High internal N pool, an advantage for oak seedlings in well-watered conditions

As reported in some studies, a high level of N remobilization offers an advantage for tree seedlings in the event of abiotic stress or competition (Cuesta et al., 2010; Oliet et al., 2013). Nevertheless, a high internal N pool was beneficial to leaf parameters ( $A_{max}$  and  $g_s$ ) only in well-watered conditions, which is partially consistent with our hypothesis. Our results thus showed that  $g_s$  was higher only in well-watered pots, concomitantly with the  $A_{max}$  value. Limitation of the positive effect of the internal N pool in oak seedlings by soil water availability and/or number of *D. cespitosa* tillers on  $A_{max}$  and  $g_s$  raises questions about the processes

involved. Several hypotheses can be advanced. First, under limited soil water availability, one common response is to enhance root growth to explore a larger soil volume, and ultimately to take up more water (Ho et al., 2005; Hodge, 2010). Such growth will require larger C and N supplies toward roots to the detriment of leaf C and N supply. Secondly, water potential reached values as low as  $-2.6$  MPa, implying a severe water stress in oak despite its relative tolerance to drought compared with other species of the same genus (Dickson and Tomlinson, 1996; Picon et al., 1996). It might thus be that mobilization of N compounds from reserve tissues (such as coarse root and bark) are slowed and/or delayed due to low levels of hydration of these tissues, thus jeopardizing cell metabolism including proteolysis and amino acid conversion to transport. Specific biochemical experiments would be needed to test this hypothesis.

Thirdly, a common response is that water stress induces lower assimilation and conductance because of stomatal closure to save water and avoid cavitation (Dreyer et al., 1992; Siam et al., 2009; Timbal and Aussenac, 1996). By contrast, under well-watered conditions, photosynthetic performance was significantly improved for larger internal N pools in oak seedlings. Well-watered oaks avoided stomatal closure, enhancing gas exchange (Cochard et al., 1996; Klein, 2015). The carry-over effect of a high internal N pool in leaves was then optimized, well-performing photosynthetic metabolism and hydraulic supply acting together.

### 6.5.3 Relationship between the impact of interspecific and intraspecific competition on growth and development

Testing different *D. cespitosa* tiller densities, we hypothesized stronger competition for soil resources between oak seedlings and grass with increasing tiller number, as postulated in other studies (Balandier et al., 2006; Davis et al., 1998; Löf et al., 2014). Concerning oak, leaf biomass was clearly lower when oak was grown with 1T and 2T. Maximal threshold stress affecting foliar biomass may have been reached from 2T. Three tillers in the pots did not affect oak leaf biomass more negatively than 2T treatment. This would be consistent with a too-high grass density, increasing grass intraspecific competition and so down-regulating ecophysiological processes and resource access. Competitive pressure would already be maximal with 2T on oak and would be greater on grasses with a supplementary tiller than on oak. This could explain the trend to higher  $A_{\max}$  for  $N_{\text{INT+}}$  oak with 3T. Concerning *D. cespitosa*, leaf biomass did not increase between 2T and 3T despite an additional tiller. Accordingly, a

hypothesis of stronger intraspecific competition may be put forward for the highest *D. cespitosa* density. This is consistent with intraspecific competition between *D. cespitosa* tillers outweighing interspecific competition between *D. cespitosa* and oak, and a stabilizing process of co-occurrence (Maire et al., 2012), although some scientists disagree (Weigelt et al., 2007). Biotic interactions lead to auto-regulation of competitive pressure among species, inducing lower resource demand of the grass (too-high density) and hence a lower growth. *D. cespitosa* was much more competitive than oak seedlings, but beyond a given density threshold under our experiment conditions, resources failed to feed all tillers, leading to negative effects on *D. cespitosa*. A lower resource depletion by grasses would reduce harmful effects of soil resource starvation (less N uptake by grass) on oak seedlings, which could in turn enjoy a higher resource availability. Because interspecific and intraspecific competition occur concomitantly in the community, we assume that interspecific competition was stronger than intraspecific at low density levels. This pattern then reversed: net outcomes of intraspecific competition outweighed those of interspecific competition at high population density (HilleRisLambers et al., 2012). The response of grass to density can be explained by different mechanisms other than resource depletion. Chemical or organic signals in the rhizosphere can be interpreted by plants to detect the presence of neighbors, and induce positive or negative growth response (Delory et al., 2016). For instance, *D. cespitosa* growth is reduced in the presence of siblings, whereas high growth rate is maintained with allospecific neighbors (Semchenko et al., 2014): a trade-off between all chemical signals might influence grass performance.

#### 6.5.4 Inter- and intraspecific competition: impact on plant function

At low *D. cespitosa* density, better performance of oak seedlings with a high internal N stock lent them a higher competitive ability. As shown by Vernay et al. (2016),  $A_{\max}$  and quantum yield are strongly correlated to N supply in leaves. It can then be hypothesized that a higher internal N stock may improve leaf Rubisco content in oak, resulting in an improved  $A_{\max}$  value. Subsequent C gain may result in an improved growth of oak seedlings, including RGR in diameter positively correlated to root growth (Drexhage et al., 1999; Enquist and Niklas, 2002) leading to a virtuous loop between N uptake and photosynthetic performance. However, as the density of *D. cespitosa* increased, competitive abilities of grass decrease N resource access to oak seedlings, reducing their photosynthetic abilities, at least until 2T. Finally, for the highest *D. cespitosa* density (3T), oak showed functional performance close to

that measured at low grass density, not because of higher competitive abilities, but because of higher intraspecific competition between *D. cespitosa* tillers. Similar  $A_{\max}$  values of *D. cespitosa* when they grew with  $N_{\text{INT}+}$  oak (a positive trend was observed between  $A_{\max}$  value and tiller number associated with significant  $T \times N_{\text{INT}}$  interaction) would support the hypothesis of a potential positive effect of oak seedlings on *D. cespitosa*. A higher root turnover and/or higher rhizodeposition (Gross et al., 1993b; Karst et al., 2016; Priyadarshini et al., 2014) would provide an extra N source for grass.

Under field conditions, grass cover as *D. cespitosa* is often quite dense (close to 2T and 3T, in terms of biomass), thus lessening the sharply positive effect of a high internal N pool in oak. A trade-off might thus be to replant oak seedlings with a high internal N pool associated with basic mechanical management to keep *D. cespitosa* under a set threshold, thus reducing competitive pressure on oak seedlings.

## 6.6 Conclusion and perspectives

This study set out to assess the role of a high internal N pool accumulated the previous year on oak seedling growth and biomass in competition with *D. cespitosa* during the following vegetative season. A larger internal N pool was correlated with higher photosynthetic performance. This resulted in better oak seedling growth through more efficient leaf and root systems from budburst time. This positive carry-over effect was expressed only in well-watered pots and for relatively low density of neighbors. Overall, water was the foremost driver of plant function in this study. Interactions between plants switched from higher interspecific to higher intraspecific competition with increased *D. cespitosa* density. In silvicultural management practice, plantation of high internal N pool oak seedlings would offer an effective solution to resist competition by perennial grasses only at low grass density, and with no water stress. A focus on both growth and function in root systems, from budburst to senescence, would help clarify whether the N pool has an effective role in dealing with stress in the belowground compartment, and from what stress intensity the internal N pool is solicited (Shea et al., 2004). The possible positive role of N-loaded oak on *D. cespitosa* remains unclear and deserves more research, in particular a potential role of N transfer from tree seedlings to understory species and organic N sources.

## 6.7 Author's contribution

AV, PM, TA and PB originated the research and designed the methodology; AV, PB and MF collected the data; AV, TP, PM, TA and PB analyzed the data; AV, PM, TA and PB wrote the manuscript. All the authors contributed critically to the drafts and gave final approval for publication.

## 6.8 Acknowledgements

The authors thank André Marquier, Christophe Serre, Aline Faure, Patrice Chaleil, Brigitte Saint-Joanis, Anaïs Hubert, Marc Vandame and Pascal Walser for help in preparing the greenhouse set-up, daily managing of pot watering, weekly measurements of plant growth, plant and soil harvesting, data collection and sample processing, and Jérôme Ngao for help and advice during Licor measurements. The authors thank the European Agricultural Fund for Rural Development (FEADER Leader), the French Ministry of Agriculture, the Regional Direction of Agriculture of Auvergne (DRAAF), and the Allier department (CG 03) for financial support. They are grateful to Philippe Charrier at Le Moulin de Grandveau (Paray-le-Fresil, France) for allowing us to harvest *D. cespitosa* from private woodland. The authors thank the certified facility in Functional Ecology (PTEF OC 081) of UMR 1137 EEF and UR 1138 BEF at the INRA Nancy-Lorraine research center for its contribution to isotopic analysis. Antoine Vernay was supported by a French Ministry Research grant (Doctoral school SVSAE). Lastly, the authors thank the anonymous reviewers for their advice and comments.



# **7 CHAPITRE VII : Evolution de la compétition entre chêne et molinie en conditions naturelles le long d'un gradient de lumière**

Projet d'article : Variation spatiale des interactions entre des jeunes plants de chênes sessile et la molinie bleue le long d'un gradient de lumière à l'interface d'une trouée en forêt tempérée

## **7.1 Introduction**

La régénération forestière représente une problématique complexe de gestion lorsque l'on considère la végétation herbacée du sous-bois et les interactions négatives que cette dernière peut entretenir avec les jeunes plants d'arbre. Cette végétation est extrêmement compétitrice et diminue grandement les chances de succès des replantations ou des semis naturels (Balandier et al., 2006; Collet et al., 1999; Frochot et al., 2009). Cette opération est d'autant plus délicate dans un contexte de diminution de l'usage des pesticides ou de matériel mécanique lourd. La gestion de la lumière est alors un paramètre clé pour diminuer les performances des herbacées tout en permettant la croissance des jeunes ligneux (Gaudio et al., 2011a). En effet, cette ressource peut conduire à l'échec ou à la réussite de cette régénération en lien avec les capacités de photosynthétiser et de stocker des réserves carbonées.

Ainsi, tout prélèvement de biomasse en forêt (éclaircie pour favoriser la croissance des jeunes arbres ou récolte de gros bois) augmente l'intensité de la concurrence des espèces de sous-bois sur les semis des arbres. Les gestionnaires forestiers régénèrent donc les semis/plants sous des niveaux de lumière intermédiaires afin de limiter la compétition de la strate herbacée (Gaudio et al., 2008, 2011c; Löf et al., 2007). Toutefois ces semis sont également soumis à la compétition pour les ressources du sol comme l'eau et l'azote (Casper and Jackson, 1997; Nambiar and Sands, 1993). Selon les milieux, cette interaction négative peut être plus ou moins importante, face aux contraintes ou perturbations environnementales (climatiques, d'herbivorie, voire de pathogènes). Ainsi la compétition entre plantes peut alors présenter un impact très réduit sur la plante cible, comparée aux autres contraintes environnementales. L'importance et

l'intensité de la concurrence (Brooker et al., 2005; Corcket et al., 2003; Welden and Slauson, 1986) sont deux concepts qui tentent de démêler la force absolue ou relative de la concurrence (*cf* partie 23). Plus l'importance de la compétition sera forte plus celle-ci aura de poids face aux effets négatifs des facteurs extérieurs. Il est donc nécessaire de comprendre, le plus précisément possible, l'influence de chacune de ces composantes en interactions afin de savoir si c'est la compétition avec une plante voisine qui est la principale responsable des réponses de la plante cible ou si la réponse observée est plutôt le résultat de conditions extérieures. L'objectif de cette analyse *in fine*, est de rendre la régénération « naturelle » forestière la plus performante et la plus respectueuse de l'environnement, en agissant sur les facteurs les plus influents sur ces diverses interactions.

L'environnement abiotique n'agit pas seul sur les espèces végétales, les interactions biotiques ont un rôle majeur dans l'établissement des plantes. Ces dernières peuvent favoriser (facilitation) ou perturber (compétition) la coexistence des plantes grâce à des effets chimiques, physiques (allelopathie, composés organiques volatils (COV), contrainte physique ...) ou *via* l'utilisation du même pool de ressources (fort appauvrissement du sol en nutriment ou en eau).

Pour cette raison, l'écologie des communautés concentre ses efforts sur les groupes fonctionnels ayant le même impact et/ou la même réponse face à une contrainte environnementale. La diversité des traits fonctionnels aura une incidence sur les ressources communes avec un effet direct sur les processus écophysologiques. Néanmoins, peu d'études ont mis en évidence les rétroactions du fonctionnement de la communauté sur les ressources et l'effet positif ou négatif sur les autres parties de la communauté. Par exemple, les poacées forestières appauvrissent dans une large mesure la ressource azotée du sol, grâce à leur système racinaire prospectif (trait d'effet) (Freschet et al., 2017a) qui se traduit par une production primaire nette (NPP) très forte. Or celle-ci est corrélée positivement avec l'augmentation de la photosynthèse et conduit à augmenter la demande des plantes en termes de ressources, qui continuent alors à épuiser le stock. Les semis d'arbres doivent alors faire face à de moins en moins de ressources, ce qui pourrait les amener à s'acclimater *via* leurs traits de réponse. Les deux types de trait (d'effet et de réponse) sont bien souvent dépendants des mêmes ressources sur des périodes très similaires. Il peut alors s'avérer difficile de déterminer si les mesures de ces traits sont une cause de la préemption des ressources ou une conséquence (Violle et al., 2009).

Déterminer le rôle et la réponse de chaque composant dans un système triptyque (espèce cible-voisin-environnement) n'est pas chose facile mais toutefois nécessaire pour comprendre le processus de régénération et proposer une gestion sylvicole efficace et raisonnée. Les relations biotiques et abiotiques peuvent varier le long d'un gradient de ressources (Lortie, 2010; Michalet et al., 2014; Pugnaire and Luque, 2001). Les plantes réagiront différemment selon l'état abiotique et pourront modifier leurs comportements vis-à-vis des espèces cibles. Cela soulève des incertitudes quant aux prédictions sur la coexistence des plantes et leurs relations dans un contexte de changement global qui va modifier la disponibilité des ressources (IPCC, 2014). Les combinaisons de traits et capacités fonctionnelles propres à chaque espèce en présence pourraient alors s'avérer moins performantes pour les poacées par exemple et au contraire plus performantes pour les plants de chêne. La manière de répondre à différents stress combinés pourrait amener à des réponses différentes de celles attendues lorsqu'un seul facteur est étudié. Les rapports de force pourraient alors varier entre les deux espèces et un état abiotique pourrait se dessiner pour optimiser le développement des espèces d'intérêt (Gaudio et al., 2011a; Rosado and de Mattos, 2017).

Dans ce travail, nous avons donc étudié la concurrence entre les semis de chêne sessile (*Quercus petraea*) et la molinie bleue (*Molinia caerulea*), deux espèces concurrentes généralement associées au sein des forêts tempérées à engorgement temporaire (Taylor et al., 2001). Nous avons conçu une expérience *in situ* sur un gradient lumineux avec deux niveaux de fertilisation. Nos objectifs étaient (i) d'évaluer la réponse des semis de chêne en termes de croissance et de traits fonctionnels, liée à la concurrence avec *M. caerulea* modulée le long d'un gradient continu de lumière (Gaudio et al., 2011c) (ii) déterminer une zone où la combinaison de facteur lumière × azote × compétition serait la plus optimale pour permettre le développement du jeune plant de chêne tout en réduisant l'impact de la molinie. Notre première hypothèse propose une meilleure croissance du plant de chêne sous un niveau de lumière élevé en termes de la croissance, fortement pondéré voire stoppé par la molinie, en particulier *via* l'acquisition des ressources du sol. Ainsi, si une zone « intermédiaire » en termes d'éclairement a déjà montré des perspectives positives de régénération (Gaudio et al., 2011c), un effort de fertilisation pourrait également apporter des ressources supplémentaires pour le développement des jeunes arbres.

Notre plan expérimental a été conçu pour répondre à ces questions en utilisant une expérience en conditions naturelles dans une chênaie exploitée par un propriétaire privé.

## 7.2 Matériels et méthodes

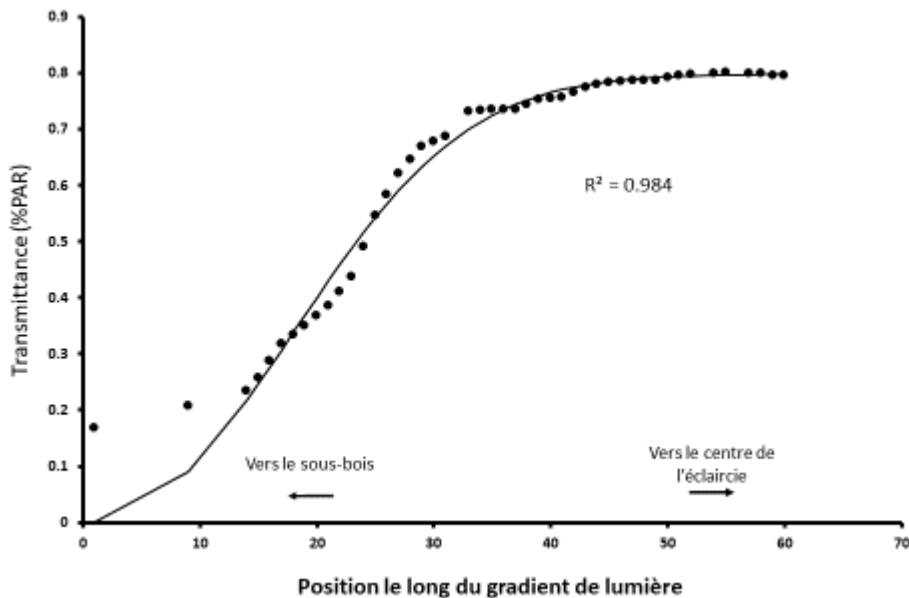
### 7.2.1 “Design” experimental

Notre expérimentation s'est déroulée à Paray-le-Frésil (Auvergne Rhône Alpes (03), France, 46 ° 39 'N, 3 ° 36' E). La plantation a été installée dans du sol limono-sableux (% d'argile = 12, % de limon = 33,4 et % de sable = 54,6), de pH = 4,8 et dont la teneur en azote inorganique était de 2.98 mg.kg<sup>-1</sup> pour l'ammonium et 0.73 mg.kg<sup>-1</sup> pour les nitrates. La température annuelle était de 11.6 ° C en 2015 (T ° min = 6.8°C et T ° max = 16.7°C) sous couvert. Les précipitations durant l'année 2015 ont atteint 685mm. La végétation était principalement composée de *Quercus robur* et, pour les espèces du sous-bois, de *Molinia caerulea*. D'autres espèces ligneuses étaient présentes : le bouleau blanc (*Betula pendula* Roth), la bourdaine (*Frangula alnus* Mill). La végétation de la strate herbacée comptait également du millepertuis (*Hypericum humifusum* L), de la germandrée scorodaine (*Teucrium scorodonia* L), du chèvrefeuille des bois (*Lonicera periclymenum* L.), ainsi que quelques fougères aigles (*Pteridium aquilinum* L.) et quelques ronces (*Rubus fruticosus*). L'ensemble constitue un cortège assimilable à un profil intermédiaire entre Molinio caeruleae-Quercetum roboris (code CORINE 41.51) et Peucedano-Quercetum roboris (code CORINE 41.54) (Bensettiti et al., 2001; Bissardon et al., 1997).

Un gradient lumineux a été créé grâce à la création d'une trouée de 60 m de diamètre où nous avons planté 60 plants de chêne sessile d'un an issus de pépinière sur une ligne depuis l'intérieur du peuplement, sous la canopée des arbres adultes, jusqu'au milieu de la trouée. Afin de limiter l'herbivorie des chenilles, deux traitements à base d'Insectobiol (1g.L<sup>-1</sup>) ont été appliqués au printemps, lors de l'étalement des feuilles. Ces traitements n'ont néanmoins pas totalement empêché cette perturbation au cours de la saison à l'exception de quelques plants. Nous avons de plus, protégé le dispositif des dommages causés par des cervidés et / ou des sangliers en l'entourant d'une clôture électrique

## 7.2.2 Mesure de rayonnement

Nous avons évalué l'intensité lumineuse moyenne parvenant au niveau des plants de chêne le long de notre transect grâce à des photos hémisphériques (Canon EOS-5D doté d'un objectif fish-eye SIGMA 1/1.). Ces mesures ont ensuite été intégrées pour différentes positions le long du gradient de lumière, sur la période allant de juin à septembre 2015. Cette période a été choisie car elle représente la période durant laquelle les plants étudiés et les arbres adultes de la forêt, avaient déployé leurs feuilles et commencé leur croissance. Ce traitement a permis d'obtenir un gradient de transmittance le long du transect allant de 17% à 80% de PAR (Photosynthetic Active Radiations) (Figure 31).



**Figure 31 : Variation de la transmittance (% de PAR (Radiations Photosynthétiquement Actives)) en fonction de la position le long du gradient (depuis la position 1 sous la canopée jusqu'à la position 60 au centre de l'éclaircie), données intégratives sur la période juin-septembre 2015. Le  $R^2$  correspond au coefficient de détermination de la régression logistique calculée.**

## 7.2.3 Traitement de la concurrence

Le long du gradient de lumière, sur un carré de 1 m de côté, 20 plants de chêne ont été désherbés à la main toutes les deux semaines sur les 60 plantés au début de l'expérimentation. Ce désherbage a été centré sur le plant de chêne pour éliminer toute compétition et végétation

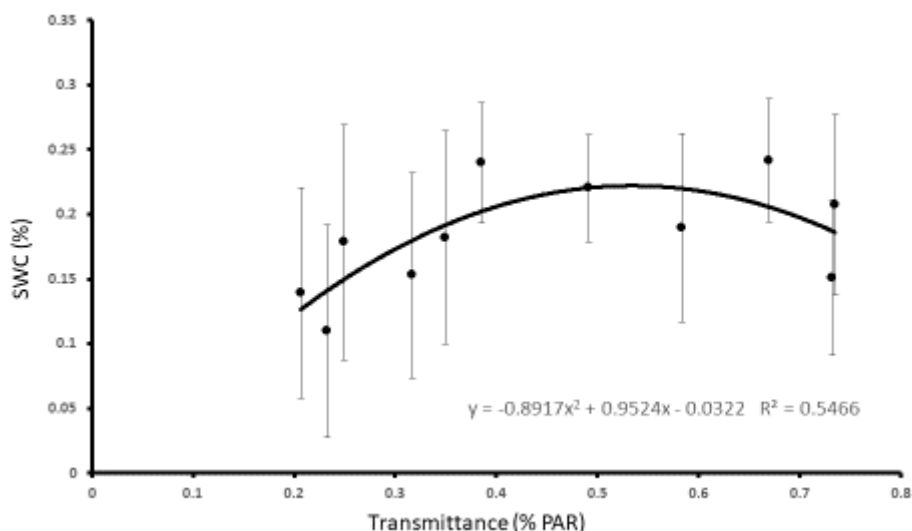
indésirable (traitement Qp<sub>S</sub>). Pour les 40 autres chênes, la végétation a pu se développer en mélange (traitement Qp<sub>M</sub>) sans aucun contrôle. Nous avons ensuite estimé le taux de recouvrement de la végétation du sous-bois sur chaque placeau du traitement Qp<sub>M</sub>, taux s'étalant de 40% à 90% dont  $4,8 \pm 0,7\%$  (données non représentées) étaient liés au recouvrement d'une espèce différente de la molinie : de la bourdaine (*Frangula alnus* Mill), de la germandrée scorodaine (*Teucrium scorodonia* L.), du chèvrefeuille des bois (*Lonicera periclymenum* L.), des ronces (*Rubus fruticosus* L.) et du millepertuis (*Hypericum humifusum* L.).

#### 7.2.4 Évaluation de l'azote inorganique du sol

La quantité d'azote inorganique (en mg.kg<sup>-1</sup> de sol) a été analysée (n = 2 par position) dans des échantillons de sol pour trois positions le long du transect (sous la canopée, dans la zone de lisière et au centre de l'éclaircie). Cette détermination a été réalisée au début de l'expérience (avril 2015). De la position la plus sombre à la plus exposée à la lumière, nous avons obtenu  $0,25 \pm 2$  mg.kg<sup>-1</sup>,  $0,04 \pm 0,07$  mg.kg<sup>-1</sup> et  $1,7 \pm 0,6$  mg.kg<sup>-1</sup> pour NO<sub>3</sub><sup>-</sup> et  $3,5 \pm 0,3$  mg.kg<sup>-1</sup>,  $3,1 \pm 1,6$  mg.kg<sup>-1</sup> et  $2,4 \pm 0,5$  mg.kg<sup>-1</sup> pour NH<sub>4</sub><sup>+</sup>.

#### 7.2.5 Statut hydrique du sol

La teneur en eau du sol (SWC) a été évaluée le long du gradient couvrant toute la gamme de lumière grâce à onze sondes TDR (Campbell CS616) positionnées à l'horizontale à 20 cm de profondeur. Ces sondes sont situées dans l'horizon superficiel du sol dans lequel se développent les racines des herbacées et des jeunes plants de chêne, près de la ligne des semis des arbres (cf. Figure 31, Figure 32). Les données ont été enregistrées toutes les 15min pendant toute la durée de l'expérimentation et, l'intensité du stress hydrique subi par les plants le long du gradient, a été déterminé par la moyenne de SWC sur la saison de végétation pour chaque sonde (Figure 32).



**Figure 32 : Teneur en eau moyenne du sol (SWC, %) en fonction de la transmittance pendant la période juin-septembre 2015. Les barres correspondent aux écarts types durant la période concernée.**

## 7.2.6 Fertilisation

Trois apports d'engrais, pour la moitié des placeaux (traitements N- vs N+), ont été réalisés dans chaque traitement de compétition durant l'expérimentation. Pour ces apports, une solution avec 50% d'ammonium et 50% de nitrate a été utilisée, représentant une fertilisation de 945 mg de N inorganique par placeau soit un équivalent de 91 kg.ha<sup>-1</sup> (avec un taux moyen d'approvisionnement de 30 kg.ha<sup>-1</sup> par mois, en avril, mai et juin 2015). Cet apport a été réparti à proximité du semis de chêne pour simuler une fertilisation ciblée sur le plant d'arbre, lors de journées ensoleillées afin d'éviter un éventuel lessivage par la pluie.

## 7.2.7 Mesure de la croissance

Toutes les deux semaines, la hauteur et le diamètre au collet des plants de chêne ont été mesurés respectivement avec un mètre ruban et un pied à coulisse. Nous avons calculé le taux de croissance relative (RGR) sur l'ensemble de la saison, suivant la formule ci-dessous :

$$\text{RGR} = \frac{\ln(x_{t_2}) - \ln(x_{t_1})}{t_2 - t_1} \quad \text{Eq. 1}$$



Avec  $x$  la hauteur ou le diamètre de la plante,  $t_2$  la date de mesure lors de la récolte (Octobre 2015),  $t_1$  la date de la mesure à la plantation (Mars 2015).

### 7.2.8 Récolte

En octobre 2015, nous avons récolté tous les plants de chêne vivants et avons séparé les feuilles, les tiges, les racines fines (<2mm de diamètre) et grosses racines (> 2mm de diamètre). Les racines fines ont été stockées à -20 ° C avant l'analyse des caractéristiques morphologiques. Les autres organes ont été séchés à 60 ° C pendant au moins 72h puis pesés pour estimer la masse sèche produite. Quatorze plants sur 60 n'ont pas survécu à l'été, dont onze dans la partie ombrée du gradient.

### 7.2.9 Mesures des traits racinaires

Après décongélation, toutes les racines fines ont été réparties sur une cuve en verre afin d'être scannées (scanner Epson, mode professionnel, 16 bits, dpi 600, images en format TIF). Les images ont ensuite été analysées à l'aide du logiciel WinRHIZO® (V2005a, Regent Instruments, Canada) pour mesurer la longueur, la surface et le diamètre des racines. Le rapport entre la longueur racinaire et la masse sèche des mêmes racines, SRL (Specific Root Length) a été déterminée en  $m.g^{-1}$  (Cornelissen et al., 2003).

### 7.2.10 Apport de $^{15}N$

Le 11 juin 2015, un marquage au  $^{15}N$  à l'aide solution de  $^{15}NO_3^-$ - $^{15}NH_4^+$  (41 mg par placeau de  $^{15}N$  dissous dans 250 ml d'eau) a été apportée autour de la tige des semis de chêne pour déterminer le devenir du  $^{15}N$  absorbé par les jeunes arbres au sein de leurs différents organes et pour évaluer la quantité absorbée.

### 7.2.11 Analyses biochimiques

La teneur totale en azote et en carbone ( $g.g^{-1}$ ) et l'abondance isotopique  $^{15}N$  (%) ont été déterminées avec l'IRMS de la plateforme de phénotypage PTEF OC 081 (Nancy) pour chaque

organe de chêne (feuilles, tiges, racines fines (<2mm) et grosses racines (> 2mm)). Les calculs associés pour déterminer les valeurs de azote sont détaillés dans le chapitre 4 (Vernay et al., 2016). Tout comme la biomasse azotée, la biomasse carbonée a été obtenue selon l'équation:

$$m_C = \frac{\%C_i \times DW}{100} \quad \text{Eq. 2}$$

Avec  $m_C$ , la masse de carbone (g),  $i$  l'organe considéré, et  $DW$  = poids sec de l'organe considéré. Le rapport C/N a été calculé comme suit:

$$C/N_i = \frac{m_{Ci}}{m_{Ni}} \quad \text{Eq. 3}$$

Avec  $i$ , l'organe considéré

### 7.2.12 Indices de compétition

Des indices estimant l'intensité ( $I_{int}$ ) et l'importance ( $I_{imp}$ ) des interactions de la molinie bleue sur les jeunes plants de chêne ont été calculés selon les équations 4 et 5 décrites ci-dessous (Díaz-Sierra et al., 2016). Ces indices permettent des comparaisons standardisées avec les études issues de la bibliographie en évitant certains biais de comparaison. :

$$I_{int} = 2 \times \frac{\Delta P}{P_{-v} + |\Delta P|} \quad \text{Eq. 4}$$

$$I_{imp} = 2 \times \frac{\Delta P}{2 \times MP_{-v} - P_{-v} + |\Delta P|} \quad \text{Eq. 5}$$

avec  $P_{-v}$  la performance de la plante sans voisins,  $\Delta P$  correspond à la différence entre la performance avec et sans voisin et  $MP_{-v}$  est la performance maximale de la plante sans voisin parmi toutes les combinaisons de traitement. Dans notre étude, la performance a été déterminée à partir de la production de biomasse *via* la masse sèche des plantes. Les valeurs de  $I_{int}$  et  $I_{imp}$  appartiennent respectivement aux intervalles  $[-1 ; 2]$  et  $[-1 ; 2/3]$ . Les valeurs négatives soulignent la compétition de la poacée sur le jeune chêne alors que les valeurs positives traduisent de la facilitation.

Pour le calcul de ces 2 indices, nous avons regroupé nos données selon 3 classes de lumière ([20% ; 40%[, [40% ; 60%[ et [60% ; 80%[ de transmittance du PAR ; cf. Figure 31) afin de pouvoir comparer nos traitements entre eux. Néanmoins, en raison de la répartition des valeurs de transmittance le long du gradient et du taux de mortalité, les classes ne sont pas équilibrées. Ces indices ont été calculés à l'échelle de la plante et à l'échelle de chaque organe.

### 7.2.13 Statistiques

Un modèle linéaire global a été utilisé pour déterminer l'impact des facteurs et de leurs interactions. La lumière, donnée quantitative continue le long du gradient, a été implémentée comme covariable dans le modèle et une anova a ensuite permis la comparaison de chacun des facteurs. L'écriture générale du modèle était  $Y \sim \text{lumière} \times \text{azote} \times \text{composition}$ , la modalité de référence étant la combinaison Q<sub>S</sub>/N<sub>-</sub>. Les données ont été dans certains cas transformées à l'aide d'une fonction log afin de satisfaire les conditions de normalité et d'homoscédasticité demandées par le modèle pour les résidus. Cependant, si la composition des placeaux a eu un effet significatif (Q<sub>S</sub> vs Q<sub>M</sub>), le taux de recouvrement de la molinie n'a pas permis d'améliorer l'analyse, c'est pourquoi nous avons utilisé le traitement « composition », une donnée qualitative dans notre analyse. Enfin, le dernier facteur était l'apport ou non d'engrais (N<sub>-</sub> vs N<sub>+</sub>). Seules les variables explicatives significatives ont été conservées pour chacune des variables expliquées. Les coefficients représentés dans la **Erreur ! Source du renvoi introuvable**. correspondent donc aux coefficients du modèle pour les facteurs conservés et ayant un effet significatif. Les analyses ont été réalisées grâce au logiciel statistique R (R Core Team, 2016).

## 7.3 Résultats

### 7.3.1 Caractérisation du stress hydrique (Figure 32)

Les valeurs de sonde les plus basses ont été mesurées sous la canopée arborée (4% SWC). Le modèle appliqué (fonction polynomiale négative de degré 2) indiquait une augmentation de SWC jusqu'à une valeur de transmittance autour des 60% pour ensuite commencer à diminuer en s'approchant du centre de l'éclaircie. Cela indique une forte captation hydrique des arbres adultes à l'extrémité ombrée du gradient, induisant un stress relativement

fort (Figure 32). De même lorsque la lumière est importante, la SWC recommence à diminuer montrant une captation plus importante par les espèces du sous-bois et les jeunes plants de chêne que dans la zone intermédiaire du gradient de lumière. Une augmentation de la demande climatique et donc l'évapotranspiration a pu également expliquer cette diminution de SWC en pleine lumière.

### 7.3.2 Effets des facteurs sans et avec interaction sur la croissance et le développement du chêne sessile (Annexe 6)

Prises une à une, les différentes variables mesurées pour caractériser la croissance et l'absorption de l'azote ont répondu de façon prédominante à la disponibilité en lumière, puis à la présence de la molinie et, enfin, à l'apport d'azote minéral. A l'échelle de la plante entière, il ressort que la masse sèche totale des plants de chêne ainsi que le rapport des biomasses parties aériennes/parties souterraines ont augmenté avec une plus grande disponibilité en lumière. De même, les chênes en compétition ont eu de plus fortes valeurs de ce même rapport. En revanche l'interaction lumière  $\times$  compétition a induit un effet inverse : les plants de chêne en présence de la molinie ( $Q_{PM}$ ) associés à un fort niveau de disponibilité en lumière ont montré un plus faible rapport de biomasse que ceux sans molinie ( $Q_{PS}$  ; Annexe 6).

### 7.3.3 Impact des différents facteurs et leurs interactions sur la croissance, l'acquisition et l'allocation du carbone et de l'azote dans les différents compartiments du jeune plant de chêne.

#### 7.3.3.1 Facteur lumière

Globalement, l'augmentation de la disponibilité en lumière a eu un impact positif sur les variables décrivant la croissance, et ce dans les parties aériennes (feuilles, tiges) et racinaires (grosses racines et racines fines). Les masses d'azote et de carbone totales ont augmenté dans les différents organes exceptée la tige pour qui la masse d'azote reste identique le long du gradient (Annexe 6). En revanche, dans les tiges, les valeurs de la teneur en azote total et du  $^{15}N$ , du taux d'allocation de l'azote, du  $^{15}N$  et du carbone total ont été diminuées lors d'une augmentation de la lumière au bénéfice du compartiment foliaire (en ce qui concerne le taux

d'allocation de l'azote et de  $^{15}\text{N}$  et du carbone) et du compartiment racinaire (en ce qui concerne l'allocation du C (Annexe 6). Le rapport C/N des tiges a lui aussi augmenté le long du gradient de lumière. De façon plus spécifique, la longueur spécifique racinaire (SRL) est réduite lors d'une augmentation de la disponibilité de la lumière tout comme l'allocation de la masse de  $^{15}\text{N}$  aux racines fines. En revanche la teneur en  $^{15}\text{N}$  augmente dans les grosses racines.

#### 7.3.3.2 *Facteur azote*

Peu de réponses ont été observées au niveau des parties aériennes et racinaires : une augmentation de la croissance combinée des tiges et des feuilles et de la masse d'azote total dans les grosses racines et une réduction de masse de  $^{15}\text{N}$  dans les tiges, du taux d'allocation du carbone et d'une augmentation du rapport C/N dans les racines fines ont été mesurées dans les situations d'apport d'azote (Annexe 6).

#### 7.3.3.3 *Facteur composition*

La présence de la molinie en interaction avec le jeune plant de chêne a eu globalement un effet négatif sur (i) la croissance des parties aériennes (feuilles, RGR en longueur de la tige), sur (ii) la masse d'azote total dans les compartiments aériens et la teneur en azote total et racinaire sans en changer l'allocation. De même, l'allocation de carbone aux feuilles a diminué dans les placeaux  $Q_{PM}$ . En revanche l'allocation d'azote marqué était moins importante pour les chênes en présence de molinie que pour les chênes seuls. Un effet positif a été observé sur la masse d'azote marqué dans les parties aériennes ainsi que sur leur rapport C/N. L'allocation et la teneur en  $^{15}\text{N}$  aux tiges sont meilleures dans les cas de compétition.

La masse d'azote totale est supérieure pour les  $Q_{PM}$  dans les grosses racines, alors que la masse de  $^{15}\text{N}$  elle est inférieure dans ce compartiment, par rapport aux  $Q_{PS}$ . Le rapport C/N des grosses racines était plus important en mélange que dans les placeaux uniquement composés de chênes (Annexe 6).

#### 7.3.3.4 *Interaction $\times$ lumière composition*

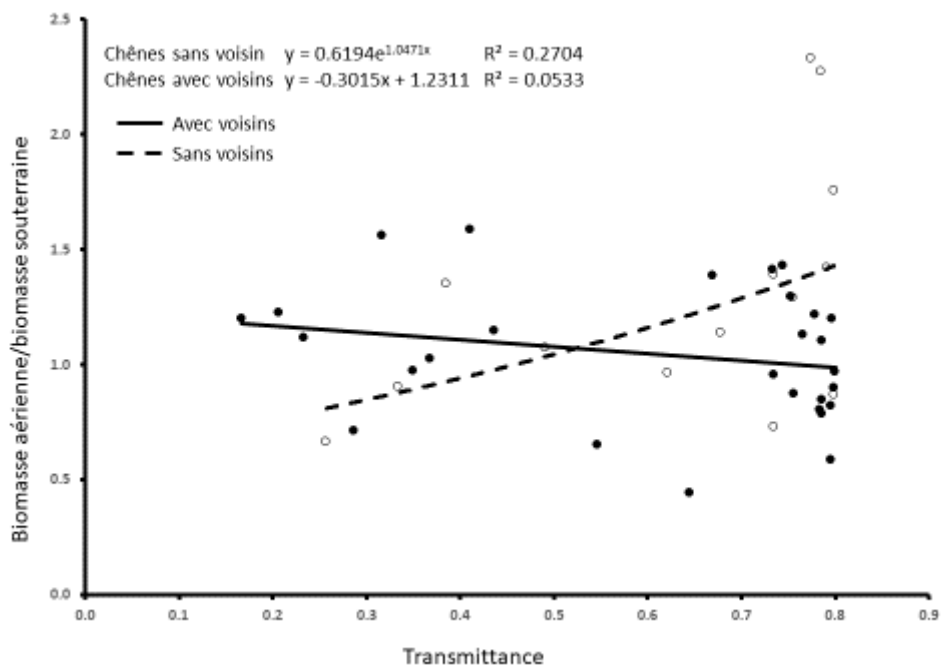
L'interaction lumière  $\times$  composition annule certains effets positifs mesurés (croissance des feuilles et des tiges, par exemple) voire entraîne une réduction de la variable considérée : rapport des biomasses parties aériennes/parties souterraines, teneur en  $^{15}\text{N}$  foliaire et dans les grosses racines. Deux effets positifs ont été mesurés : le taux d'allocation du  $^{15}\text{N}$  vers les racines fines et la masse d'azote marquée dans les feuilles (Annexe 6).

#### 7.3.3.5 *Interaction lumière $\times$ azote*

L'interaction lumière  $\times$  azote n'a eu que peu d'impact sur notre système végétal. Néanmoins, deux variables ont répondu positivement à la fertilisation associée au gradient de lumière par rapport aux plants non fertilisés : la masse de  $^{15}\text{N}$  dans les tiges et le rapport C/N des racines fines (Annexe 6).

#### 7.3.4 Ratio biomasse aérienne/biomasse souterraine des jeunes plants de chêne (Figure 33)

Malgré une variabilité, notamment pour les fortes valeurs de transmittance, nous observons une tendance à l'augmentation du rapport biomasse aérienne/biomasse souterraine des chênes, lorsqu'ils étaient sans voisin. En revanche pour les chênes en présence de molinie, l'effet compétition apparaît comme significatif, même si le coefficient de détermination  $R^2$  reste faible (Figure 33).



**Figure 33 : Rapport biomasse aérienne/ biomasse souterraine (g.g-1) des chênes en fonction de la transmittance le long du gradient. Les ronds blancs correspondent aux chênes ayant grandi sans voisin quand les ronds noirs représentent les valeurs pour les chênes ayant grandi avec voisins. Les régressions en trait plein et en pointillés modélisent l'évolution de ce rapport respectivement pour les chênes avec et sans voisins.**

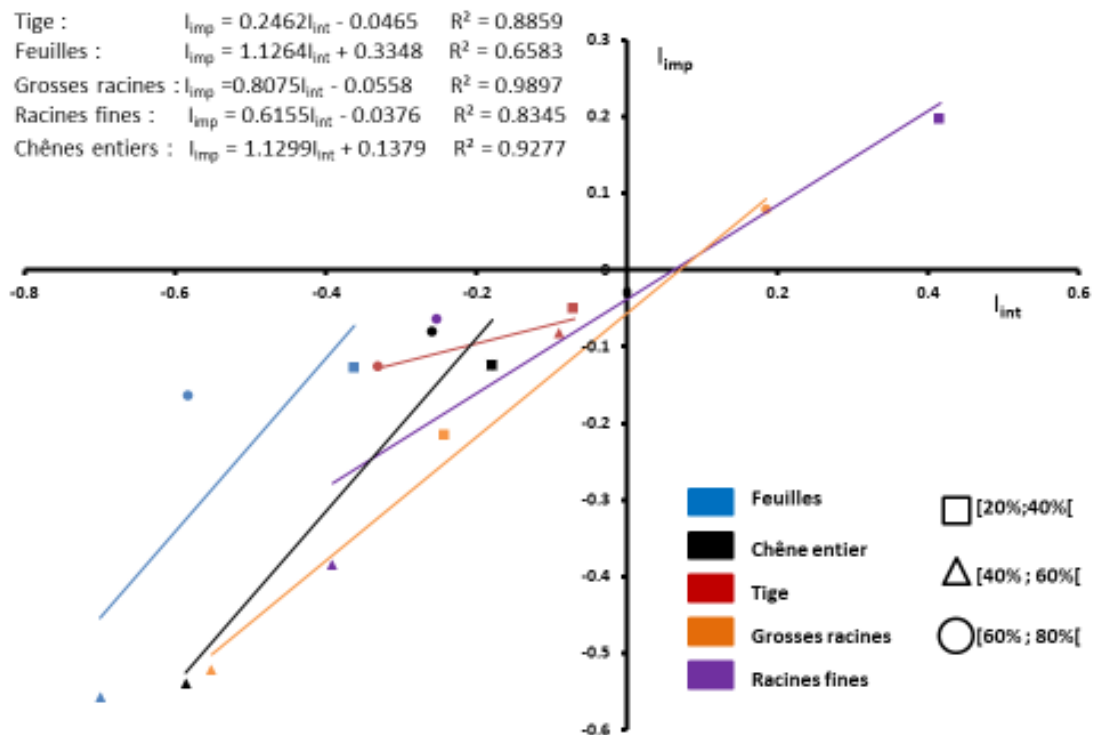
### 7.3.5 Indices d'interactions biotiques (Figure 34)

Pour chaque organe pris indépendamment, tout comme pour la plante dans son ensemble, l'intensité et l'importance des interactions ont révélé de très bonnes corrélations. Les feuilles, les racines fines et la plante entière montrent ainsi un ordonnancement des indices similaires :  $I_{\text{int}[20\% ; 40\%]} > I_{\text{int}[60\% ; 80\%]} > I_{\text{int}[40\% ; 60\%]}$ . Pour les organes pérennes, l'ordre est différent :  $I_{\text{int}[60\% ; 80\%]} > I_{\text{int}[20\% ; 40\%]} > I_{\text{int}[40\% ; 60\%]}$  pour les grosses racines et pour les tiges  $I_{\text{int}[20\% ; 40\%]} > I_{\text{int}[40\% ; 60\%]} > I_{\text{int}[60\% ; 80\%]}$ . Le même classement est observé pour l'importance (Figure 34).

Ainsi quel que soit l'organe considéré, à l'exception des tiges, l'indice le plus faible et négatif, correspond à la gamme de transmittance [40% ; 60%], indiquant que c'est dans cet environnement lumineux que l'intensité et l'importance de la compétition sont les plus fortes.

Pour la tige, les feuilles et la plante entière, les valeurs d'indices sont toujours négatives, indiquant que ces organes subissent, dans toutes les conditions de lumière, la compétition

exercée par la molinie bleue. Les coefficients directeurs des régressions sur les feuilles et la plante entière sont très proches (1.126 vs 1.13), la plante entière semble donc répondre de la même manière que les feuilles (Figure 34). En revanche, ces indices sont positifs pour les racines fines et les grosses racines, respectivement dans les classes de transmittance [20% ; 40%[ et [60% ; 80%[, traduisant un investissement du chêne plus important dans la partie souterraine en présence de molinie.



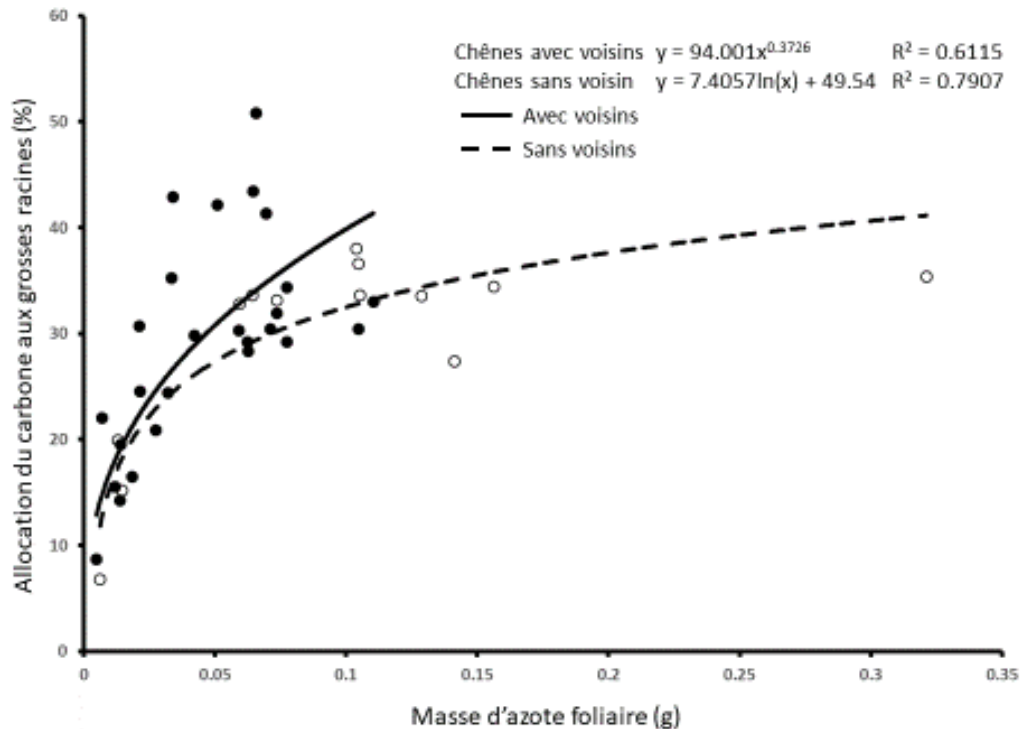
**Figure 34 :** Indices d'interactions biotiques pour chaque organe, les indices d'importance ( $I_{imp}$ ) sont représentés en fonction des indices d'intensité ( $I_{int}$ ) pour les feuilles, tiges, racines fines, grosses racines et chênes entiers. Les ronds représentent les chênes présents dans la gamme de transmittance [20% ; 40%[, les triangles la gamme [40% ; 60%[ et les carrés la gamme [60% ; 80%[. Les régressions sont de la couleur des organes correspondants.

### 7.3.6 Relation entre azote foliaire et carbone racinaire (grosses racines) (Figure 35)

Le pourcentage de carbone alloué aux grosses racines est positivement corrélé à l'augmentation de la quantité d'azote dans les feuilles. Cette tendance est plus importante pour les  $Q_{pM}$  que pour les  $Q_{pS}$ . Les  $Q_{pM}$  allouent un fort pourcentage de leur masse carbonée aux



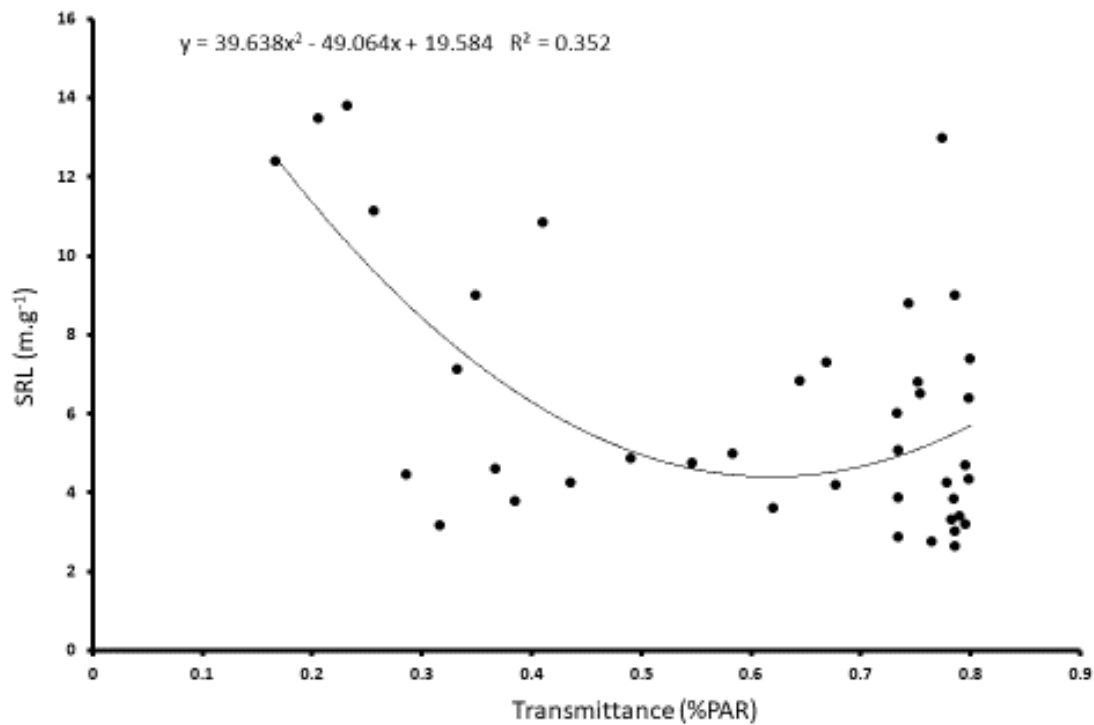
grosses racines malgré de faibles valeurs de masse azotée dans les feuilles. A l'opposé, les Qps allouent moins de carbone aux grosses racines et cette allocation plafonne à partir de 0.1g d'azote foliaire (Figure 35).



**Figure 35 :** Allocation du carbone aux grosses racines (% de la masse de C totale des chênes) en fonction de la masse d'azote (N) dans les feuilles des chênes (g). Les ronds blancs correspondent aux chênes ayant grandi sans voisin quand les ronds noirs représentent les valeurs pour les chênes ayant grandi avec voisins. Les régressions en trait plein et en pointillés modélisent l'évolution de ce rapport respectivement pour les chênes avec et sans voisin.

### 7.3.7 Evolution de la SRL le long du gradient de lumière (Figure 36)

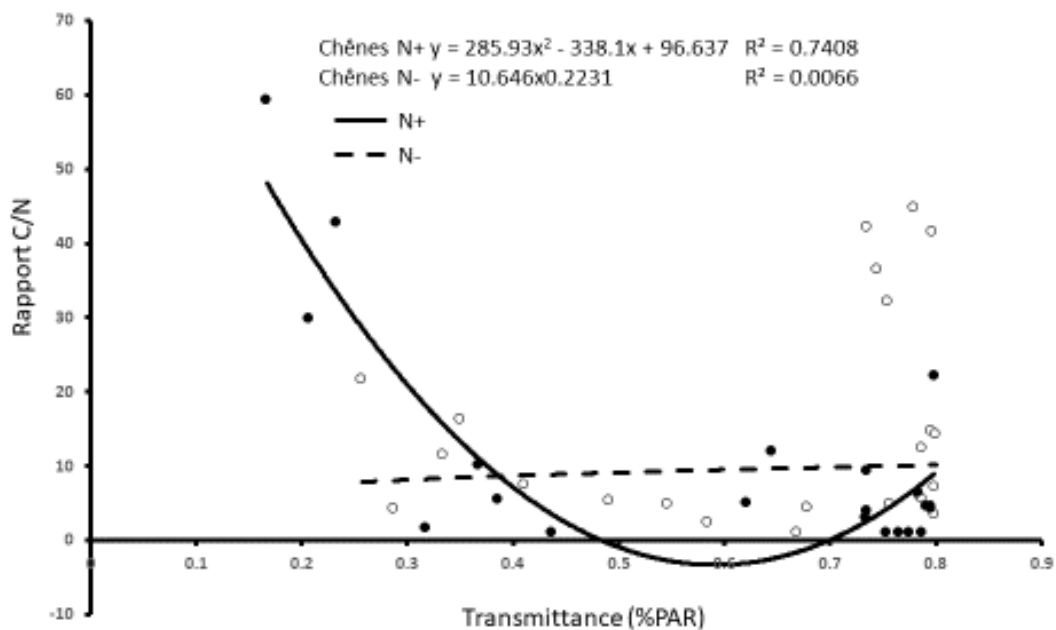
La SRL est significativement corrélée négativement à la lumière. Cette corrélation serait d'ailleurs améliorée par l'utilisation d'une fonction polynomiale de degré 2. De fait la SRL diminue entre les valeurs de transmittance de 20% à 60%, passant de 12.4 cm.g<sup>-1</sup> à 3.6 cm.g<sup>-1</sup>. Ces valeurs augmentent jusqu'à 13 cm.g<sup>-1</sup> pour les plus fortes valeurs de transmittance (Figure 36).



**Figure 36 : Variation de la SRL (Specific Root Length  $m.g^{-1}$ ) en fonction de la transmittance (% de PAR) le long du gradient.**

### 7.3.8 Rapport C/N des racines fines (Figure 37)

L'interaction lumière  $\times$  azote influence le rapport C/N. Ainsi, les plants ayant reçu un amendement en azote voient le rapport C/N décroître alors que la transmittance augmente sur la gamme [20% ; 60%]. Celui-ci ré-augmente par la suite. En revanche les plants non fertilisés affichent une valeur relativement constante de ce rapport malgré la plus forte disponibilité lumineuse. Quelques valeurs semblent se détacher, pour des valeurs de transmittance comprises entre 70% et 80%, en augmentant la variabilité des mesures sans pour autant affecter de manière notable l'effet de la lumière sur ce rapport (Figure 37).



*Figure 37 : Variation du ratio entre la masse de carbone (C) et la masse d'azote (N) dans les racines fines de chêne ( $\text{g.g}^{-1}$ ) en fonction de la transmittance (% de PAR). Les ronds noirs correspondent aux plants de chênes ayant reçu un amendement azoté (N+,  $90\text{kg.ha}^{-1}$  en trois fois) et les ronds blancs représentent les chênes n'ayant pas reçu d'amendement (N-). Les régressions modélisées en trait plein et pointillés sont attribuées aux données correspondantes respectivement aux chênes N+ et N-.*

## 7.4 Discussion

### 7.4.1 Une zone abiotique « intermédiaire » relativement bien définie le long du gradient.

Les résultats concernant la caractérisation de l'environnement lumineux montrent un fort gradient permettant de juger de l'effet réel de la disponibilité de lumière sur notre système chêne-molinie. Si notre « design » expérimental souffre d'un manque de répétition avec plusieurs lignes de jeunes plants en parallèle, il permet néanmoins d'avoir un aperçu global du comportement du chêne en interaction avec la molinie sous différents niveaux de lumière.

Les données d'humidité issues des sondes TDR montrent une courbe en cloche le long du gradient de transmittance avec des valeurs plus fortes dans la zone intermédiaire qu'aux extrémités du gradient de lumière. Ainsi, sous la canopée, nous pouvons expliquer ce résultat par la présence des arbres adultes qui sont de gros consommateurs d'eau. A l'autre extrémité,

les compétiteurs seraient alors les espèces de la strate herbacée beaucoup plus développées dont majoritairement, la molinie bleue. En effet de nombreuses études ont montré la plus forte compétition des herbacés lorsque celles-ci reçoivent une forte énergie lumineuse (Gaudio et al., 2011c). Leur biomasse et leur photosynthèse augmentent considérablement, accroissant les besoins en eau (Vernay et al., 2016). Bien que le recouvrement de la molinie n'ait pas été de 100%, elle pourrait avoir un rôle « tampon » en limitant l'évapotranspiration et son effet négatif sur la disponibilité en eau du sol. Dans la zone intermédiaire, ni les arbres, ni les herbacées n'ont un couvert maximal, ce qui conduit à une zone de stress abiotique hydrique « intermédiaire ». Ce résultat semble en revanche un peu différent de celui déterminé par Noémie Gaudio dans sa thèse, où le développement maximal de la molinie se faisait à partir de 20% de PAR. Le chêne ne peut quant à lui, se développer efficacement qu'à partir d'une gamme comprise entre 15% et 20% de transmittance (Gaudio, 2010). Ainsi, les conditions lumineuses favoriseraient donc la molinie et pourraient contrecarrer les teneurs en eau non stressantes observées dans la zone « intermédiaire » déterminée dans cette étude.

#### 7.4.2 Impact des facteurs abiotiques et de leurs interactions sur le système végétal

Notre modèle statistique montre que deux facteurs ont agi de manière prépondérante sur notre système végétal, la lumière et la composition, des placeaux contrairement à l'azote qui n'a que peu impacté les variables mesurées. La hauteur de feuille des poacées n'a jamais dépassé celle des jeunes plants de chêne ce qui indique une absence de compétition pour cette ressource. La mise en place des hampes florales plus tardivement dans la saison n'a pas modifié ce résultat, malgré une hauteur des hampes plus importante que celle des chênes. Ceci traduit leur absence d'impact sur l'interception de la lumière du fait de leur surface relativement réduite en comparaison avec les feuilles. La molinie n'a donc jamais limité la disponibilité en lumière vis-à-vis des plants de chêne. L'abondance de lumière entraîne en soi une meilleure croissance des plants mais en interaction avec la molinie, le rôle de la lumière pourrait alors être indirect et impacter la captation des ressources.

Nos résultats ont montré qu'en présence de la molinie, l'eau et l'azote du sol sont très largement captés par les poacées et leurs systèmes racinaires très prospectifs (Coll et al., 2004; Freschet et al., 2017a). Le coefficient négatif de l'interaction lumière  $\times$  composition va dans ce

sens : la croissance très rapide de la molinie bleue avec la lumière engendrerait une déplétion des ressources du sol. Dans ces conditions, le chêne malgré ce surplus de lumière pour sa croissance, ne semble pas pouvoir l'utiliser, ce qui le conduit à accumuler le peu de ressources captées et les photoassimilats produits aux parties souterraines. Ainsi, le rapport des biomasses aériennes/souterraines est supérieur pour les  $Q_p$  par rapport aux  $Q_m$ , traduisant que le chêne en compétition avec la molinie privilégie ses parties souterraines. L'effet « lumière » *a contrario* maintiendrait malgré tout une faible acquisition de carbone, dirigée préférentiellement vers les organes de stockage avec un apport trop faible pour engendrer une baisse significative du rapport de biomasse.

La compétition réduirait donc la quantité et/ou la concentration en azote des organes des chênes par rapport aux plants isolés, avec un impact limité sur le statut carboné. La moins bonne performance des jeunes arbres semblent alors associée à une déplétion de l'azote du sol par la strate herbacée, plutôt qu'à une pénurie de carbone (Gessler et al., 2017; Korner, 2015). Cette déplétion de l'azote aurait un impact maximal dans la zone de transmittance « intermédiaire » [40% ; 60%]. Dans la zone de plus forte transmittance, la diminution de la teneur en eau du sol est associée à la pénurie en azote. Néanmoins les teneurs en eau du sol mesurées montrent malgré de forts écarts types un stress hydrique limité (peu de jours où le  $REW < 0.4$ , équivalente dans notre cas à une SWC de 11%, data non représentées) (Granier et al., 2007; Vicca et al., 2012). Il semble donc que la réponse mesurée soit principalement liée au stress azoté.

### 7.4.3 Une zone « intermédiaire » propice à la compétition

Nos calculs d'indices d'interaction soulignent, à l'échelle du plant de chêne, une compétition du sous-bois sur les jeunes plants d'arbre et ce, quelle que soit la transmittance. Nous avons observé que cette compétition était maximale, tant en terme d'intensité que d'importance dans la zone de transmittance lumineuse intermédiaire de notre gradient ([40% ; 60%]) pour tous les organes à l'exception de la tige.

La compétition était en revanche relativement intense mais peu importante pour les feuilles dans l'intervalle supérieur de transmittance de lumière [60% ; 80%]. Les parties souterraines semblent subir une compétition plutôt faible dans cette gamme de transmittance, voire même de la facilitation pour les grosses racines. Ce résultat montre que finalement, sous

très forte lumière, l'impact de la molinie bien qu'intense dans la compétition est moins important sur les feuilles de chênes que l'environnement extérieur. Autrement dit, le fort pourcentage de transmittance de lumière a un effet plus important sur les plants de chêne que la compétition de la molinie en elle-même. La forte disponibilité en lumière est donc un paramètre important à prendre en compte dans les plans de régénération. L'effet délétère de la forte transmittance n'a pas pu être déterminé précisément mais il pourrait être relié à la diminution de disponibilité en eau (une plus forte température entraînant une plus forte évapotranspiration).

La zone intermédiaire du gradient de lumière, [40% ; 60%] de PAR, est une zone où la compétition est à la fois la plus intense et la plus importante. Les chênes isolés dans cette zone doivent donc profiter d'autant plus de ces conditions dites intermédiaires (lumière non limitante pour le chêne (Gaudio, 2010) et peu de stress hydrique), pour se développer et accroître la différence de biomasse observée avec les arbres avec voisins.

Pour les arbres en compétition sous de fortes lumière, même si globalement la biomasse du chêne est réduite par la présence de la molinie, le compartiment racinaire est lui favorisé ce qui correspond à une stratégie de conservation, comme cela a pu être démontré dans une de nos expériences en conditions semi contrôlées (*cf.* chapitre 5)

L'impact de cette zone intermédiaire est également visible lorsque nous avons regardé l'évolution de la SRL le long du gradient de lumière ou du rapport C/N des racines fines dans le cas des placeaux fertilisés. La baisse du rapport C/N pourrait s'expliquer soit par une absorption plus forte de l'azote ou alors par une diminution de la matière carbonée aux racines fines. Nos données laissent supposer que l'amendement bénéficie plutôt aux grosses racines. Les études précédentes ont démontré la captation drastique de l'azote par les poacées (Coll et al., 2004; Picon-Cochard et al., 2006) ce qui semble confirmer les faibles quantités d'azote marqué captées au sein des plants de chêne (1.6 mg pour Q<sub>P</sub> en moyenne contre 0.3 mg pour Q<sub>P</sub><sub>M</sub> avec un apport de départ de 41mg par plant). Ce dernier résultat ne pouvant s'expliquer que par la captation par les herbacées, par les microorganismes ou par lessivage dans le sol. Néanmoins la faible lumière réduirait la demande en azote des organes « puits » aériens, maintenant le peu d'azote capté dans les racines fines. Notre modèle ne nous a pas permis de mettre en évidence cet effet de manière significative, un plus grand nombre d'individus

permettrait de valider ou d'invalider cette hypothèse. Cependant, la SRL a diminué du fait d'une biomasse des racines fines qui augmente avec l'éclaircissement et avec une tendance à l'augmentation de la masse carbonée dans ce compartiment. Là encore, ces résultats semblent aller dans ce même sens en appuyant l'hypothèse d'une prospection du sol moins importante.

#### 7.4.4 De la facilitation souterraine aux extrémités du gradient de transmittance

Nous avons mis en évidence de la facilitation sur les racines fines, dans l'environnement le plus ombré. L'ombrage atténue donc la force compétitive de la molinie ce qui conduit à des performances écophysiologicals moins importantes et donc un pool de ressource dans le premier horizon du sol plus important (zone de prospection des plants). Une plus forte biomasse en présence de voisin, comparée à un plant de chêne isolé pourrait être le fruit d'une « stimulation » par la molinie sur le développement racinaire des chênes. Une faible capacité de compétition de la molinie serait suffisante pour déclencher une réponse écophysiological des jeunes plants de chêne *via* certains traits de réponse comme une augmentation de biomasse, conduisant à des racines plus efficaces ou plus nombreuses améliorant les capacités de prospection. Le manque de réplicas et d'individus dans la classe considérée, à cause de la mortalité, n'a pas permis pas de déterminer la réponse fonctionnelle précise, un dispositif plus complet permettrait d'améliorer ces conclusions.

Nous pourrions également envisager que les racines des arbres adultes possèdent des capacités compétitrices moins importantes que celles de la molinie, épuisant de manière plus modérée le pool azoté du sol. En revanche, l'effet d'ombrage sur la molinie ralentirait efficacement la croissance de cette dernière et finalement, la facilitation observée pourrait être le fruit d'une facilitation indirecte, *via* l'effet négatif des arbres adultes sur les poacées.

*A contrario*, la classe [60% ; 80%[ étant relativement bien représentée, nous avons mis en lumière un effet facilitateur de la molinie sur la performance des grosses racines de chêne. Ces résultats ont confirmé une stratégie de conservation des ressources du chêne dans un contexte compétitif (*cf.* chapitres 5 et 6). Les ressources étaient préférentiellement allouées ou réallouées aux grosses racines afin de les utiliser lors d'épisodes de croissance plus propices. Cette stratégie limite l'investissement dans des organes de capture tels que les feuilles ou les

racines fines qui sont de toutes manières inefficaces dans ces conditions, du fait de la carence en ressource.

#### 7.4.5 Effet intégratif des interactions à l'échelle de la plante

Les plants de chêne entiers montrent le même ordonnancement des classes de transmittance que celui affiché par les feuilles ; lorsqu'on regarde les indices de compétition. Les coefficients directeurs des régressions sont d'ailleurs très proches. L'acquisition du carbone serait donc le « driver » général des jeunes plants de chêne dans leur réponse à la compétition, les autres compartiments modulent l'effet foliaire. La stratégie conservatrice mise en place par le chêne maintient la biomasse, principalement des grosses racines mais la croissance, notamment en longueur est ralentie en cas de compétition. Une partie du  $^{15}\text{N}$  nouvellement absorbé est dirigée vers les feuilles pour les  $Q_{PM}$ , mais cela n'a représenté qu'une très faible quantité et la quantité d'azote totale, elle, a globalement diminué. Or des études ont montré que les performances, photosynthétiques et donc l'acquisition du carbone qui permet le développement des plantes est positivement corrélé au statut azoté des feuilles (Funk et al., 2007; Vernay et al., 2016). Le peu de C assimilé n'aurait alors qu'un rôle dans le maintien de l'organisme et de réserves pour une utilisation ultérieure, dans des conditions plus propices à la croissance, mais pas pour son développement durant la période de stress (ici azoté).

### 7.5 Conclusion

Notre dispositif a permis de mettre en évidence les impacts opposés de la lumière et de la compétition sur de jeunes plants de chêne. La lumière favorise grandement le développement quand la compétition cantonne le peu de ressources laissées à disposition des jeunes arbres aux organes pérennes, principalement les grosses racines. Cet effet est accentué en pleine lumière qui favorise malgré tout la photosynthèse mais dont les produits sont principalement dirigés vers les grosses racines. L'amendement azoté, pour pallier la carence d'azote créée par la molinie, est inefficace tant les capacités de prospection et de captation de la molinie sont supérieures pour capter ce surplus. En revanche, il semblerait qu'à l'ombre la compétition de la molinie soit moins forte et favorise, entre autres, la production de racines fines. A partir d'une gamme de [40% ; 60%] de transmittance de lumière, l'impact négatif de la compétition est déjà maximal pour certains traits. Notre étude confirme donc l'intérêt d'éviter une trop forte lumière



dans un système de compétition plant de chêne/molinie, pour ne pas favoriser la croissance des poacées. Le maintien d'un niveau moyen de lumière entretient également un maintien du stock azoté du sol, bien plus efficace qu'une fertilisation. Le maintien d'une zone intermédiaire, tant en termes de lumière, d'azote et d'eau permettrait donc d'optimiser les chances de réussite d'un plan de régénération, le temps que les jeunes chênes s'installent pour ensuite ouvrir potentiellement de manière plus large le couvert. Ainsi, si la biomasse totale est maximale en pleine lumière, le fonctionnement des plants de chênes est altéré par la compétition dans ces conditions. Le meilleur compromis pour éviter l'apport d'intrants et/ou l'utilisation trop important d'outils mécaniques est donc de trouver la meilleure combinaison de facteurs abiotiques. Une étude à plus grande échelle, avec de plus nombreuses répétitions serait néanmoins nécessaire pour confirmer ce résultat important.

## 8 CHAPITRE VIII : Discussion générale et perspectives

Nos travaux visaient à comprendre comment la modification de la disponibilité des ressources pouvait impacter la réponse des jeunes plants de chêne en compétition avec des poacées du sous-bois des forêts tempérées. Différentes réponses écophysiologicals ont été observées sous différentes combinaisons de disponibilité en eau, azote et lumière afin d'expliquer les réponses écologiques mises en évidence. L'intégration des interactions biotiques et abiotiques, tenant compte de la disponibilité de trois ressources, a permis de mettre en lumière des réponses spécifiques, parfois différentes de celles attendues quand un seul facteur est pris en compte. Quatre expérimentations ont été mises en place :

- La première, testant le rôle de l'azote dans la réponse photosynthétique et la croissance du chêne et de la molinie sous deux niveaux de lumière contrastés
- La deuxième a combiné deux niveaux de lumière et d'azote, permettant de différencier la réponse aérienne et souterraine du chêne et de la canche à la compétition
- La troisième a permis d'évaluer le rôle des réserves azotées dans la réponse du chêne sous deux conditions hydriques contrastées et contraintes par différentes densités de compétiteurs
- La quatrième était une expérimentation testant la compétition en conditions naturelles, le long d'un gradient de lumière pour deux niveaux de fertilisation différents

### 8.1 Originalités de l'étude

L'une des particularités de notre étude a été d'étudier la réponse des plantes à la compétition après une durée très courte, 6 mois après mise en concurrence. Nos résultats mettent en avant l'impact des différentes combinaisons de ressources sur les réponses écologiques et écophysiologicals des chênes comme des poacées, ce qui a été relativement peu étudié. Les travaux prennent généralement en compte un ou deux facteurs abiotiques maximum pour expliquer les interactions biotiques dans différents milieux, sous-estimant les effets d'interaction qui peuvent avoir lieu dans un milieu où les besoins en ressource sont bien plus divers (Berger and Glatzel, 2001; Harmer et al., 2005).

Beaucoup de travaux ont étudié les réponses des plantes sur plusieurs saisons de végétation et mettent alors en avant une réponse intégrative d'une période de compétition plus longue (Davis et al., 1999; Friedrich et al., 2012; Provendier and Balandier, 2008). Ce délai supplémentaire pourrait donner du temps aux différents traits fonctionnels d'exprimer plus de plasticité phénotypique. Le manque de ressources et le faible délai entre la mise en compétition des deux espèces et les récoltes respectives, dans nos expérimentations, pourraient limiter cette expression phénotypique (Funk et al., 2007). Une plus grande SLA et/ou SRL permettraient une captation, respectivement de la lumière, de l'eau et des nutriments, plus efficace, ne variant que peu ou pas du tout d'après nos résultats. Cela pourrait être dû également à un métabolisme, un fonctionnement moins performant du fait d'une compétition trop intense. Notre travail a permis de mettre en évidence une compétition très précoce soulignant l'importance de prendre en considération les effets des interactions biotiques dès la mise en concurrence des espèces.

## 8.2 L'eau, l'azote et la lumière, trois ressources combinées pour lesquelles les plantes interagissent

Nous avons eu l'occasion de manipuler jusqu'à trois ressources différentes (eau, lumière, azote). Prendre en compte plusieurs ressources dans nos expérimentations, à différents niveaux de disponibilité, nous a amené à observer un comportement végétal un peu plus proche de la réalité. En milieu naturel, les besoins en ressources ne se limitent pas qu'à un ou deux facteurs mais sont bien entendu multiples comme par exemple les oligoéléments (calcium, potassium, magnésium,...). Tous les végétaux sont concernés par ces besoins, dans une plus ou moins grande mesure mais cela ajoute encore des combinaisons de facteurs possibles. Il est évidemment impossible de prendre en compte l'ensemble des combinaisons de facteurs tant elles sont nombreuses.

Notre travail s'est focalisé sur trois ressources indispensables aux plantes, dont la demande en termes de quantité est relativement forte comparée à d'autres ressources. Cela nous a permis d'avoir une vision plus globale des interactions sur le système en prenant en compte l'effet de différentes combinaisons de facteurs, dont les effets ne sont pas forcément additifs (Laurent, 2016). De plus, certaines interactions biotiques pourraient être atténuées, « cachées » par les différentes interactions entre les plantes d'un système comme cela a été démontré lors d'une expérimentation sur le plateau du Tibet : les effets visibles au niveau « espèces » peuvent

être compensés à l'échelle de la communauté (Michalet et al., 2015; Roxburgh, 2015). Cependant, nous sommes conscients que nos dispositifs en conditions semi-contrôlées sont loin de représenter fidèlement les conditions naturelles et les autres facteurs s'appliquant au système, qu'ils s'apparentent à d'autres ressources ou à des facteurs climatiques (Leibold, 1995).

### 8.3 Impact négatif de la compétition sur le compartiment aérien

Au cours de ce travail nous avons pu mettre en lumière une réponse commune des jeunes plants de chêne en compétition avec deux espèces très compétitrices, *D. cespitosa* et *M. caerulea* malgré différentes combinaisons de ressources : la partie aérienne des plants est négativement impactée par la compétition pendant que les parties souterraines, et notamment les grosses racines, stockent les ressources. Aucune des théories écologiques ne rend entièrement compte de nos résultats (Grime, 1974a; Taylor et al., 1990; Tilman, 1987). En effet, bien que la compétition soit minimale pour de faibles niveaux de ressources (en accord avec la théorie de Grime), elle redevient forte pour le compartiment aérien quand au moins une ressource augmente, quelle qu'elle soit. Bien qu'une compétition directe pour la lumière soit hors de cause, cette dernière induit une compétition indirecte sur le compartiment souterrain (*cf.* chapitres 5 et 7). Les plants de chêne stockent des ressources dans leurs organes pérennes plutôt que de les allouer à la croissance si tant est que l'eau, la lumière ou l'azote soient limitants.

### 8.4 Intensité et importance des interactions biotiques selon les organes des plantes et les ressources considérés

Les indices d'interaction ont montré une forte compétition aérienne, tant en intensité qu'en importance (Corcket et al., 2003; Díaz-Sierra et al., 2016). En revanche, les indices pour le chêne étaient moins négatifs, voire positifs dans les parties souterraines lors de l'expérimentation en conditions naturelles (*cf.* chapitre 7), particulièrement pour les grosses racines. Ceci apporte une nouvelle preuve de la stratégie conservatrice du chêne et plus spécifiquement dans des environnements aux ressources carencées.

Notre étude démontre notamment que la carence en eau ou azote du sol est un facteur déclenchant cette mise en réserve du chêne (*cf.* chapitres 5 et 7) comme c'est le cas en compétition avec des poacées (Guillemot et al., 2014). Toutefois cette démonstration n'a que rarement été relatée dans la littérature à si court terme : cette stratégie conservatrice est mise en place très rapidement par les arbres malgré leur faible développement, au détriment du développement aérien ou souterrain. Ceci permettrait pourtant de prospector une plus large zone et gagner en compétitivité lors de périodes plus propices à leur développement. De nombreuses études sont arrivées à la conclusion que la compétition souterraine était plus forte que la compétition aérienne (Bloor et al., 2008; Casper and Jackson, 1997; Picon-Cochard et al., 2006).

Si nos indices laissent penser l'inverse (indices plus négatifs sur les parties aériennes), cela peut également être interprété dans ce sens : une forte compétition souterraine conduirait à « sacrifier » les parties aériennes pour attribuer la majeure partie des ressources vers les organes de stockage, où la concurrence est la plus rude. Les plus faibles valeurs d'indice peuvent donc être trompeuses et traduire au contraire une forte mobilisation des ressources vers les organes de réserve à cause d'une compétition plus intense. Cette hypothèse peut être corroborée avec la compétition des différentes poacées, exacerbée à la lumière (Gaudio et al., 2011c) et associée à une captation de l'azote par ces poacées qui semblent insatiables (Coll et al., 2004).

## 8.5 La lumière, un impact indirect sur la compétition souterraine ?

La lumière est une ressource clé dans l'établissement et la force de la compétition souterraine. Nos résultats coïncident avec d'autres études soulignant l'importance de ce facteur d'un point de vue écologique mais aussi dans une perspective appliquée (Gaudio et al., 2011c, 2011b; Ligot et al., 2014). Les plans de régénération sous couvert montrent de réels bénéfices pour limiter la compétition des herbacées et donc l'utilisation d'intrant ou d'outils mécaniques (Balandier et al., 2006; Frochot et al., 2009). Des gammes de lumière pour lesquelles le chêne et le pin sylvestre (*Pinus sylvestris*) sont capables de pousser, tout en limitant le développement des herbacées, ont par exemple été déterminées (Gaudio et al., 2011a). Une transmittance avoisinant les 20% correspond au meilleur compromis pour permettre aux plants d'arbre de se

développer et coexister avec les autres espèces du sous-bois (Gaudio et al., 2011a). Toutefois ces études ne prennent pas en compte les ressources hydriques et azotées pour expliquer les mécanismes écophysiologicals sous-jacents.

Notre travail met lui aussi en avant une compétition plus forte pour le chêne à la lumière et de moins bonnes performances des poacées à l'ombre (molinie comme canche), mais il nous a permis de montrer que cet effet est indirect (Lusk and Laughlin, 2017) : dans toutes nos expérimentations, quand les chênes n'étaient pas sous ombrière ou sous la canopée, ils n'ont pas subi de restriction de la part des poacées, l'accès à la lumière n'était donc pas limité. La luminosité permet la photosynthèse, mais ce processus écophysiological nécessite également de l'azote afin de faire fonctionner la chaîne protéique qui permet l'utilisation de l'énergie lumineuse pour transformer le carbone inorganique en carbone organique. Si la lumière n'est pas limitante, les poacées ont également une photosynthèse plus efficace (*cf.* chapitre 4) stimulant un peu plus leur impact négatif sur le pool d'azote du sol, une plus forte croissance entraînant des besoins plus importants. L'effet positif de la « lumière » sur les plants de chênes ou les poacées (meilleure croissance, plus de biomasse, meilleur fonctionnement photosynthétique) que nous mettons en évidence ne se concrétise, en termes de développement, qu'à la condition d'une meilleure captation et/ou utilisation de l'azote du sol.

## 8.6 Le stress hydrique, inhibiteur d'un effet bénéfique de la ressource azotée

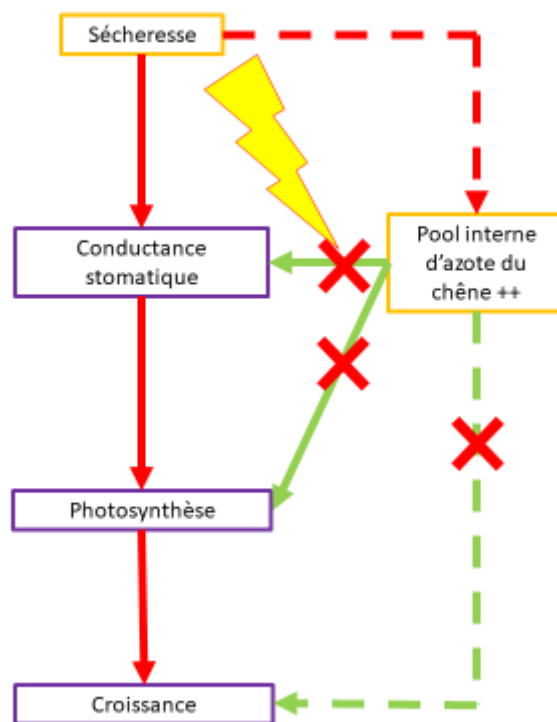
L'eau est également un facteur important, notamment dans la photosynthèse comme accepteur final d'électron. Des interactions ont pu être mises en évidence dans le chapitre 6, en lien notamment avec les processus photosynthétiques, la densité de compétiteur et le stock interne d'azote des chênes.

Il faut distinguer plusieurs termes concernant le pool azoté : on parle d'accumulation lorsque l'apport azoté est supérieur à la demande de la plante, le terme « accumulation » est donc relatif à la croissance. Les réserves, ou azote non structural concernent l'azote remobilisable, réutilisable vers d'autres tissus quand cela est nécessaire. Enfin, l'azote structural est principalement localisé dans les parois cellulaires, il est immobilisé et donc non

« réutilisable » par la plante. L'azote remobilisé, quand celui-ci est un recyclage d'azote déjà utilisé l'année précédente, provient majoritairement des anciennes feuilles (Gerant et al., 2017; Millard, 1988). Un plus fort pool d'azote permet donc d'investir plus massivement dans les jeunes feuilles. Ceci a montré un réel avantage lors de différentes expérimentations face à de la compétition ou face à des ressources carencées (Tagliavini and Millard, 2005). Néanmoins, les stress hydriques et azotés sont parfois synchrones et peu d'études ont mis en évidence un éventuel effet des réserves azotées du plant de chêne dans un contexte de carences à la fois hydriques et azotées dans le sol.

Lors d'une régénération pilotée par l'Homme, une des solutions conseillées dans bon nombre d'étude est l'utilisation de plants de chêne « chargés » en azote, dont le pool interne est relativement élevé du fait d'une forte allocation et réallocation de cette ressource l'année précédente (Barbaroux et al., 2003; Salifu et al., 2009). Ce pool d'azote est principalement utilisé pour la mise en place de nouveaux organes comme notamment les feuilles au débourrement (Millard et al., 1990; Millard and Proe, 1992). L'essentiel de l'azote retrouvé dans les jeunes feuilles est issu de la remobilisation de l'azote présent préalablement dans l'organisme.

Un fort pool interne d'azote permet notamment d'amplifier les performances photosynthétiques des plants de chêne si tant est que le milieu ne souffre pas d'un stress hydrique (Figure 38). Cet arrière effet (car nous avons montré qu'il s'agit en fait d'une reprise de croissance améliorée par la captation de l'azote de l'année précédente qui amène à ce résultat positif) serait lié à une meilleure captation azotée, rejoignant les résultats évoqués dans le chapitre 5. Les feuilles au moment du débourrement profitent d'un important enrichissement en azote dû à une forte remobilisation du stock interne des chênes. Elles sont alors plus performantes en termes de photosynthèse, permettant la croissance et le développement des organes de captation comme les racines. Dès lors le développement global de la plante, en termes de croissance, de biomasse est amélioré grâce à des traits fonctionnels plus développés. L'expression de cette meilleure performance est cependant dépendante de l'approvisionnement hydrique, principal facteur limitant de la photosynthèse (Figure 38). Le stress hydrique influencerait en premier lieu la conductance stomatique, protégeant ainsi le jeune chêne contre les risques de cavitation (Ludlow, 1989).



**Figure 38 : impact négatif de la sécheresse sur l'utilisation du pool interne de réserves azotées du chêne. Les flèches représentent les effets positifs (vert) et négatifs (rouge). En pointillés sont représentés les effets indirects, en trait plein les effets directs. La sécheresse inhibe la photosynthèse et « annule », le bénéfice métabolique de feuilles de chênes riche en azote et donc potentiellement avec une activité enzymatique importante**

Nous n'avons pas relevé d'interaction eau  $\times$  azote significative lorsque nous avons regardé ces deux facteurs ensemble (*cf.* chapitre 6). Néanmoins le facteur hydrique s'est montré très influent lors des expérimentations (*cf.* chapitre 6) et a pu masquer une éventuelle interaction. Un fort turn-over des protéines de la chaîne photosynthétique n'apporterait aucun avantage dans le cas où la conductance stomatique serait faible et les échanges gazeux limités (Kubiske and Abrams, 1993). Un stress plus modéré aurait peut-être laissé entrevoir une interaction entre la disponibilité en eau et en azote, comme évoqué précédemment. La sécheresse pourrait également réduire la disponibilité de l'azote *via* une solution du sol peu disponible rendant l'azote moins mobile, immobilisé par les microorganismes du sol (Giehl and von Wiren, 2014).



## 8.7 L'azote, une ressource centrale dont le bénéfice pour le chêne est conditionné par la lumière et l'eau

Si nous n'avons pas mis en évidence d'interaction triple significative (eau  $\times$  N  $\times$  L) des interactions doubles ont, elles, été mises en lumière (Davis et al., 1999; Friedrich et al., 2012). D'après les différentes expérimentations, l'azote semble donc être la clé de voûte du développement des plants de chêne de par son rôle fonctionnel (et structural, c'est un élément majeur des protéines cellulaires mais nous n'avons pas étudié spécifiquement l'azote structural). La carence de cet élément dans le sol entraîne une mise en réserve des ressources par les jeunes arbres. L'eau et la lumière sont des facteurs nécessaires à l'expression de l'effet bénéfique qu'aurait l'azote s'il est disponible pour les arbres. Ces deux ressources permettent notamment une photosynthèse efficace *via* une bonne conductance stomatique et un apport suffisant d'énergie pour convertir le carbone absorbé en matière organique. Leur effet positif sur la croissance, si la disponibilité en azote est réduite, sera rapidement limité. L'azote a donc un rôle central mais nécessite des conditions lumineuses et hydriques suffisantes pour permettre un bon développement des jeunes chênes.

## 8.8 Les traits fonctionnels racinaires, éléments stratégiques dans la captation des ressources du sol

Les traits racinaires, morphologiques (longueur, diamètre, surface) et fonctionnels (SRL) des trois espèces étudiées ont souligné des capacités intrinsèques de captation de l'azote très différentes entre poacées et jeunes arbres (Freschet et al., 2017a). La capacité à développer des racines dans les zones riches en minéraux et la capacité à prospecter, sont des caractéristiques encore à l'avantage des poacées (Photo 13) si celles-ci sont capables de le faire avec un accès à l'eau restreint et donc une photosynthèse moins efficace (de Kroon and Mommer, 2006; Robinson et al., 1999). La forte biomasse et longueur racinaire mises en évidence nous a permis de conclure à une colonisation effectivement massive d'un milieu par la canche (*cf.* chapitre 5, Photo 13). Cet aspect est d'autant plus intéressant qu'un même trait peut se montrer parfois un avantage vis-à-vis de la disponibilité d'une ressource mais être désavantageux vis-à-vis de la disponibilité d'une autre : une forte longueur racinaire pour prospecter les zones riches en nutriments est un avantage dans un environnement sans stress

hydrique mais dès lors qu'une sécheresse se mettrait en place, l'investissement racinaire, l'entretien et l'approvisionnement en eau et nutriment de l'ensemble de la plante serait plus compliqués, la survie devenant alors prioritaire par rapport à la croissance (Gessler et al., 2017).



**Photo 13 : pivots de chêne « étouffés » dans la biomasse racinaire de la canche, photos réalisées lors de la récolte 2015**

La déplétion de la ressource azotée par les poacées, et donc le manque de matière première pour le développement des tissus racinaires du chêne (besoin d'acides aminés, de protéines de transport,...) expliquerait en premier lieu l'incapacité des plants de chêne à développer des racines fines par exemple. Cet effet ne serait pas dû à une faible disponibilité « naturelle » de l'azote en soi mais plus à un effet biotique des voisins qui s'accaparent l'ensemble de la ressource quelle qu'en soit la quantité. Les poacées, de par leur fonctionnement, mettent en place des micros habitats où l'azote devient peu disponible (Figure 39).

En effet, l'abondance de lumière profite d'abord aux poacées dont la photosynthèse montre des paramètres plus efficaces (par exemple, pour l'assimilation maximale, la moyenne pour la canche est de  $7.3 \mu\text{mol.CO}_2.\text{m}^{-2}.\text{s}^{-1}$  contre seulement  $4.4 \mu\text{mol.CO}_2.\text{m}^{-2}.\text{s}^{-1}$  pour le chêne, cf chapitre 6) même dans des cas où les rapports de biomasse sont plutôt en faveur du chêne. De fait, la demande en ressource augmente pour entretenir et accroître la biomasse (Balachowski and Voltaire, 2017). Les traits fonctionnels des poacées sont tout à fait adaptés à une stratégie de prospection. La molinie bleue par exemple montre une augmentation linéaire de croissance en fonction de l'apport d'azote et est capable d'utiliser la ressource au maximum de son potentiel (van Heerwaarden et al., 2005).

En revanche, les traits du chêne reflètent sa croissance plus lente, plus parcimonieuse dans l'utilisation des ressources. Les « coûts » métaboliques relatifs la mise en place des organes (Chapin et al., 1990), leur fonctionnement, leur entretien et la croissance sont relativement élevés pour les ligneux. Ces derniers doivent maintenir une structure plus importante que les herbacées et doivent donc gérer les ressources parmi les multiples besoins du moment mais aussi ceux à venir notamment durant l'hiver (tout comme les poacées). Tout n'est pas investi dans la croissance au risque d'être vulnérable durant la mauvaise saison.

Nous étions donc en présence de deux types fonctionnels très différents, avec des stratégies opposées. Les conditions abiotiques que nous avons souhaité tester, à savoir plus de lumière, un amendement azoté régulier et de plus en plus de sécheresse, ne semblent pas inverser les rapports de force, bien au contraire.

Les différents amendements en azote n'ont pas permis d'améliorer le développement racinaire des chênes de manière significative, sauf lorsque la compétition des poacées était atténuée (*cf* chap Paray). L'effet de « stabilisation de niche », soit la synécologie des espèces conduirait à moduler la disponibilité des ressources du milieu et serait un driver plus important que le filtre environnemental qui, en soi n'est pas très restrictif dans notre étude (Bazzaz, 1991; Maire et al., 2012).

## 8.9 Une meilleure installation des racines des plants de chêne pour un fonctionnement global de la plante plus performant

Le lien entre partie aérienne et souterraine prend tout son sens lorsque l'on étudie ces relations de compétitions aux regards des mécanismes physiologiques sous-jacents. Nous avons montré précédemment (*cf*. paragraphes 5.4.2 et 7.3.5) que les différents compartiments répondent à leur propre façon à la compétition. Néanmoins, c'est le résultat net, à l'échelle de l'individu, intégrant l'ensemble des effets de chacun des facteurs sur chaque organe, qui prévaut. L'impact sur les traits relatifs à la fitness des plantes (croissance, survie, reproduction) sont particulièrement étudiés en écologie des communautés (Leuzinger et al., 2011).

De l'intégration de l'ensemble des réponses fonctionnelles face à l'ensemble des interactions découlent des propriétés émergentes, c'est-à-dire des réponses propres à la communauté mais absente à l'échelle de l'individu (Lavorel et al., 1997). L'arrière effet des ressources azotées du chêne va également dans ce sens : une meilleure reprise de croissance confère aux jeunes plants avec un fort pool interne d'azote, les capacités d'être rapidement autotrophes. Ils peuvent alors allouer des ressources nouvellement captées au développement aérien et souterrain avant que la compétition ne soit trop forte (Malik and Timmer, 1998) (Figure 39).

L'augmentation des racines fines, si elle est mise en place avant que le pool de ressource ne se soit trop appauvri, sera un atout de taille afin de faire face à la compétition, en occupant une zone de prospection plus élargies et donc permettant un accès à un pool de ressources potentielles plus grand.

Le déracinement des plants en serre a cependant montré l'extrême développement racinaire de la canche cespiteuse (Davy, 1980). L'impact de la compétition, physique, spatiale, n'a pas été mesuré en tant que tel mais l'on peut imaginer qu'au-delà de la faible quantité de ressources restée disponible pour le chêne, la canche a également pu bloquer physiquement le développement racinaire du chêne.

L'installation et le développement préalable du système racinaire du chêne semble donc un prérequis nécessaire pour subir de manière moins brutale la compétition avec la canche. De manière pratique, éliminer ou réduire la concurrence de la canche pendant un à deux ans conduirait à une installation plus efficace des chênes (Jensen and Löf, 2017). C'est une condition primordiale afin de rendre vertueux le cycle d'interactions entre les parties aériennes et souterraines : le bon fonctionnement photosynthétique permettra une meilleure croissance, notamment racinaire, dans un environnement où les ressources, entre autres azotées seront plus disponibles. Le système racinaire sera alors capable de répondre à la demande azotée des parties aériennes permettant l'augmentation de la biomasse globale des chênes. Une fois le chêne installé et suffisamment développé, celui-ci sera mieux « armé » pour faire face à la compétition des poacées.

Dans notre étude sur le rôle du pool interne d'azote des plants de chêne (*cf.* chapitre 6) l'installation de la canche a été réalisée relativement tardivement (comparée au chapitre 5 par exemple). Ce retard a également pu favoriser l'établissement des jeunes arbres. Néanmoins, un effet négatif a malgré tout été observé (croissance et fonctionnement) soulignant une fois encore le fort effet compétitif de la poacée, et ce malgré son installation tardive et sa biomasse faible lors du repiquage (Weiner, 1990). Cet effet est d'autant plus fort que la densité est importante.

Notre étude valide donc l'utilisation de plants riches en azote, ce qui confère un réel avantage de développement. Néanmoins la pression de compétition doit être modérée et les conditions hydriques non stressantes afin de permettre à la photosynthèse de s'exprimer.

## 8.10 Limites écophysiologicals de la mise en réserve

Il se pose, toutefois, la question de la durabilité et donc de la viabilité de cette stratégie conservatrice ? Jusqu'à quand les jeunes plants peuvent-ils endurer une croissance quasi nulle, ne vivant que sur les réserves qui s'amenuisent au cours du temps ? Une perturbation ou un stress réduisant l'impact négatif de la molinie ou de la canche semble nécessaire pour permettre une reprise de croissance des jeunes arbres. Dans le cas d'une situation similaire à la zone « intermédiaire » mise en évidence dans le chapitre 7, l'usage de plants issus de pépinière, enrichis en azote, pourrait représenter une bonne solution pour augmenter les chances de réussites de la régénération. L'absence de stress hydrique reste cependant une condition nécessaire à la réussite de cette régénération.

## 8.11 Le chêne facilitateur de ses voisins compétiteurs

Notre travail a mis en évidence plusieurs phénomènes de facilitation plutôt inattendus. Ce type d'interaction se rencontre habituellement dans des environnements beaucoup plus contraignants comme des milieux arides ou semi-arides (Bertness and Callaway, 1994; Callaway, 1995). La facilitation est souvent le fruit d'une amélioration abiotique de l'habitat, permettant à la plante dite « bénéficiaire » de se développer plus efficacement que sans la plante « nurse ». Les conditions du milieu ne semblaient pourtant pas des plus stressantes dans nos diverses expérimentations comparées à d'autres biomes. En effet, à l'échelle du pot dans nos expérimentations en serre, l'arrosage était relativement abondant (excepté lors du traitement

« sécheresse », *cf* chapitre 6), le sol riche en azote comparé à un sol forestier naturel et les températures non limitantes (*cf* paragraphes 4.3, 5.3 et 6.3). De plus des amendements azotés ont eu lieu à différentes reprises. Sans être forcément optimales, les conditions abiotiques globales étaient relativement propices au développement des plantes.

Toutefois, le chêne a favorisé la production de biomasse racinaire de la canche dans les pots fertilisés (*cf* chapitre 5). De même, si la facilitation n'a pas pu être quantifiée de manière très précise dans le chapitre 6, la tendance semble confirmer que des chênes enrichis en azote favoriseraient certains processus écophysologiques de la canche comme la conductance stomatique des poacées. Encore une fois le facteur « azote » joue un rôle important : dans les deux cas l'amendement en lui-même a eu un rôle positif sur le développement du chêne, favorisant sa croissance et/ou son fonctionnement malgré les faibles quantités captées, mais la canche en a indirectement profité elle aussi. La création par les poacées d'un micro habitat très stressant (appauvrissement drastique de l'azote du sol), propice à la facilitation, les conduirait à utiliser les rhizo dépôts du chêne comme nouvelle source d'azote facilitant la croissance des poacées. On pourrait alors parler de facilitation antagoniste : la canche a un effet négatif sur la croissance du chêne alors que ce dernier a un effet positif sur la production de biomasse de la canche (Stachowicz, 2001). Ce comportement permettrait d'éliminer les espèces ayant besoin d'un niveau de ressource supérieur pour se développer ou survivre. C'est ce que Tilman a modélisé avec son  $R^*$  : plus une espèce a un  $R^*$  faible, c'est-à-dire un niveau d'exigence en termes de ressource faible pour se développer, plus celle-ci sera compétitrice (Tilman, 1987).

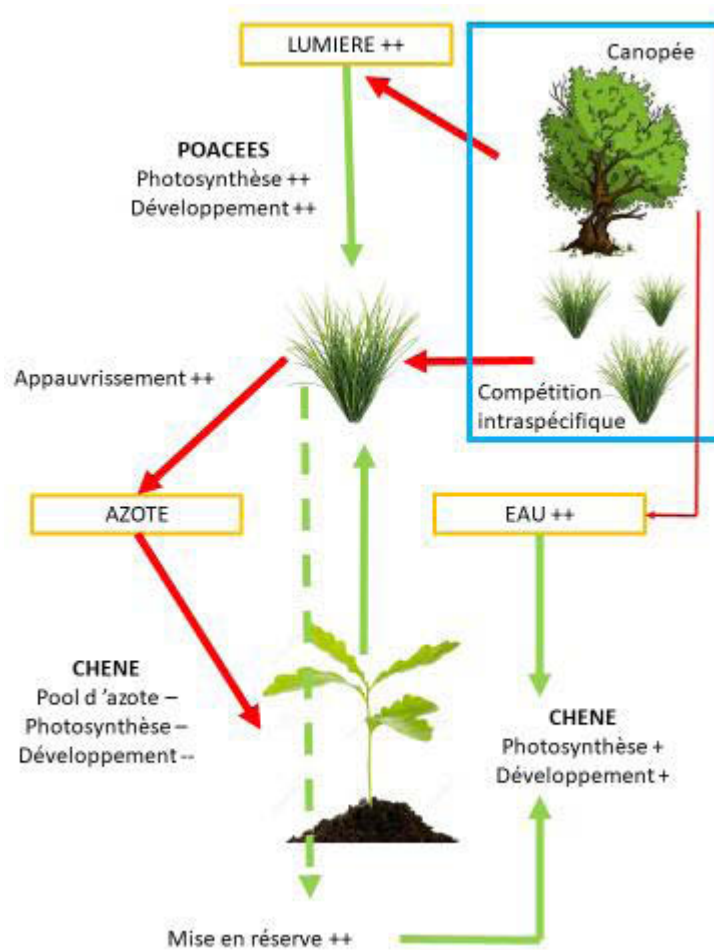
Bien entendu, cette stratégie n'est viable que si l'espèce est ensuite capable d'entretenir son propre organisme et métabolisme malgré le faible niveau de ressource (McNickle and Dybzinski, 2013). Par la création de ce micro habitat, la canche joue alors un rôle de stabilisation de niche ou de filtre « biotique », ce qui peut à terme, amener à l'exclusion des autres espèces (HilleRisLambers et al., 2012). La présence du jeune plant de chêne est alors une source azotée additionnelle, fertilisant à son insu sa propre compétitrice, occasionnant une meilleure performance de cette dernière.

Cette observation confirme l'effet pervers de la fertilisation en présence de compétiteur : celle-ci est inefficace et contre-productive car l'impact positif est de plus grande ampleur pour les poacées (Priyadarshini et al., 2014). L'apport d'azote sera massivement capté par les

poacées et non par le chêne. Le peu que ce dernier sera capable de capter aura une rétroaction positive sur ces compétitrices *via* une rhizodéposition qui sera minéralisée et rapidement réutilisée par les poacées.

Dans un contexte de régénération forestière, la seule solution pour une replantation efficace semble donc l'éradication des compétitrices ou dans une moindre mesure leur affaiblissement (*cf* chapitre 7) (Thomas et al., 2002). La régénération sous couvert (Gaudio et al., 2011a; Löf et al., 2007) est à privilégier afin d'atténuer la pression de compétition. Maintenir un pool d'azote dans le sol suffisamment important permettra aux chênes de se développer.

La facilitation observée sur les racines des jeunes plants de chêne dans les données récoltées sur le terrain (*cf* chapitre 7) n'est en revanche que toute relative. La pression de compétition étant bien entendu plus forte, la stratégie conservatrice tend à allouer plus de ressources vers le compartiment souterrain en vue d'une mise en réserve (Barbaroux et al., 2003; Guillemot et al., 2014) d'où une meilleure performance de ces organes en présence de voisins. En revanche cette facilitation ne saurait masquer l'effet négatif à l'échelle de la plante et des feuilles, représentant la porte d'entrée du carbone, et donc de la matière première permettant le développement de l'ensemble de l'organisme (Figure 39).



**Figure 39 : schéma récapitulatif des interactions entre chêne et poacées. Les flèches représentent les effets positifs (vert) ou négatifs (rouge) sur les différents protagonistes. La flèche en pointillés est un effet indirect. Le cadre bleu représente les conditions pouvant réduire l'impact de la compétition des poacées sur le plant de chêne.**

## 8.12 Quel(s) mécanisme(s) écophysiological(s) pour expliquer cette facilitation ?

L'explication fonctionnelle de cette facilitation du chêne à l'égard de la canche n'a pas pu être démontrée expérimentalement lors de ce travail. En revanche nous avançons quelques hypothèses. La meilleure, mais modeste croissance du chêne après fertilisation, pourrait conduire à une meilleure photosynthèse, favorisant un certain turn-over, notamment racinaire (Gross et al., 1993b). La minéralisation de ces éléments, en  $\text{NO}_3^-$  et  $\text{NH}_4^+$  par exemple, et leur réutilisation, pourraient profiter aux poacées et à leurs systèmes racinaires plus prospectifs.



Une plus forte rhizodéposition engendrée par le chêne représenterait également une source supplémentaire d'azote pour la canche, augmentant ainsi son potentiel de développement. Dans des environnements où la lumière est limitante, ce processus de rhizodéposition peut être stimulé et pourrait produire de la matière organique qui *in fine* serait utilisée par les espèces compétitrices (Kannenbergh and Phillips, 2016; Karst et al., 2016). Une autre hypothèse serait également un transfert d'azote du chêne vers les poacées avec l'aide du réseau mycorhizien.

### 8.13 Le stade « plant », un stade critique avant un début de différenciation de niche

Bien entendu, les forêts de chênes ne disparaissent pas, et certains arbres ont réussi à se développer. Il y a donc un stade où la compétition n'est plus assez forte pour limiter de manière conséquente le développement des arbres. Ceux-ci dépassent un stade critique au-delà duquel ils sont moins sensibles à la compétition (Craine, 2005). En effet, adultes ils deviennent même plus compétitifs que les poacées, de par leur taille, leurs besoins et moyens sous-jacents, ombrant et donc limitant les effets néfastes des poacées. Leur système racinaire profond, leurs fortes capacités photosynthétiques associées à leur hauteur bien supérieure à la strate herbacée voire arbustive leur donnent accès à un nouveau pool de ressources. Toutefois c'est bien l'étape « plant » qui est cruciale, entre le partage de niche avec les poacées et l'accession à des niches plus lointaines qui est critique, faisant basculer la régénération vers un échec ou vers un succès.

Comme évoqué précédemment, le chêne ne peut pas survivre en utilisant seulement ses réserves car celles-ci se réduisent rapidement. Tout comme les interactions qui changent le long des différents gradients de ressource (Liancourt et al., 2005; Pugnaire and Luque, 2001a), les traits fonctionnels qui caractérisent les jeunes arbres doivent peu à peu devenir des avantages leur permettant de se développer et de basculer d'une relation de compétition à une différenciation de niche.

D'après les travaux conduits lors de cette thèse, la régénération dans une zone dite « intermédiaire » avec des arbres « chargés » en réserve peut être une solution de reboisement : ils pourraient alors s'installer, usant de leurs réserves accumulées en pépinière. Une zone dont la transmittance avoisinerait les 20% (*cf* chapitre 7) et où la teneur en eau du sol ne serait pas

limitante ( $REW > 0.4$ ) permettrait la régénération. Une fois leurs systèmes racinaires développés, et ayant grandi de manière suffisante, une ouverture plus large du couvert pourrait être envisagée afin d'accélérer leurs développements. Leur croissance serait maintenue grâce à un couvert ralentissant la compétitivité des herbacées tout en entretenant la coupe des arbres adultes pour réduire l'effet négatif sur la teneur en eau du sol.

Dans notre étude, les plants avec le plus fort pool interne d'azote mesuraient, au moment de la mise en compétition plus d'1m de haut. Les performances ont été les meilleures pour de faibles densités de molinie (maximum 2 touffes par pot) ce qui représenterait une densité de 20 plants par  $m^2$  et laisse supposer un pool d'azote suffisant pour le développement des arbres. Des expérimentations en conditions naturelles supplémentaires seraient nécessaires pour valider cet ensemble de conditions.

## 8.14 Quelles perspectives ?

Tout d'abord, la réponse des chênes observée dans notre expérimentation *in situ* demande plus de répétitions afin de confirmer les changements de nature des interactions que nous avons pu observer le long de notre gradient de lumière. Les résultats rapportés vont dans le sens des résultats obtenus lors des expérimentations en serre mais nécessitent une étude plus complète pour confirmer les conclusions obtenues en conditions semi-contrôlées.

Ces travaux laissent de nombreux aspects en suspens : le premier serait de caractériser précisément la facilitation des chênes mise en évidence sur la canche. Si nous supposons une minéralisation et réutilisation très rapide de cette ressource par la canche, cette hypothèse reste encore à démontrer.

De même, un éventuel transfert entre chêne et poacées par le biais des mycorhizes est à tester pour en évaluer les conséquences. L'effet facilitatif pourrait être également dû à un effet positif sur les microorganismes. Le chêne ou la canche pourraient mobiliser des microorganismes dont l'activité serait améliorée grâce à l'amendement (Bever, 2003). L'azote minéral serait alors capté par les poacées. Le processus sous-jacent est encore à éclaircir mais important à comprendre afin de favoriser une régénération efficace. L'azote organique peut

également être une ressource importante qui n'a pas été étudiée dans cette thèse mais dont l'importance relative par rapport à l'impact de l'azote inorganique mériterait plus d'attention.

Des expérimentations avec des chênes préalablement exposés à de l'azote marqué, puis mis en compétition avec des poacées n'ayant pas subi de marquage, permettraient d'évaluer les transferts d'azote du chêne vers les poacées. La mise en place de filtres entre les individus, perméables uniquement aux mycorhizes, différencierait les transferts dus à des échanges mycorhiziens, de ceux issus du turn-over racinaire et/ou de la rhizodéposition. L'apport et le suivi d'azote organique marqué est également un moyen envisagé pour tester le rôle de cette ressource.

De plus nous n'avons étudié que l'effet des poacées sur l'appauvrissement des ressources mais d'autres effets tels que l'allélopathie pourraient jouer un rôle important dans les relations entre les deux plantes. L'allélopathie se définit comme la libération de molécules chimiques par un organisme réduisant le développement des voisins. Des études ont déjà souligné de tels effets de la molinie bleue sur les mycorhizes du chêne (Lévy et al., 1990; Timbal et al., 1990). Nous n'avons pas mesuré cet éventuel phénomène sur nos différents systèmes mais son rôle pourrait être important. La forte préemption des ressources par la molinie est-elle uniquement le fruit d'un système racinaire très prospectif ou bien est-ce un effet simultané avec un abaissement des facultés de prospection du chêne via l'allélopathie ?

Si à notre connaissance, aucun phénomène allélopathique n'a été rapporté concernant la canche cespiteuse, des études montrent néanmoins le rôle des exsudats et des molécules libérées dans le sol par les plantes. Ces molécules organiques pourraient être interprétées comme des signaux vis-à-vis des autres végétaux, permettant de reconnaître leur présence (Delory et al., 2016). De manière encore plus précise, la canche cespiteuse serait capable, non seulement de reconnaître la présence d'autres individus, mais d'adapter sa réponse selon qu'il s'agisse d'individus de la même espèce, de plants parents ou de plants d'une autre espèce. En effet, la canche limite sa croissance racinaire en présence de parents, de manière un peu moins forte s'il s'agit de plants de la même espèce et continue de croître si ses voisins sont d'une autre espèce (Semchenko et al., 2014). Les impacts de la compétition intra vs interspécifique (*cf* chapitre 6) et leurs forces relatives l'une par rapport à l'autre sur le système végétal est à creuser afin de tirer parti de l'effet « densité » de compétiteurs, ces derniers pouvant s'autoréguler. Les signaux

du sol pourraient orienter les réponses des plantes et influencer les réponses compétitives des plantes.

L'apport de solutions contenant des macerats d'herbacés sur les chênes permettrait d'évaluer l'impact des molécules chimiques d'éventuels compétiteurs sur le développement du chêne sans qu'il n'y ait d'effet de déplétion des ressources. De même, des macerats de plusieurs herbacées pourraient être appliquées sur les potentielles compétitrices des plants de chênes afin de voir si leur développement répond à des stimulations biochimiques.

## 8.15 Le rôle des mycorhizes reste à déterminer

De nombreux phénomènes ont lieu au niveau du sol, dont la symbiose avec les mycorhizes. Leur rôle est de mieux en mieux connu : ils sont une sorte de prolongement racinaire, permettant la captation de nutriment et d'eau en échange d'assimilats carbonés (Dickie et al., 2004; Dunabeitia et al., 2004). Cet échange peut être très rapide (Kaiser et al., 2015) et les mycorhizes peuvent parfois montrer des relations de compétition avec l'arbre hôte, notamment dans les cas de stress. L'arbre perd alors le bénéfice de la symbiose, les mycorhizes monopolisent une grande partie de la matière carbonée au détriment de l'arbre qui ne profite alors plus de l'apport en minéraux, conservés pour le développement des mycéliums (Kuzyakov and Cheng, 2001; Simon et al., 2017). L'impact négatif des poacées pourrait donc entraîner un double stress, l'un directement sur l'arbre comme nous l'avons démontré dans les différents chapitres mais également *via* les mycorhizes qui deviendraient alors aussi un élément compétitif du système. Les mycorhizes maintiendraient une forte demande de carbone assimilé par les chênes sans pour autant répondre à la demande hydrique et azotée des plants d'arbre du fait de leur faible disponibilité dans le milieu.

Au-delà de leur fonctionnement, c'est peut-être leur mise en place, l'inoculation des chênes qui pourrait être ralentie voire impossible du fait de la compétition avec les poacées. Une comparaison entre les différents types de mycorhizes colonisant les chênes et les poacées pourrait mettre en évidence des espèces de mycorhizes communes dont l'avantage serait plutôt de coloniser les poacées, plus enclins à fournir assez de ressources au compartiment fongique grâce à leur fonctionnement plus efficace (Aerts, 1999). La diversité mycorhizienne du chêne pourrait également être impactée selon la présence ou non des poacées.

## 9 CHAPITRE IX : conclusion

Les travaux de cette thèse ont permis d'apporter des éclaircissements quant aux réponses écologiques et écophysiological des jeunes plants de chêne en interaction avec des poacées. Grâce à des expérimentations en conditions semi-contrôlées et *in situ*, nous avons mis en évidence :

- La réduction de l'impact négatif de la molinie bleue sur le chêne dans un environnement ombré, entre 20% et 40% de transmittance
- Le rôle très fort de la captation de l'azote dans la photosynthèse. Il est très rapidement et massivement capté par les poacées et conduit à une photosynthèse plus efficace pour ces dernières au détriment des jeunes chênes.
- L'effet finalement indirect de la lumière sur le développement des plantes. Les poacées dont la croissance est très rapide tirent profit de cette ressource pour augmenter la captation d'azote dans le sol, les chênes ne peuvent alors capter que peu de ressources malgré l'accès à la lumière : la lumière apparaît comme une condition nécessaire mais non suffisante pour le développement, ce dernier est dépendant de l'approvisionnement en azote, clairement à l'avantage des poacées.
- Une réponse des jeunes plants de chêne qui ne correspond pas aux théories écologiques : ils répondent de manière homogène *via* une mise en réserve des ressources quelle que soit la disponibilité des ressources abiotiques de l'environnement (excepté dans les cas de carence de chacune d'elles).
- L'avantage compétitif d'un important pool interne de réserves azotées dans des environnements sans stress hydrique
- La facilitation de la canche par le chêne dans des environnements amendés.

L'ensemble de ces conclusions conforte l'idée de prendre en compte la diversité des stress s'appliquant aux systèmes végétaux en interaction qui amènent parfois à des conclusions différentes de ce que l'on attendait par rapport aux études ne portant que sur l'effet d'un seul facteur. L'azote est un facteur essentiel et nécessaire notamment d'un point de vue fonctionnel (photosynthèse en particulier). La lumière et l'eau sont des facteurs qui conditionnent la photosynthèse et donc permettent l'utilisation de l'azote pour le développement de l'arbre. La

disponibilité en azote est principalement régulée par les poacées voisines dont la forte densité peut appauvrir considérablement le pool d'azote du sol. Une des voies de régénération possible est donc d'utiliser des plants de pépinière, fertilisés. Des plants de deux ans semblent montrer de bonnes caractéristiques de développement en compétition si le stress hydrique n'est pas trop élevé et la densité de compétiteur plutôt faible.

Dans un cas contraire, les performances des jeunes plants de chênes seront moins bonnes pouvant conduire à un échec. Une gestion plus spécifique du sous-bois est alors nécessaire (techniques mécaniques, chimiques,...).

La coexistence des espèces dans un milieu correspond à la résultante de l'ensemble des interactions biotiques et abiotiques ayant lieu sur le système (HilleRisLambers et al., 2012; Maire et al., 2012). Ne prendre en compte que certains paramètres conduit à approximer les prédictions de coexistence des différentes espèces en interaction au regard de la modification de la disponibilité des ressources dans un futur proche. Notre expérimentation est loin d'avoir prise en compte l'ensemble des interactions possibles (quid de l'utilisation du phosphate, de l'herbivorie, des pathogènes ?), néanmoins elle souligne que les interactions de facteurs ont des effets propres, parfois insoupçonnés (Michalet et al., 2015). Notre étude souligne aussi l'effet très précoce de la mise en place de ses interactions. Les données collectées au sein d'un peuplement, à l'échelle d'une communauté « réelle » soulèveront également plus de questions sur d'autres facteurs à prendre en compte dans les études futures.

## 10 Références

1. Aerts, R., 1999. Interspecific competition in natural plant communities: mechanisms, trade-offs and plant-soil feedbacks. *J. Exp. Bot.* 50, 29–37.  
<https://doi.org/10.1093/jexbot/50.330.29>
2. Ammer, C., 2003. Growth and biomass partitioning of *Fagus sylvatica* L. and *Quercus robur* L. seedlings in response to shading and small changes in the R/FR-ratio of radiation. *Ann. For. Sci.* 60, 163–171. <https://doi.org/10.1051/forest:2003009>
3. Anderegg, L.D.L., HilleRisLambers, J., 2016. Drought stress limits the geographic ranges of two tree species via different physiological mechanisms. *Glob. Change Biol.* 22, 1029–1045. <https://doi.org/10.1111/gcb.13148>
4. Armas, C., Ordiales, R., Pugnaire, F.I., 2004. Measuring plant interactions: A new comparative index. *Ecology* 85, 2682–2686. <https://doi.org/10.1890/03-0650>
5. Aussenac, G., 2000. Interactions between forest stands and microclimate: Ecophysiological aspects and consequences for silviculture. *Ann. For. Sci.* 57, 287–301. <https://doi.org/10.1051/forest:2000119>
6. Balachowski, J.A., Volaire, F.A., 2017. Implications of plant functional traits and drought survival strategies for ecological restoration. *J. Appl. Ecol.* 1–10.  
<https://doi.org/10.1111/1365-2664.12979>
7. Balandier, P., Collet, C., Miller, J.H., Reynolds, P.E., Zedaker, S.M., 2006. Designing forest vegetation management strategies based on the mechanisms and dynamics of crop tree competition by neighbouring vegetation. *Forestry* 79, 3–27.
8. Balandier, P., Frochot, H., Sourisseau, A., 2009. Improvement of direct tree seeding with cover crops in afforestation: Microclimate and resource availability induced by vegetation composition. *For. Ecol. Manag.* 257, 1716–1724.  
<https://doi.org/10.1016/j.foreco.2009.01.032>

9. Balandier, P., Marquier, A., Perret, S., Collet, C., Courbaud, B., 2010. Comment estimer la lumière dans le sous-bois forestier à partir des caractéristiques dendrométriques des peuplements ? *Rendez-Vous Tech. ONF* 52–58.
10. Ballaré C. L., Scopel a. L., Sánchez R. A., 1997. Foraging for light: photosensory ecology and agricultural implications. *Plant Cell Environ.* 20, 820–825.  
<https://doi.org/10.1046/j.1365-3040.1997.d01-112.x>
11. Barbaroux, C., Breda, N., Dufrene, E., 2003. Distribution of above-ground and below-ground carbohydrate reserves in adult trees of two contrasting broad-leaved species (*Quercus petraea* and *Fagus sylvatica*). *New Phytol.* 157, 605–615.
12. Baribault, T.W., Kobe, R.K., 2011. Neighbour interactions strengthen with increased soil resources in a northern hardwood forest. *J. Ecol.* 99, 1358–1372.  
<https://doi.org/10.1111/j.1365-2745.2011.01862.x>
13. BassiriRad, H., Lussenhop, J.F., Sehtiya, H.L., Borden, K.K., 2015. Nitrogen deposition potentially contributes to oak regeneration failure in the Midwestern temperate forests of the USA. *Oecologia* 177, 53–63. <https://doi.org/10.1007/s00442-014-3119-z>
14. Bausenwein, U., Millard, P., Raven, J.A., 2001. Remobilized old-leaf nitrogen predominates for spring growth in two temperate grasses. *New Phytol.* 152, 283–290.  
<https://doi.org/10.1046/j.0028-646X.2001.00262.x>
15. Bazot, S., Fresneau, C., Damesin, C., Barthes, L., 2016. Contribution of previous year's leaf N and soil N uptake to current year's leaf growth in sessile oak. *Biogeosciences* 13, 3475–3484. <https://doi.org/10.5194/bg-13-3475-2016>
16. Bazzaz, F.A., 1991. Habitat selection in plants. *Am. Nat.* 137, S116–S130.  
<https://doi.org/10.1086/285142>



17. Becker, M., Levy, G., 1982. Le dépérissement du chêne en foret de Tronçais. Les causes écologiques. *Ann. Sci. For.* 39, 439–444.
18. Bensettiti, F., Rameau, J.-C., (coord.), C.H., 2001. Connaissance et gestion des habitats et des espèces d'intérêt communautaire., "Cahiers d'habitats" Natura 2000. ed, Cahiers d'habitats » Natura 2000. La Documentation française, Paris.
19. Berger, T.W., Glatzel, G., 2001. Response of *Quercus petraea* seedlings to nitrogen fertilization. *For. Ecol. Manag.* 149, 1–14. [https://doi.org/10.1016/s0378-1127\(00\)00541-7](https://doi.org/10.1016/s0378-1127(00)00541-7)
20. Bergès, L., Balandier, P., 2010. Revisiting the use of soil water budget assessment to predict site productivity of sessile oak (*Quercus petraea* Liebl.) in the perspective of climate change. *Eur. J. For. Res.* 129, 199–208. <https://doi.org/10.1007/s10342-009-0315-1>
21. Bertness, M.D., Callaway, R., 1994. Positive interactions in communities. *Trends Ecol. Evol.* 9, 191–193. [https://doi.org/10.1016/0169-5347\(94\)90088-4](https://doi.org/10.1016/0169-5347(94)90088-4)
22. Bever, J.D., 2003. Soil community feedback and the coexistence of competitors: conceptual frameworks and empirical tests. *New Phytol.* 157, 465–473. <https://doi.org/10.1046/j.1469-8137.2003.00714.x>
23. Bissardon, M., Guibal, L., Rameau, J.-C., 1997. CORINE biotopes (Rapport). ENGREF et ATEN.
24. Bloor, J.M.G., Leadley, P.W., Barthes, L., 2008. Responses of *Fraxinus excelsior* seedlings to grass-induced above- and below-ground competition. *Plant Ecol.* 194, 293–304. <https://doi.org/10.1007/s11258-007-9292-y>
25. Bonan, G.B., 2008. Forests and climate change: Forcings, feedbacks, and the climate benefits of forests. *Science* 320, 1444–1449. <https://doi.org/10.1126/science.1155121>

26. Bonneau, M., 1988. Le diagnostic foliaire. Rev. For. Fr. 1988 Fasc. Thématique Diagn. En For.
27. Braud, I., Biron, P., Bariac, T., Richard, P., Canale, L., Gaudet, J.P., Vauclin, M., 2009. Isotopic composition of bare soil evaporated water vapor. Part I: RUBIC IV experimental setup and results. J. Hydrol. 369, 1–16.  
<https://doi.org/10.1016/j.jhydrol.2009.01.034>
28. Breda, N., Cochard, H., Dreyer, E., Granier, A., 1993. Field comparison of transpiration, stomatal conductance and vulnerability to cavitation of *Quercus petraea* and *Quercus robur* under water stress. Ann. Sci. For. 50, 571–582.
29. Breda, N., Granier, A., 1996. Intra- and interannual variations of transpiration, leaf area index and radial growth of a sessile oak stand (*Quercus petraea*). Ann. Sci. For. 53, 521–536. <https://doi.org/10.1051/forest:19960232>
30. Britto, D.T., Kronzucker, H.J., 2013. Ecological significance and complexity of N-source preference in plants. Ann. Bot. 112, 957–963.  
<https://doi.org/10.1093/aob/mct157>
31. Broadley Martin R., Escobar-Gutiérrez Abraham J., Burns Amanda, Burns Ian G., 2001. Nitrogen-limited growth of lettuce is associated with lower stomatal conductance. New Phytol. 152, 97–106. <https://doi.org/10.1046/j.0028-646x.2001.00240.x>
32. Brooker, R., Kikvidze, Z., Pugnaire, F.I., Callaway, R.M., Choler, P., Lortie, C.J., Michalet, R., 2005. The importance of importance. Oikos 109, 63–70.  
<https://doi.org/10.1111/j.0030-1299.2005.13557.x>
33. Brooker, R.W., 2006. Plant-plant interactions and environmental change. New Phytol. 171, 271–284. <https://doi.org/10.1111/j.1469-8137.2006.01752.x>
34. Callaway, R.M., 1995. Positive interactions among plants. Bot. Rev. 61, 306–349.

35. Canham Charles D., 1988. Growth and Canopy Architecture of Shade-Tolerant Trees: Response to Canopy Gaps. *Ecology* 69, 786–795. <https://doi.org/10.2307/1941027>
36. Casper, B.B., Jackson, R.B., 1997. Plant competition underground. *Annu. Rev. Ecol. Syst.* 28, 545–570. <https://doi.org/10.1146/annurev.ecolsys.28.1.545>
37. CDAF, 2008. Chênes pédonculé et sessile (Guide), Diagnostics stationnel et sylvicole. Centre de Développement Agro Forestier, Chimay.
38. Champagnat, P., 1989. Rest and activity in vegetative buds of trees. *Ann. Sci. For.* 46, 9s-26s.
39. Chapin, F.S., III, Schulze, E.D., Mooney, H.A., 1990. The ecology and economics of storage in plants. *Annu. Rev. Ecol. Syst.* 21, 423–447.
40. Charney, N.D., Babst, F., Poulter, B., Record, S., Trouet, V.M., Frank, D., Enquist, B.J., Evans, M.E.K., 2016. Observed forest sensitivity to climate implies large changes in 21st century North American forest growth. *Ecol. Lett.* 19, 1119–1128. <https://doi.org/10.1111/ele.12650>
41. Chesson, P., 2000. Mechanisms of maintenance of species diversity. *Annu. Rev. Ecol. Syst.* 31, 343–366. <https://doi.org/10.1146/annurev.ecolsys.31.1.343>
42. Cochard, H., Breda, N., Granier, A., 1996. Whole tree hydraulic conductance and water loss regulation in *Quercus* during drought. Evidence for stomatal control of embolism ? *Ann. Sci. For.* 53, 197–206.
43. Coll, L., Balandier, P., Picon-Cochard, C., 2004. Morphological and physiological responses of beech (*Fagus sylvatica*) seedlings to grass-induced belowground competition. *Tree Physiol.* 24, 45–54.
44. Coll, L., Balandier, P., Picon-Cochard, C., Prevosto, B., Curt, T., 2003. Competition for water between beech seedlings and surrounding vegetation in different light and vegetation composition conditions. *Ann. For. Sci.* 60, 593–600.

45. Collet, C., Frochot, H., Guehl, J.-M., 1996a. Growth dynamics and water uptake of two forest grasses differing in their growth strategy and potentially competing with forest seedlings. *Can. J. Bot.* 74, 1555–1561. <https://doi.org/10.1139/b96-188>
46. Collet, C., Frochot, H., Guehl, J.-M., Ferhi, A., 1996b. Effect of two forest grasses differing in their growth dynamics on the water relations and the growth of *Quercus petraea* seedlings. *Can. J. Bot.* 74, 1562–1571. <https://doi.org/10.1139/b96-189>
47. Collet, C., Frochot, H., Ningre, F., 1999. Développement de jeunes chênes soumis à une compétition souterraine. *Rev. For. Française Nancy* 298–308. <https://doi.org/10.4267/2042/5438>
48. Collet, C., Lof, M., Pages, L., 2006. Root system development of oak seedlings analysed using an architectural model. Effects of competition with grass. *Plant Soil* 279, 367–383. <https://doi.org/10.1007/s11104-005-2419-9>
49. Corcket, E., Liancourt, P., Callaway, R.M., Michalet, R., 2003. The relative importance of competition for two dominant grass species as affected by environmental manipulations in the field. *Ecoscience* 10, 186–194.
50. Cornelissen, J. h. c., Cerabolini, B., Castro-Díez, P., Villar-Salvador, P., Montserrat-Martí, G., Puyravaud, J. p., Maestro, M., Werger, M. j. a., Aerts, R., 2003. Functional traits of woody plants: correspondence of species rankings between field adults and laboratory-grown seedlings? *J. Veg. Sci.* 14, 311–322. <https://doi.org/10.1111/j.1654-1103.2003.tb02157.x>
51. Craine, J.M., 2005. Reconciling plant strategy theories of Grime and Tilman. *J. Ecol.* 93, 1041–1052. <https://doi.org/10.1111/j.1365-2745.2005.01043.x>
52. Crowther, T.W., Glick, H.B., Covey, K.R., Bettigole, C., Maynard, D.S., Thomas, S.M., Smith, J.R., Hintler, G., Duguid, M.C., Amatulli, G., Tuanmu, M.N., Jetz, W., Salas, C., Stam, C., Piotto, D., Tavani, R., Green, S., Bruce, G., Williams, S.J., Wiser,

- S.K., Huber, M.O., Hengeveld, G.M., Nabuurs, G.J., Tikhonova, E., Borchardt, P., Li, C.F., Powrie, L.W., Fischer, M., Hemp, A., Homeier, J., Cho, P., Vibrans, A.C., Umunay, P.M., Piao, S.L., Rowe, C.W., Ashton, M.S., Crane, P.R., Bradford, M.A., 2015. Mapping tree density at a global scale. *Nature* 525, 201-+. <https://doi.org/10.1038/nature14967>
53. C.R.P.F., 2000. Chênaie pédonculée à molinie bleue. C.R.P.F. Pays de la Loire, Saint-Herblain.
54. Cuesta, B., Villar-Salvador, P., Puertolas, J., Jacobs, D.F., Benayas, J.M.R., 2010. Why do large, nitrogen rich seedlings better resist stressful transplanting conditions? A physiological analysis in two functionally contrasting Mediterranean forest species. *For. Ecol. Manag.* 260, 71–78. <https://doi.org/10.1016/j.foreco.2010.04.002>
55. Curt, T., Coll, L., Prevosto, B., Balandier, P., Kunstler, G., 2005. Plasticity in growth, biomass allocation and root morphology in beech seedlings as induced by irradiance and herbaceous competition. *Ann. For. Sci.* 62, 51–60. <https://doi.org/10.1051/forest:2004092>
56. Davis, M.A., Wrage, K.J., Reich, P.B., 1998. Competition between tree seedlings and herbaceous vegetation: support for a theory of resource supply and demand. *J. Ecol.* 86, 652–661. <https://doi.org/10.1046/j.1365-2745.1998.00087.x>
57. Davis, M.A., Wrage, K.J., Reich, P.B., Tjoelker, M.G., Schaeffer, T., Muermann, C., 1999. Survival, growth, and photosynthesis of tree seedlings competing with herbaceous vegetation along a water-light-nitrogen gradient. *Plant Ecol.* 145, 341–350.
58. Davy, A.J., 1980. *Deschampsia Caespitosa* (L.) Beauv. *J. Ecol.* 68, 1075–1096. <https://doi.org/10.2307/2259475>
59. de Kroon, H., Mommer, L., 2006. Root foraging theory put to the test. *Trends Ecol. Evol.* 21, 113–116. <https://doi.org/10.1016/j.tree.2005.11.021>

60. Delory, B.M., Delaplace, P., Fauconnier, M.L., du Jardin, P., 2016. Root-emitted volatile organic compounds: can they mediate belowground plant-plant interactions? *Plant Soil* 402, 1–26. <https://doi.org/10.1007/s11104-016-2823-3>
61. DeMalach, N., Kadmon, R., 2017. Light competition explains diversity decline better than niche dimensionality. *Funct. Ecol.* 31, 1834–1838. <https://doi.org/10.1111/1365-2435.12841>
62. Díaz-Sierra, R., Verwijmeren, M., Rietkerk, M., de Dios, V.R., Baudena, M., 2016. A new family of standardized and symmetric indices for measuring the intensity and importance of plant neighbour effects. *Methods Ecol. Evol.* 12 p. <https://doi.org/10.1111/2041-210x.12706>
63. Dickie, I.A., Guza, R.C., Krazewski, S.E., Reich, P.B., 2004. Shared ectomycorrhizal fungi between a herbaceous perennial (*Helianthemum bicknellii*) and oak (*Quercus*) seedlings. *New Phytol.* 164, 375–382. <https://doi.org/10.1111/j.1469-8137.2004.01177.x>
64. Dickson, R.E., Tomlinson, P.T., 1996. Oak growth, development and carbon metabolism in response to water stress. *Ann. Sci. For.* 53, 181–196.
65. Dijkstra, F.A., Carrillo, Y., Aspinwall, M.J., Maier, C., Canarini, A., Tahaei, H., Choat, B., Tissue, D.T., 2016. Water, nitrogen and phosphorus use efficiencies of four tree species in response to variable water and nutrient supply. *Plant Soil* 406, 187–199. <https://doi.org/10.1007/s11104-016-2873-6>
66. Dong, X., Patton, J., Wang, G., Nyren, P., Peterson, P., 2014. Effect of drought on biomass allocation in two invasive and two native grass species dominating the mixed-grass prairie. *Grass Forage Sci.* 69, 160–166. <https://doi.org/10.1111/gfs.12020>

67. Doove, L.L., Van Buuren, S., Dusseldorp, E., 2014. Recursive partitioning for missing data imputation in the presence of interaction effects. *Comput. Stat. Data Anal.* 72, 92–104. <https://doi.org/10.1016/j.csda.2013.10.025>
68. Drexhage, M., Chauviere, M., Colin, F., Nielsen, C.N.N., 1999. Development of structural root architecture and allometry of *Quercus petraea*. *Can. J. For. Res.-Rev. Can. Rech. For.* 29, 600–608. <https://doi.org/10.1139/cjfr-29-5-600>
69. Dreyer, E., Granier, A., Breda, N., Cochard, H., Epron, D., Aussenac, G., 1992. Oak trees under drought constraints. Ecophysiological aspects, in: Luisi N, L.P.V.A. (Ed.), *Recent Advances in Studies on Oak Decline*. Tipografia Radio, Bari, pp. 293–322.
70. Dubbert, M., Piayda, A., Cuntz, M., Correia, A.C., Silva, F.C.E., Pereira, J.S., Werner, C., 2014. Stable oxygen isotope and flux partitioning demonstrates understory of an oak savanna contributes up to half of ecosystem carbon and water exchange. *Front. Plant Sci.* 5. <https://doi.org/10.3389/fpls.2014.00530>
71. Duchaufour, P., 1948. *Recherches écologiques sur la chênaie atlantique française*.
72. Dunabeitia, M., Rodriguez, N., Salcedo, I., Sarrionandia, E., 2004. Field mycorrhization and its influence on the establishment and development of the seedlings in a broadleaf plantation in the Basque country. *For. Ecol. Manag.* 195, 129–139. <https://doi.org/10.1016/j.foreco.2004.02.038>
73. Enquist, B.J., Niklas, K.J., 2002. Global allocation rules for patterns of biomass partitioning in seed plants. *Science* 295, 1517–1520. <https://doi.org/10.1126/science.1066360>
74. Epron, D., Dreyer, E., Bréda, N., 1992. Photosynthesis of oak trees (*Quercus petraea* Matt. Liebl.) during drought under field conditions. Diurnal course of net CO<sub>2</sub> assimilation and photochemical efficiency of photosystem II. *Plant Cell Environ.* 15, 809–820.

75. Farley, R.A., Fitter, A.H., 1999. Temporal and spatial variation in soil resources in a deciduous woodland. *J. Ecol.* 87, 688–696. <https://doi.org/10.1046/j.1365-2745.1999.00390.x>
76. Feng, X.-P., Chen, Y., Qi, Y.-H., Yu, C.-L., Zheng, B.-S., Brancourt-Hulmel, M., Jiang, D.-A., 2012. Nitrogen enhanced photosynthesis of *Miscanthus* by increasing stomatal conductance and phosphoenolpyruvate carboxylase concentration. *Photosynthetica* 50, 577–586. <https://doi.org/10.1007/s11099-012-0061-3>
77. Fernandez, M., 2015. Absorption racinaire de l'azote minéral chez le chêne sessile (*Quercus Petraea* (Matt.) Liebl.) et la molinie bleue (*Molinia caerulea* (L.) Moench) en compétition : caractérisation cinétique et structurale.
78. Fernez, T., Lafon, P., Hendoux, F., 2015. Végétations forestières, in: Guide Des Végétations Remarquables En Ile de France. Paris.
79. Fotelli, M.N., Rennenberg, H., Gessler, A., 2002. Effects of drought on the competitive interference of an early successional species (*Rubus fruticosus*) on *Fagus sylvatica* L. seedlings: (15)N uptake and partitioning, responses of amino acids and other N compounds. *Plant Biol.* 4, 311–320. <https://doi.org/10.1055/s-2002-32334>
80. Franklin Keara A., 2008. Shade avoidance. *New Phytol.* 179, 930–944. <https://doi.org/10.1111/j.1469-8137.2008.02507.x>
81. Freckleton, R.P., Watkinson, A.R., Rees, M., 2009. Measuring the importance of competition in plant communities. *J. Ecol.* 97, 379–384. <https://doi.org/10.1111/j.1365-2745.2009.01497.x>
82. Freschet, G.T., Valverde-Barrantes, O.J., Tucker, C.M., Craine, J.M., McCormack, L.M., Violle, C., Fort, F., Blackwood, C.B., Urban-Mead, K.R., Iversen, C.M., Bonis, A., Comas, L.H., Cornelissen, J.H.C., Dong, M., Guo, D., Hobbie, S.E., Holdaway, R.J., Kembel, S.W., Makita, N., Onipchenko, V.G., Picon-Cochard, C., Reich, P.B., de



- la Riva, E.G., Smith, S.W., Soudzilovskaia, N.A., Tjoelker, M.G., Wardle, D.A., Roumet, C., 2017. Climate, soil and plant functional types as drivers of global fine-root trait variation. *J. Ecol.* n/a-n/a. <https://doi.org/10.1111/1365-2745.12769>
83. Friedrich, U., von Oheimb, G., Kriebitzsch, W.U., Schlesselmann, K., Weber, M.S., Hardtle, W., 2012. Nitrogen deposition increases susceptibility to drought - experimental evidence with the perennial grass *Molinia caerulea* (L.) Moench. *Plant Soil* 353, 59–71. <https://doi.org/10.1007/s11104-011-1008-3>
84. Frochet, H., Balandier, P., Michalet, R., Van Lerberghe, P., 2009. Country Background, in: COST (Ed.), . Presented at the Forest vegetation management in Europe. Current practice and future requirements, Colourgraphic Arts, pp. 33–42.
85. Funk, J.L., Jones, C.G., Lerdau, M.T., 2007. Leaf- and shoot-level plasticity in response to different nutrient and water availabilities. *Tree Physiol.* 27, 1731–1739.
86. Gagnon, J., Deblois, J., 2014. Effects of Foliar Urea Fertilization on Nitrogen Status of Containerized 2+0 Black Spruce Seedlings Produced in Forest Nurseries.
87. Galloway, J.N., Dentener, F.J., Capone, D.G., Boyer, E.W., Howarth, R.W., Seitzinger, S.P., Asner, G.P., Cleveland, C.C., Green, P.A., Holland, E.A., Karl, D.M., Michaels, A.F., Porter, J.H., Townsend, A.R., Vorosmarty, C.J., 2004. Nitrogen cycles: past, present, and future. *Biogeochemistry* 70, 153–226. <https://doi.org/10.1007/s10533-004-0370-0>
88. Gao, K., Chen, F., Yuan, L., Zhang, F., Mi, G., 2015. A comprehensive analysis of root morphological changes and nitrogen allocation in maize in response to low nitrogen stress. *Plant Cell Environ.* 38, 740–750. <https://doi.org/10.1111/pce.12439>
89. Gaudio, N., 2010. Interactions pour la lumière entre les arbres adultes, les jeunes arbres et la végétation du sous-bois au sein d'un écosystème forestier : application à la

régénération du pin sylvestre en peuplement mélangé chêne sessile - pin sylvestre (phdthesis). Université d'Orléans.

90. Gaudio, N., Balandier, P., Dumas, Y., Ginisty, C., 2011a. Growth and morphology of three forest understorey species (*Calluna vulgaris*, *Molinia caerulea* and *Pteridium aquilinum*) according to light availability. *For. Ecol. Manag.* 261, 489–498.
91. Gaudio, N., Balandier, P., Dumas, Y., Ginisty, C., 2011b. Natural regeneration of Scots pine with undergrowth: effects of monopolistic vegetation. *RenDez-Vous Tech.* 18–24.
92. Gaudio, N., Balandier, P., Marquier, A., 2008. Light-dependent development of two competitive species (*Rubus idaeus*, *Cytisus scoparius*) colonizing gaps in temperate forest. *Ann. For. Sci.* 65, 104–108.
93. Gaudio, N., Balandier, P., Philippe, G., Dumas, Y., Jean, F., Ginisty, C., 2011c. Light-mediated influence of three understorey species (*Calluna vulgaris*, *Pteridium aquilinum*, *Molinia caerulea*) on the growth of *Pinus sylvestris* seedlings. *Eur. J. For. Res.* 130, 77–89.
94. Gaudnik, C., Corcket, E., Clement, B., Delmas, C.E.L., Gombert-Courvoisier, S., Muller, S., Stevens, C.J., Alard, D., 2011. Detecting the footprint of changing atmospheric nitrogen deposition loads on acid grasslands in the context of climate change. *Glob. Change Biol.* 17, 3351–3365. <https://doi.org/10.1111/j.1365-2486.2011.02463.x>
95. Gemmel, P., Nilsson, U., Welander, T., 1996. Development of oak and beech seedlings planted under varying shelterwood densities and with different site preparation methods in southern Sweden. *New For.* 12, 141–161. <https://doi.org/10.1007/BF00036626>

96. Gerant, D., Pluchon, M., Mareschal, L., Koutika, L.S., Epron, D., 2017. Seasonality of nitrogen partitioning (non-structural vs structural) in the leaves and woody tissues of tropical eucalypts experiencing a marked dry season. *Tree Physiol.* 37, 790–798.  
<https://doi.org/10.1093/treephys/tpx032>
97. Gersani, M., Brown, J.S., O'Brien, E.E., Maina, G.M., Abramsky, Z., 2001. Tragedy of the commons as a result of root competition. *J. Ecol.* 89, 660–669.  
<https://doi.org/10.1046/j.0022-0477.2001.00609.x>
98. Gessler, A., Schaub, M., McDowell, N.G., 2017. The role of nutrients in drought-induced tree mortality and recovery. *New Phytol.* 214, 513–520.  
<https://doi.org/10.1111/nph.14340>
99. Giehl, R.F.H., von Wiren, N., 2014. Root Nutrient Foraging. *Plant Physiol.* 166, 509–517. <https://doi.org/10.1104/pp.114.245225>
100. Gillespie, A.R., 1989. Modelling nutrient flux and interspecies root competition in agroforestry interplantings. *Agrofor. Syst.* 257–265.
101. Gilliam, F.S., 2016. Forest ecosystems of temperate climatic regions: from ancient use to climate change. *New Phytol.* 212, 871–887.  
<https://doi.org/10.1111/nph.14255>
102. Gilliam, F.S., 2007. The ecological significance of the herbaceous layer in temperate forest ecosystems. *Bioscience* 57, 845–858.  
<https://doi.org/10.1641/b571007>
103. Gomez, L., Faurobert, M., 2002. Contribution of vegetative storage proteins to seasonal nitrogen variations in the young shoots of peach trees (*Prunus persica* L. Batsch). *J. Exp. Bot.* 53, 2431–2439. <https://doi.org/10.1093/jxb/erf098>
104. Gonzalez-Dugo, V., Durand, J.L., Gastal, F., Picon-Cochard, C., 2005. Short-term response of the nitrogen nutrition status of tall fescue and Italian ryegrass swards

under water deficit. *Aust. J. Agric. Res.* 56, 1269–1276.

<https://doi.org/10.1071/ar05064>

105. Grace, J.B., 1993. The effects of habitat productivity on competition intensity. *Trends Ecol. Evol.* 8, 229–230. [https://doi.org/10.1016/0169-5347\(93\)90194-t](https://doi.org/10.1016/0169-5347(93)90194-t)
106. Granier, A., Reichstein, M., Breda, N., Janssens, I.A., Falge, E., Ciais, P., Grunwald, T., Aubinet, M., Berbigier, P., Bernhofer, C., Buchmann, N., Facini, O., Grassi, G., Heinesch, B., Ilvesniemi, H., Keronen, P., Knohl, A., Kostner, B., Lagergren, F., Lindroth, A., Longdoz, B., Loustau, D., Mateus, J., Montagnani, L., Nys, C., Moors, E., Papale, D., Peiffer, M., Pilegaard, K., Pita, G., Pumpanen, J., Rambal, S., Rebmann, C., Rodrigues, A., Seufert, G., Tenhunen, J., Vesala, I., Wang, Q., 2007. Evidence for soil water control on carbon and water dynamics in European forests during the extremely dry year: 2003. *Agric. For. Meteorol.* 143, 123–145. <https://doi.org/10.1016/j.agrformet.2006.12.004>
107. Green T. H., Mitchell R. J., 1992. Effects of nitrogen on the response of loblolly pine to water stress I. Photosynthesis and stomatal conductance. *New Phytol.* 122, 627–633. <https://doi.org/10.1111/j.1469-8137.1992.tb00090.x>
108. Grime, J.P., 2007. Plant strategy theories: a comment on Craine (2005). *J. Ecol.* 95, 227–230. <https://doi.org/10.1111/j.1365-2745.2006.01163.x>
109. Grime, J.P., 1977. Evidence for the existence of three primary strategies in plants and its relevance to ecological and evolutionary theory. *Am. Nat.* 111, 1169–1194.
110. Grime, J.P., 1974. Vegetation classification by reference to strategies. *Nat. UK* 250, 26–31.

111. Gross, K.L., Peters, A., Pregitzer, K.S., 1993a. FINE-ROOT GROWTH AND DEMOGRAPHIC RESPONSES TO NUTRIENT PATCHES IN 4 OLD-FIELD PLANT-SPECIES. *Oecologia* 95, 61–64.
112. Gross, K.L., Peters, A., Pregitzer, K.S., 1993b. Fine-root growth and demographic responses to nutrient patches in 4 old-field plant-species. *Oecologia* 95, 61–64.
113. Grunzweig, J.M., Carmel, Y., Riov, J., Sever, N., McCreary, D.D., Flather, C.H., 2008. Growth, resource storage, and adaptation to drought in California and eastern Mediterranean oak seedlings. *Can. J. For. Res.-Rev. Can. Rech. For.* 38, 331–342. <https://doi.org/10.1139/x07-152>
114. Guehl Jean-Marc, Fort Christine, Ferhi André, 1995. Differential response of leaf conductance, carbon isotope discrimination and water-use efficiency to nitrogen deficiency in maritime pine and pedunculate oak plants. *New Phytol.* 131, 149–157. <https://doi.org/10.1111/j.1469-8137.1995.tb05716.x>
115. Guillemot, J., Delpierre, N., Vallet, P., Francois, C., Martin-StPaul, N.K., Soudani, K., Nicolas, M., Badeau, V., Dufrene, E., 2014. Assessing the effects of management on forest growth across France: insights from a new functional-structural model. *Ann. Bot.* 114, 779–793. <https://doi.org/10.1093/aob/mcu059>
116. Guo, F.Q., Wang, R.C., Chen, M.S., Crawford, N.M., 2001. The Arabidopsis dual-affinity nitrate transporter gene AtNRT1.1. (CHL1) is activated and functions in nascent organ development during vegetative and reproductive growth. *Plant Cell* 13, 1761–1777. <https://doi.org/10.1105/tpc.13.8.1761>
117. Hangs, R.D., Knight, J.D., Van Rees, K.C.J., 2003. Nitrogen uptake characteristics for roots of conifer seedlings and common boreal forest competitor

- species. *Can. J. For. Res.-Rev. Can. Rech. For.* 33, 156–163.  
<https://doi.org/10.1139/x02-169>
118. Hangs, R.D., Knight, J.D., Van Rees, K.C.J., 2002. Interspecific competition for nitrogen between early successional species and planted white spruce and jack pine seedlings. *Can. J. For. Res.-Rev. Can. Rech. For.* 32, 1813–1821.  
<https://doi.org/10.1139/x02-100>
119. Hardin, G., 1968. TRAGEDY OF COMMONS. *Science* 162, 1243-.
120. Harmer, R., 1996. Growth of seedling tree root-systems in competition with grasses. *Asp. Appl. Biol.*
121. Harmer, R., 1989. The effect of mineral nutrients on growth, flushing, apical dominance and branching in *Quercus petraea* (Matt) Liebl. *Forestry* 62, 383–395.  
<https://doi.org/10.1093/forestry/62.4.383>
122. Harmer, R., Boswell, R., Robertson, M., 2005. Survival and growth of tree seedlings in relation to changes in the ground flora during natural regeneration of an oak shelterwood. *Forestry* 78, 21–32. <https://doi.org/10.1093/forestry/cpi003>
123. Harmer, R., Morgan, G., 2007. Development of *Quercus robur* advance regeneration following canopy reduction in an oak woodland. *Forestry* 80, 137–149.  
<https://doi.org/10.1093/forestry/cpm006>
124. Hautier, Y., Niklaus, P.A., Hector, A., 2009. Competition for light causes plant biodiversity loss after eutrophication. *Science* 324, 636–638.
125. He, M.Z., Dijkstra, F.A., 2014. Drought effect on plant nitrogen and phosphorus: a metaanalysis. *New Phytol.* 204, 924–931.  
<https://doi.org/10.1111/nph.12952>
126. Hepworth Christopher, Doheny-Adams Timothy, Hunt Lee, Cameron Duncan D., Gray Julie E., 2015. Manipulating stomatal density enhances drought tolerance

without deleterious effect on nutrient uptake. *New Phytol.* 208, 336–341.

<https://doi.org/10.1111/nph.13598>

127. Hickler, T., Vohland, K., Feehan, J., Miller, P.A., Smith, B., Costa, L., Giesecke, T., Fronzek, S., Carter, T.R., Cramer, W., Kuhn, I., Sykes, M.T., 2012. Projecting the future distribution of European potential natural vegetation zones with a generalized, tree species-based dynamic vegetation model. *Glob. Ecol. Biogeogr.* 21, 50–63. <https://doi.org/10.1111/j.1466-8238.2010.00613.x>
128. HilleRisLambers, J., Adler, P.B., Harpole, W.S., Levine, J.M., Mayfield, M.M., 2012. Rethinking Community Assembly through the Lens of Coexistence Theory, in: Futuyma, D.J. (Ed.), *Annu. Rev. Ecol. Evol. Syst.* Annual Reviews, Palo Alto, pp. 227–248. <https://doi.org/10.1146/annurev-ecolsys-110411-160411>
129. Ho, M.D., Rosas, J.C., Brown, K.M., Lynch, J.P., 2005. Root architectural tradeoffs for water and phosphorus acquisition. *Funct. Plant Biol.* 32, 737–748. <https://doi.org/10.1071/FP05043>
130. Hodge, A., 2010. Roots: The Acquisition of Water and Nutrients from the Heterogeneous Soil Environment, in: *Progress in Botany 71*, Progress in Botany. Springer, Berlin, Heidelberg, pp. 307–337. [https://doi.org/10.1007/978-3-642-02167-1\\_12](https://doi.org/10.1007/978-3-642-02167-1_12)
131. Hodge, A., 2004. The plastic plant: root responses to heterogeneous supplies of nutrients. *New Phytol.* 162, 9–24. <https://doi.org/10.1111/j.1469-8137.2004.01015.x>
132. Hommel, R., Siegwolf, R., Zavadlav, S., Arend, M., Schaub, M., Galiano, L., Haeni, M., Kayler, Z.E., Gessler, A., 2016. Impact of interspecific competition and drought on the allocation of new assimilates in trees. *Plant Biol.* 18, 785–796. <https://doi.org/10.1111/plb.12461>

133. Hunt, E.R., Weber, J.A., Gates, D.M., 1985. Effects of Nitrate Application on *Amaranthus powellii* Wats. : III. Optimal Allocation of Leaf Nitrogen for Photosynthesis and Stomatal Conductance. *Plant Physiol.* 79, 619–624.  
<https://doi.org/10.1104/pp.79.3.619>
134. IGN, 2016. La forêt en chiffres et en cartes. Mémento Inventaire For. Edition 2016, 28 p.
135. IGN, 2014. Les prélèvements de bois en forêt. IGN.
136. IPCC, 2014. Climate change 2014 - Synthesis report, in: IPCC (Ed.), . Presented at the IPCC Fifth Assessment Synthesis Report, p. 40 p.
137. Iqbal, N., Masood, A., Khan, N.A., 2012. Analyzing the significance of defoliation in growth, photosynthetic compensation and source-sink relations. *Photosynthetica* 50, 161–170. <https://doi.org/10.1007/s11099-012-0029-3>
138. Jabot, F., Pottier, J., 2012. A general modelling framework for resource-ratio and CSR theories of plant community dynamics. *J. Ecol.* 100, 1296–1302.  
<https://doi.org/10.1111/j.1365-2745.2012.02024.x>
139. Jensen, A.M., Gardiner, E.S., Vaughn, K.C., 2012. High-light acclimation in *Quercus robur* L. seedlings upon over-topping a shaded environment. *Environ. Exp. Bot.* 78, 25–32. <https://doi.org/10.1016/j.envexpbot.2011.12.020>
140. Jensen, A.M., Löf, M., 2017. Effects of interspecific competition from surrounding vegetation on mortality, growth and stem development in young oaks (*Quercus robur*). *For. Ecol. Manag.* 392, 176–183.  
<https://doi.org/10.1016/j.foreco.2017.03.009>
141. Jensen, A.M., Lof, M., Gardiner, E.S., 2011. Effects of above- and below-ground competition from shrubs on photosynthesis, transpiration and growth in



- Quercus robur* L. seedlings. *Environ. Exp. Bot.* 71, 367–375.  
<https://doi.org/10.1016/j.envexpbot.2011.02.005>
142. Jordan, M.O., 2015. C depletion and tree dieback in young peach trees: a possible consequence of N shortage? *Ann. For. Sci.* 72, 529–537.  
<https://doi.org/10.1007/s13595-015-0466-9>
143. Juillet, A., Zitti, R., 1935. *Molinia caerulea* Moench, Graminée toxique à acide cyanhydrique. *Bull. Société Bot. Fr.* 82, 23–34.  
<https://doi.org/10.1080/00378941.1935.10832952>
144. Kaiser, C., Kilburn, M.R., Clode, P.L., Fuchslueger, L., Koranda, M., Cliff, J.B., Solaiman, Z.M., Murphy, D.V., 2015. Exploring the transfer of recent plant photosynthates to soil microbes: mycorrhizal pathway vs direct root exudation. *New Phytol.* 205, 1537–1551. <https://doi.org/10.1111/nph.13138>
145. Kannenberg, S.A., Phillips, R.P., 2016. Plant responses to stress impacts: the C we do not see. *Tree Physiol.* 37, 151–153.
146. Karst, J., Gaster, J., Wiley, E., Landhausser, S.M., 2016. Stress differentially causes roots of tree seedlings to exude carbon. *Tree Physiol.* 11 p.
147. Kern, C.C., Burton, J.I., Raymond, P., D’Amato, A.W., Keeton, W.S., Royo, A.A., Walters, M.B., Webster, C.R., Willis, J.L., 2016. Challenges facing gap-based silviculture and possible solutions for mesic northern forests in North America. *Forestry*. <https://doi.org/10.1093/forestry/cpw024>
148. Klein, T., 2015. Drought-induced tree mortality: from discrete observations to comprehensive research. *Tree Physiol.* 35, 225–228.  
<https://doi.org/10.1093/treephys/tpv029>
149. Korner, C., 2015. Paradigm shift in plant growth control. *Curr. Opin. Plant Biol.* 25, 107–114. <https://doi.org/10.1016/j.pbi.2015.05.003>

150. Korner, C., 2003a. Carbon limitation in trees. *J. Ecol.* 91, 4–17.  
<https://doi.org/10.1046/j.1365-2745.2003.00742.x>
151. Korner, C., 2003b. Limitation and stress - always or never ? *J. Veg. Sci.* 14, 141–143. <https://doi.org/10.1111/j.1654-1103.2003.tb02138.x>
152. Kraft, N.J.B., Adler, P.B., Godoy, O., James, E.C., Fuller, S., Levine, J.M., 2015. Community assembly, coexistence and the environmental filtering metaphor. *Funct. Ecol.* 29, 592–599. <https://doi.org/10.1111/1365-2435.12345>
153. Kubiske, M.E., Abrams, M.D., 1993. Stomatal and nonstomatal limitations of photosynthesis in 19 temperate tree species on contrasting sites during wet and dry years. *Plant Cell Environ.* 16, 1123–1129.
154. Kuzyakov, Y., Cheng, W., 2001. Photosynthesis controls of rhizosphere respiration and organic matter decomposition. *Soil Biol. Biochem.* 33, 1915–1925.  
[https://doi.org/10.1016/s0038-0717\(01\)00117-1](https://doi.org/10.1016/s0038-0717(01)00117-1)
155. Laurent, L., 2016. Apports d’une approche écosystémique à l’étude de la dynamique des communautés végétales forestières : vers une prise en compte des interactions écologiques multiples. Université d’Orléans.
156. Laurent, L., Mårell, A., Korboulewsky, N., Saïd, S., Balandier, P., 2017. How does disturbance affect the intensity and importance of plant competition along resource gradients? *For. Ecol. Manag.* 391, 239–245.  
<https://doi.org/10.1016/j.foreco.2017.02.003>
157. Lavorel, S., Garnier, E., 2002. Predicting changes in community composition and ecosystem functioning from plant traits: revisiting the Holy Grail. *Funct. Ecol.* 16, 545–556. <https://doi.org/10.1046/j.1365-2435.2002.00664.x>
158. Lavorel, S., McIntyre, S., Landsberg, J., Forbes, T.D.A., 1997. Plant functional classifications: from general groups to specific groups based on response to

- disturbance. *Trends Ecol. Evol.* 12, 474–478. [https://doi.org/10.1016/s0169-5347\(97\)01219-6](https://doi.org/10.1016/s0169-5347(97)01219-6)
159. Le Bagousse-Pinguet, Y., Forey, E., Touzard, B., Michalet, R., 2013. Disentangling the effects of water and nutrients for studying the outcome of plant interactions in sand dune ecosystems. *J. Veg. Sci.* 24, 375–383. <https://doi.org/10.1111/j.1654-1103.2012.01462.x>
160. Lecoœur, J., 2007. Influence d'un déficit hydrique sur le fonctionnement d'un couvert végétal cultivé.
161. Leibold, M.A., 1995. The niche concept revisited-mechanistic models and community context. *Ecology* 76, 1371–1382. <https://doi.org/10.2307/1938141>
162. Lenth, R.V., 2016. Least-squares means: the R package lsmeans. *J Stat Softw* 69, 1–33.
163. Leuzinger, S., Luo, Y.Q., Beier, C., Dieleman, W., Vicca, S., Korner, C., 2011. Do global change experiments overestimate impacts on terrestrial ecosystems? *Trends Ecol. Evol.* 26, 236–241. <https://doi.org/10.1016/j.tree.2011.02.011>
164. Leuzinger, S., Zotz, G., Asshoff, R., Korner, C., 2005. Responses of deciduous forest trees to severe drought in Central Europe. *Tree Physiol.* 25, 641–650.
165. Levy, G., 1996. Plantations sur sols à hydromorphie temporaire. *Rev. For. Fr.* 3-THEMATIQUE, 307–314. <https://doi.org/10.4267/2042/25657>
166. Lévy, G., Frochot, H., Becker, M., 1990. Installation des peuplements de chêne et facteurs du milieu. *Rev. For. Française Nancy XLII*, 240–245. <https://doi.org/10.4267/2042/26069>
167. Li, W., Jin, C., Guan, D., Wang, Q., Wang, A., Yuan, F., Wu, J., 2015. The effects of simulated nitrogen deposition on plant root traits: A meta-analysis. *Soil Biol. Biochem.* 82, 112–118. <https://doi.org/10.1016/j.soilbio.2015.01.001>

168. Liancourt, P., Corcket, E., Michalet, R., 2005. Stress tolerance abilities and competitive responses in a watering and fertilization field experiment. *J. Veg. Sci.* 16, 713–722. <https://doi.org/10.1111/j.1654-1103.2005.tb02414.x>
169. Ligot, G., Balandier, P., Courbaud, B., Jonard, M., Kneeshaw, D., Claessens, H., 2014. Managing understory light to maintain a mixture of species with different shade tolerance. *For. Ecol. Manag.* 327, 189–200. <https://doi.org/10.1016/j.foreco.2014.05.010>
170. Ligot, G., Balandier, P., Fayolle, A., Lejeune, P., Claessens, H., 2013. Height competition between *Quercus petraea* and *Fagus sylvatica* natural regeneration in mixed and uneven-aged stands. *For. Ecol. Manag.* 304, 391–398. <https://doi.org/10.1016/j.foreco.2013.05.050>
171. Liu Zhijun, Dickmann Donald I., 2006. Effects of water and nitrogen interaction on net photosynthesis, stomatal conductance, and water-use efficiency in two hybrid poplar clones. *Physiol. Plant.* 97, 507–512. <https://doi.org/10.1111/j.1399-3054.1996.tb00510.x>
172. Löf, M., 2000. Establishment and growth in seedlings of *Fagus sylvatica* and *Quercus robur*: influence of interference from herbaceous vegetation. *Can. J. For. Res.-Rev. Can. Rech. For.* 30, 855–864.
173. Löf, M., Bolte, A., Jacobs, D.F., Jensen, A.M., 2014. Nurse Trees as a Forest Restoration Tool for Mixed Plantations: Effects on Competing Vegetation and Performance in Target Tree Species. *Restor. Ecol.* 22, 758–765. <https://doi.org/10.1111/rec.12136>
174. Löf, M., Gemmel, P., Nilsson, U., Welander, N.T., 1998. The influence of site preparation on growth in *Quercus robur* L. seedlings in a southern Sweden clear-cut

- and shelterwood. *For. Ecol. Manag.* 109, 241–249. [https://doi.org/10.1016/s0378-1127\(98\)00254-0](https://doi.org/10.1016/s0378-1127(98)00254-0)
175. Löff, M., Karlsson, M., Sonesson, K., Welander, T.N., Collet, C., 2007. Growth and mortality in underplanted tree seedlings in response to variations in canopy closure of Norway spruce stands. *Forestry* 80, 371–384. <https://doi.org/10.1093/forestry/cpm022>
176. Loreau, M., 2010. Linking biodiversity and ecosystems: towards a unifying ecological theory. *Philos. Trans. R. Soc. B-Biol. Sci.* 365, 49–60. <https://doi.org/10.1098/rstb.2009.0155>
177. Lorimer, C.G., Chapman, J.W., Lambert, W.D., 1994. Tall Understorey Vegetation as a Factor in the Poor Development of Oak Seedlings Beneath Mature Stands. *J. Ecol.* 82, 227–237. <https://doi.org/10.2307/2261291>
178. Lortie, C., 2010. Synthetic Analysis of the Stress-Gradient Hypothesis. <https://doi.org/10.1201/9781439824955-c7>
179. Lortie, C.J., Brooker, R.W., Kikvidze, Z., Callaway, R.M., 2004. The value of stress and limitation in an imperfect world: A reply to Korner. *J. Veg. Sci.* 15, 577–580. <https://doi.org/10.1111/j.1654-1103.2004.tb02298.x>
180. Ludlow, M.M., 1989. Strategies of response to water stress, in: Kreeb K.H, R.H.H.T.M. (Ed.), *Structural and Functional Responses to Environmental Stresses*. SPB Academic Publishing, The Hague, pp. 269–281.
181. Lusk, C.H., Laughlin, D.C., 2017. Regeneration patterns, environmental filtering and tree species coexistence in a temperate forest. *New Phytol.* 213, 657–668. <https://doi.org/10.1111/nph.14168>

182. Maestre, F.T., Callaway, R.M., Valladares, F., Lortie, C.J., 2009. Refining the stress-gradient hypothesis for competition and facilitation in plant communities. *J. Ecol.* 97, 199–205. <https://doi.org/10.1111/j.1365-2745.2008.01476.x>
183. Maire, V., Gross, N., Borger, L., Proulx, R., Wirth, C., Pontes, L.D., Soussana, J.F., Louault, F., 2012. Habitat filtering and niche differentiation jointly explain species relative abundance within grassland communities along fertility and disturbance gradients. *New Phytol.* 196, 497–509. <https://doi.org/10.1111/j.1469-8137.2012.04287.x>
184. Malik, V., Timmer, V.R., 1998. Biomass partitioning and nitrogen retranslocation in black spruce seedlings on competitive mixedwood sites: a bioassay study. *Can. J. For. Res.-Rev. Can. Rech. For.* 28, 206–215. <https://doi.org/10.1139/cjfr-28-2-206>
185. Matimati, I., Verboom, G.A., Cramer, M.D., 2014. Nitrogen regulation of transpiration controls mass-flow acquisition of nutrients. *J. Exp. Bot.* 65, 159–168. <https://doi.org/10.1093/jxb/ert367>
186. McNickle, G.G., Dybzinski, R., 2013. Game theory and plant ecology. *Ecol. Lett.* 16, 545–555. <https://doi.org/10.1111/ele.12071>
187. Mei, L., Xiong, Y., Gu, J., Wang, Z., Guo, D., 2015. Whole-tree dynamics of non-structural carbohydrate and nitrogen pools across different seasons and in response to girdling in two temperate trees. *Oecologia* 177, 333–344. <https://doi.org/10.1007/s00442-014-3186-1>
188. Meier, U., Bleiholder, H., Buhr, L., Feller, C., Hack, H., Hess, M., Lancashire, P.D., Schnock, U., Stauss, R., Van Den Boom, T., Weber, E., Zwerger, P., 2009. The BBCH system to coding the phenological growth stages of plants-history and publications. *J. Für Kult.* 61, 41–52.

189. Michalet, R., Chen, S.Y., An, L.Z., Wang, X.T., Wang, Y.X., Guo, P., Ding, C.C., Xiao, S., 2015. Communities: are they groups of hidden interactions? *J. Veg. Sci.* 26, 207–218. <https://doi.org/10.1111/jvs.12226>
190. Michalet, R., Le Bagousse-Pinguet, Y., Maalouf, J.P., Lortie, C.J., 2014. Two alternatives to the stress-gradient hypothesis at the edge of life: the collapse of facilitation and the switch from facilitation to competition. *J. Veg. Sci.* 25, 609–613. <https://doi.org/10.1111/jvs.12123>
191. Millard, P., 1988. The accumulation and storage of nitrogen by herbaceous plants. *Plant Cell Environ.* 11, 1–8. <https://doi.org/10.1111/j.1365-3040.1988.tb01769.x>
192. Millard, P., Grelet, G.A., 2010. Nitrogen storage and remobilization by trees: ecophysiological relevance in a changing world. *Tree Physiol.* 30, 1083–1095. <https://doi.org/10.1093/treephys/tpq042>
193. Millard, P., Proe, M.F., 1992. Storage and internal cycling of nitrogen in relation to seasonal growth of Sitka spruce. *Tree Physiol.* 10, 33–43.
194. Millard, P., Thomas, R.J., Buckland, S.T., 1990. Nitrogen supply affects the remobilization of nitrogen for the regrowth of defoliated *Lolium-perenne* L. *J. Exp. Bot.* 41, 941–947. <https://doi.org/10.1093/jxb/41.8.941>
195. Mommer, L., van Ruijven, J., de Caluwe, H., Smit-Tiekstra, A.E., Wagemaker, C.A.M., Ouborg, N.J., Bogemann, G.M., van der Weerden, G.M., Berendse, F., de Kroon, H., 2010. Unveiling below-ground species abundance in a biodiversity experiment: a test of vertical niche differentiation among grassland species. *J. Ecol.* 98, 1117–1127. <https://doi.org/10.1111/j.1365-2745.2010.01702.x>
196. Morin, X., Ameglio, T., Ahas, R., Kurz-Besson, C., Lanta, V., Lebourgeois, F., Miglietta, F., Chuine, I., 2007. Variation in cold hardiness and carbohydrate

- concentration from dormancy induction to bud burst among provenances of three European oak species. *Tree Physiol.* 27, 817–825.
197. Murchie E. H., Horton P., 2008. Acclimation of photosynthesis to irradiance and spectral quality in British plant species: chlorophyll content, photosynthetic capacity and habitat preference. *Plant Cell Environ.* 20, 438–448.  
<https://doi.org/10.1046/j.1365-3040.1997.d01-95.x>
198. Nambiar, E.K.S., Sands, R., 1993. Competition for water and nutrients in forests. *Can. J. For. Res.* 23, 1955–1968. <https://doi.org/10.1139/x93-247>
199. Newman, E.I., 1973. Competition and Diversity in Herbaceous Vegetation. *Nature* 244, 310. <https://doi.org/10.1038/244310a0>
200. Oliet, J.A., Puertolas, J., Planelles, R., Jacobs, D.F., 2013. Nutrient loading of forest tree seedlings to promote stress resistance and field performance: a Mediterranean perspective. *New For.* 44, 649–669. <https://doi.org/10.1007/s11056-013-9382-8>
201. Perez, V.S., Diez, P.C., Valladares, F., 2007. Growth versus storage: responses of Mediterranean oak seedlings to changes in nutrient and water availabilities. *Ann. For. Sci.* 64, 201–210. <https://doi.org/10.1051/forest:2006104>
202. Picon, C., Guehl, J.M., Ferhi, A., 1996. Leaf gas exchange and carbon isotope composition responses to drought in a drought-avoiding (*Pinus pinaster*) and a drought-tolerant (*Quercus petraea*) species under present and elevated atmospheric CO<sub>2</sub> concentrations. *Plant Cell Environ.* 19, 182–190. <https://doi.org/10.1111/j.1365-3040.1996.tb00239.x>
203. Picon-Cochard, C., Coll, L., Balandier, P., 2006. The role of below-ground competition during early stages of secondary succession: the case of 3-year-old Scots



- pine (*Pinus sylvestris* L.) seedlings in an abandoned grassland. *Oecologia* 148, 373–383.
204. Picon-Cochard, C., Nsourou-Obame, A., Collet, C., Guehl, J.M., Ferhi, A., 2001. Competition for water between walnut seedlings (*Juglans regia*) and rye grass (*Lolium perenne*) assessed by carbon isotope discrimination and delta 18O enrichment. *Tree Physiol.* 21, 183–191.
205. Pierret, A., Maeght, J.L., Clement, C., Montoroi, J.P., Hartmann, C., Gonkhamdee, S., 2016. Understanding deep roots and their functions in ecosystems: an advocacy for more unconventional research. *Ann. Bot.* 118, 621–635.  
<https://doi.org/10.1093/aob/mcw130>
206. Pinheiro, J., Bates, D., DebRoy, S., Sarkar, D., 2016. R Core Team (2016) nlme: Linear and Nonlinear Mixed Effects Models. R Package Version 3.1-128. Available at <https://cran.r-project.org/web/packages/nlme/index.html> Accessed July 7.
207. Pinheiro, J.C., Bates, D.M., 2000. Theory and computational methods for linear mixed-effects models. *Mix.-Eff. Models -PLUS* 57–96.
208. Pivovarov, A.L., Santiago, L.S., Vourlitis, G.L., Grantz, D.A., Allen, M.F., 2016. Plant hydraulic responses to long-term dry season nitrogen deposition alter drought tolerance in a Mediterranean-type ecosystem. *Oecologia* 181, 721–31.  
<https://doi.org/10.1007/s00442-016-3609-2>
209. Prechsl, U., Burri, S., Gilgen, A., Kahmen, A., Buchmann, N., 2015. No shift to a deeper water uptake depth in response to summer drought of two lowland and sub-alpine C3-grasslands in Switzerland. *Oecologia* 177, 97–111.  
<https://doi.org/10.1007/s00442-014-3092-6>
210. Priyadarshini, K.V.R., Prins, H.H.T., de Bie, S., Heitkonig, I.M.A., Woodborne, S., Gort, G., Kirkman, K., Fry, B., de Kroon, H., 2014. Overlap in

- nitrogen sources and redistribution of nitrogen between trees and grasses in a semi-arid savanna. *Oecologia* 174, 1107–1116. <https://doi.org/10.1007/s00442-013-2848-8>
211. Provendier, D., Balandier, P., 2008. Compared effects of competition by grasses (Graminoids) and broom (*Cytisus scoparius*) on growth and functional traits of beech saplings (*Fagus sylvatica*). *Ann. For. Sci.* 65, 510-510p9.
212. Provendier, D., Balandier, P., 2004. Contrôler la végétation en plantation forestière : premiers résultats sur les modifications micro-environnementales engendrées par l'utilisation de plantes de couverture. *Ingénieries - E T* 61–70.
213. Puettmann, K.J., Wilson, S.M., Baker, S.C., Donoso, P.J., Drössler, L., Amente, G., Harvey, B.D., Knoke, T., Lu, Y., Nocentini, S., Putz, F.E., Yoshida, T., Bausch, J., 2015. Silvicultural alternatives to conventional even-aged forest management - what limits global adoption? *For. Ecosyst.* 2, 8. <https://doi.org/10.1186/s40663-015-0031-x>
214. Pugnaire, F.I., Luque, M.T., 2001. Changes in plant interactions along a gradient of environmental stress. *Oikos* 93, 42–49. <https://doi.org/10.1034/j.1600-0706.2001.930104.x>
215. Pugnaire, F.I., Zhang, L., Li, R.C., Luo, T.X., 2015. No evidence of facilitation collapse in the Tibetan plateau. *J. Veg. Sci.* 26, 233–242. <https://doi.org/10.1111/jvs.12233>
216. R Core Team, 2016. R: A Language and Environment for Statistical Computing. R Foundation for Statistical Computing, Vienna, Austria.
217. Rahman, M.S., 1976. A Comparison of the Ecology of *Deschampsia Cespitosa* (L.) Beauv. and *Dactylis Glomerata* L. in Relation to the Water Factor: I. Studies in Field Conditions. *J. Ecol.* 64, 449–462. <https://doi.org/10.2307/2258768>

218. Rajaniemi, T.K., 2002. Why does fertilization reduce plant species diversity? Testing three competition-based hypotheses. *J. Ecol.* 90, 316–324.  
<https://doi.org/10.1046/j.1365-2745.2001.00662.x>
219. Ranger, J., Bonneau, M., 1984. Effets prévisibles de l'intensification de la production et des récoltes sur la fertilité des sols de forêt. Le cycle biologique en forêt. *Rev. For. Fr.* <https://doi.org/10.4267/2042/21722>
220. Reich, P.B., Teskey, R.O., Johnson, P.S., Hinckley, T.M., 1980. Periodic root and shoot growth in oak. *For. Sci.* 26, 590–598.
221. Reich, P.B., Wright, I.J., Cavender-Bares, J., Craine, J.M., Oleksyn, J., Westoby, M., Walters, M.B., 2003. The evolution of plant functional variation: Traits, spectra, and strategies. *Int. J. Plant Sci.* 164, S143–S164.  
<https://doi.org/10.1086/374368>
222. Rheeßen, J.W. van, Werger, M.J.A., Bobbink, R., Daniels, F.J.A., Mulders, W.H.M., 1995. Short-term accumulation of organic matter and nutrient contents in two dry sand ecosystems. *Vegetatio* 120, 161–171.  
<https://doi.org/10.1007/BF00034345>
223. Robinson, D., Hodge, A., Griffiths, B.S., Fitter, A.H., 1999. Plant root proliferation in nitrogen-rich patches confers competitive advantage. *Proc. R. Soc. B-Biol. Sci.* 266, 431–435.
224. Rodriguez-Calcerrada, J., Reich, P.B., Rosenqvist, E., Pardos, J.A., Cano, F.J., Aranda, I., 2008. Leaf physiological versus morphological acclimation to high-light exposure at different stages of foliar development in oak. *Tree Physiol.* 28, 761–771.
225. Rosado, B.H.P., de Mattos, E.A., 2017. On the relative importance of CSR ecological strategies and integrative traits to explain species dominance at local scales. *Funct. Ecol.* n/a-n/a. <https://doi.org/10.1111/1365-2435.12894>

226. Roxburgh, S.H., 2015. The hidden complexity of multi-species interactions. *J. Veg. Sci.* 26, 205–206. <https://doi.org/10.1111/jvs.12267>
227. Rugani, T., Diaci, J., Hladnik, D., 2013. Gap Dynamics and Structure of Two Old-Growth Beech Forest Remnants in Slovenia. *Plos One* 8. <https://doi.org/10.1371/journal.pone.0052641>
228. Salifu, K.F., Jacobs, D.F., Birge, Z.K.D., 2009. Nursery Nitrogen Loading Improves Field Performance of Bareroot Oak Seedlings Planted on Abandoned Mine Lands. *Restor. Ecol.* 17, 339–349. <https://doi.org/10.1111/j.1526-100X.2008.00373.x>
229. Salifu, K.F., Timmer, V.R., 2001. Nutrient retranslocation response of *Picea mariana* seedlings to nitrogen supply. *Soil Sci. Soc. Am. J.* 65, 905–913.
230. Sanchez-Gomez, D., Valladares, F., Zavala, M.A., 2006. Functional traits and plasticity in response to light in seedlings of four Iberian forest tree species. *Tree Physiol.* 26, 1425–1433.
231. Schenk, H.J., 2006. Root competition: beyond resource depletion. *J. Ecol.* 94, 725–739. <https://doi.org/10.1111/j.1365-2745.2006.01124.x>
232. Schmidt, M., Veldkamp, E., Corre, M.D., 2015. Tree species diversity effects on productivity, soil nutrient availability and nutrient response efficiency in a temperate deciduous forest. *For. Ecol. Manag.* 338, 114–123. <https://doi.org/10.1016/j.foreco.2014.11.021>
233. Schöb, C., Prieto, I., Armas, C., Pugnaire, F.I., 2014. Consequences of facilitation: one plant's benefit is another plant's cost. *Funct. Ecol.* 28, 500–508. <https://doi.org/10.1111/1365-2435.12185>
234. Scholander, P.F., Hammel, H.T., Bradstreet, E.D., Hemmingsen, E.A., 1965. Sap pressure in vascular plants. *Science* 148, 339–346.

235. Semchenko, M., Saar, S., Lepik, A., 2014. Plant root exudates mediate neighbour recognition and trigger complex behavioural changes. *New Phytol.* 204, 631–637. <https://doi.org/10.1111/nph.12930>
236. Shea, K., Roxburgh, S.H., Rauschert, E.S.J., 2004. Moving from pattern to process: coexistence mechanisms under intermediate disturbance regimes. *Ecol. Lett.* 7, 491–508. <https://doi.org/10.1111/j.1461-0248.2004.00600.x>
237. Siam, A.M.J., Radoglou, K.M., Noitsakis, B., Smiris, P., 2009. Differences in ecophysiological responses to summer drought between seedlings of three deciduous oak species. *For. Ecol. Manag.* 258, 35–42. <https://doi.org/10.1016/j.foreco.2009.03.048>
238. Siebenkäs, A., Schumacher, J., Roscher, C., 2016. Trait variation in response to resource availability and plant diversity modulates functional dissimilarity among species in experimental grasslands. *J. Plant Ecol.* <https://doi.org/10.1093/jpe/rtw110>
239. Siemann, E., Rogers, W.E., 2003. Changes in light and nitrogen availability under pioneer trees may indirectly facilitate tree invasions of grasslands. *J. Ecol.* 91, 923–931. <https://doi.org/10.1046/j.1365-2745.2003.00822.x>
240. Silvertown, J., Araya, Y., Gowing, D., 2015. Hydrological niches in terrestrial plant communities: a review. *J. Ecol.* 103, 93–108. <https://doi.org/10.1111/1365-2745.12332>
241. Simon, J., Dannenmann, M., Pena, R., Gessler, A., Rennenberg, H., 2017. Nitrogen nutrition of beech forests in a changing climate: importance of plant-soil-microbe water, carbon, and nitrogen interactions. *Plant Soil.* <https://doi.org/10.1007/s11104-017-3293-y>

242. Smith, M.D., 2011. An ecological perspective on extreme climatic events: a synthetic definition and framework to guide future research. *J. Ecol.* 99, 656–663. <https://doi.org/10.1111/j.1365-2745.2011.01798.x>
243. Soliveres, S., Smit, C., Maestre, F.T., 2015. Moving forward on facilitation research: response to changing environments and effects on the diversity, functioning and evolution of plant communities. *Biol. Rev.* 90, 297–313. <https://doi.org/10.1111/brv.12110>
244. Stachowicz, J.J., 2001. Mutualism, Facilitation, and the Structure of Ecological Communities. *BioScience* 51, 235–246. [https://doi.org/10.1641/0006-3568\(2001\)051\[0235:MFATSO\]2.0.CO;2](https://doi.org/10.1641/0006-3568(2001)051[0235:MFATSO]2.0.CO;2)
245. Staswick, P.E., 1994. Storage proteins of vegetative plant-tissues. *Annu. Rev. Plant Physiol. Plant Mol. Biol.* 45, 303–322. <https://doi.org/10.1146/annurev.pp.45.060194.001511>
246. Tagliavini, M., Millard, P., 2005. Fluxes of nitrogen within deciduous fruit trees. *Acta Sci. Pol. Hortorum Cultus* 4, 21–30.
247. Tang, M.H., Porder, S., Lovett, G.M., 2012. Species differences in nitrate reductase activity are unaffected by nitrogen enrichment in northeastern US forests. *For. Ecol. Manag.* 275, 52–59. <https://doi.org/10.1016/j.foreco.2012.03.006>
248. Taylor, D.R., Aarssen, L.W., Loehle, C., 1990. On the relationship between r/K selection and environmental carrying-capacity, a new habitat templet for plant life-history strategies. *Oikos* 58, 239–250. <https://doi.org/10.2307/3545432>
249. Taylor, K., Rowland, A.P., Jones, H.E., 2001. *Molinia caerulea* (L.) Moench. *J. Ecol.* 89, 126–144. <https://doi.org/10.1046/j.1365-2745.2001.00534.x>

250. Thitithanakul, S., Pétel, G., Chalot, M., Beaujard, F., 2012. Supplying nitrate before bud break induces pronounced changes in nitrogen nutrition and growth of young poplars. *Funct. Plant Biol.* 39, 795–803. <https://doi.org/10.1071/FP12129>
251. Thomas, F.M., Blank, R., Hartmann, G., 2002. Abiotic and biotic factors and their interactions as causes of oak decline in Central Europe. *For. Pathol.* 32, 277–307. <https://doi.org/10.1046/j.1439-0329.2002.00291.x>
252. Tilman, D., 1987. Secondary succession and the pattern of plant dominance along experimental nitrogen gradients. *Ecol. Monogr.* 57, 189–214. <https://doi.org/10.2307/2937080>
253. Tilman, D., 1982. Resource competition and community structure. Princeton university press.
254. Timbal, J., Aussenac, G., 1996. An overview of ecology and silviculture of indigenous oaks in France. *Ann. Sci. For.* 53, 649–661. <https://doi.org/10.1051/forest:19960243>
255. Timbal, J., Gelpe, J., Garbaye, J., 1990. Preliminary study of the depressive effect of *Molinia caerulea* (L.) Moench on early growth and mycorrhizal status of *Quercus rubra* seedlings. *Ann. Sci. For.* 47, 643–649. <https://doi.org/10.1051/forest:19900609>
256. Truax, B., Gagnon, D., Chevrier, N., 1994a. Nitrate reductase activity in relation to growth and soil N forms in red oak and red ash planted in three different environments: forest, clear-cut and field. *For. Ecol. Manag.* 64, 71–82. [https://doi.org/10.1016/0378-1127\(94\)90128-7](https://doi.org/10.1016/0378-1127(94)90128-7)
257. Truax, B., Lambert, F., Gagnon, D., Chevrier, N., 1994b. Nitrate reductase and glutamine synthetase activities in relation to growth and nitrogen assimilation in red

- oak and red ash seedlings: effects of N-forms, N concentration and light intensity. *Trees* 9, 12–18. <https://doi.org/10.1007/BF00197864>
258. Uscola, M., Villar-Salvador, P., Oliet, J., Warren, C.R., 2014. Foliar absorption and root translocation of nitrogen from different chemical forms in seedlings of two Mediterranean trees. *Environ. Exp. Bot.* 104, 34–43. <https://doi.org/10.1016/j.envexpbot.2014.03.004>
259. Valladares, F., Martinez-Ferri, E., Balaguer, L., Perez-Corona, E., Manrique, E., 2000. Low leaf-level response to light and nutrients in Mediterranean evergreen oaks: a conservative resource-use strategy? *New Phytol.* 148, 79–91. <https://doi.org/10.1046/j.1469-8137.2000.00737.x>
260. van Heerwaarden, L.M., Toet, S., van Logtestijn, R.S.P., Aerts, R., 2005. Internal nitrogen dynamics in the graminoid *Molinia caerulea* under higher N supply and elevated CO<sub>2</sub> concentrations. *Plant Soil* 277, 255–264. <https://doi.org/10.1007/s11104-005-7140-1>
261. Van Hees, A.F.M., 1997. Growth and morphology of pedunculate oak (*Quercus robur* L.) and beech (*Fagus sylvatica* L.) seedlings in relation to shading and drought. *Ann. Sci. For.* 54, 9–18.
262. Vernay, A., Balandier, P., Guinard, L., Améglio, T., Malagoli, P., 2016. Photosynthesis capacity of *Quercus petraea* (Matt.) saplings is affected by *Molinia caerulea* (L.) under high irradiance. *For. Ecol. Manag.* 376, 107–117. <https://doi.org/10.1016/j.foreco.2016.05.045>
263. Vernay, A., Malagoli, P., Fernandez, M., Perot, T., Améglio, T., Balandier, P., 2018. Carry-over benefit of high internal N pool on growth and function of oak seedlings (*Quercus petraea*) competing with *Deschampsia cespitosa*. *For. Ecol. Manag.* 419–420, 130–138. <https://doi.org/10.1016/j.foreco.2018.03.039>



264. Verwijmeren, M., Rietkerk, M., Wassen, M.J., Smit, C., 2013. Interspecific facilitation and critical transitions in arid ecosystems. *Oikos* 122, 341–347.  
<https://doi.org/10.1111/j.1600-0706.2012.00111.x>
265. Vicca, S., Gilgen, A.K., Serrano, M.C., Dreesen, F.E., Dukes, J.S., Estiarte, M., Gray, S.B., Guidolotti, G., Hoepfner, S.S., Leakey, A.D.B., Ogaya, R., Ort, D.R., Ostrogovic, M.Z., Rambal, S., Sardans, J., Schmitt, M., Siebers, M., van der Linden, L., van Straaten, O., Granier, A., 2012. Urgent need for a common metric to make precipitation manipulation experiments comparable. *New Phytol.* 195, 518–522.  
<https://doi.org/10.1111/j.1469-8137.2012.04224.x>
266. Villar-Salvador, P., Puertolas, J., Cuesta, B., Penuelas, J.L., Uscola, M., Heredia-Guerrero, N., Benayas, J.M.R., 2012. Increase in size and nitrogen concentration enhances seedling survival in Mediterranean plantations. Insights from an ecophysiological conceptual model of plant survival. *New For.* 43, 755–770.  
<https://doi.org/10.1007/s11056-012-9328-6>
267. Violle, C., Garnier, E., Lecoq, J., Roumet, C., Pothier, C., Blanchard, A., Navas, M.L., 2009. Competition, traits and resource depletion in plant communities. *Oecologia* 160, 747–755. <https://doi.org/10.1007/s00442-009-1333-x>
268. Violle, C., Navas, M.L., Vile, D., Kazakou, E., Fortunel, C., Hummel, I., Garnier, E., 2007. Let the concept of trait be functional! *Oikos* 116, 882–892.  
<https://doi.org/10.1111/j.2007.0030-1299.15559.x>
269. Vizoso, S., Gerant, D., Guehl, J.M., Joffre, R., Chalot, M., Gross, P., Maillard, P., 2008. Do elevation of CO<sub>2</sub> concentration and nitrogen fertilization alter storage and remobilization of carbon and nitrogen in pedunculate oak saplings? *Tree Physiol.* 28, 1729–1739.

270. Wang, G., Liu, F., 2014. Carbon allocation of Chinese pine seedlings along a nitrogen addition gradient. *For. Ecol. Manag.* 334, 114–121.  
<https://doi.org/10.1016/j.foreco.2014.09.004>
271. Wang, Y.-Y., Hsu, P.-K., Tsay, Y.-F., 2012. Uptake, allocation and signaling of nitrate. *Trends Plant Sci.* 17, 458–467. <https://doi.org/10.1016/j.tplants.2012.04.006>
272. Ward, E.J., Oren, R., Bell, D.M., Clark, J.S., McCarthy, H.R., Kim, H.-S., Domec, J.-C., 2013. The effects of elevated CO<sub>2</sub> and nitrogen fertilization on stomatal conductance estimated from 11 years of scaled sap flux measurements at Duke FACE. *Tree Physiol.* 33, 135–151. <https://doi.org/10.1093/treephys/tps118>
273. Weatherburn, M.W., 1967. Phenol-hypochlorite reaction for determination of ammonia. *Anal. Chem.* 39, 971–+. <https://doi.org/10.1021/ac60252a045>
274. Weigelt, A., Schumacher, J., Walther, T., Bartelheimer, M., Steinlein, T., Beyschlag, W., 2007. Identifying mechanisms of competition in multi-species communities. *J. Ecol.* 95, 53–64. <https://doi.org/10.1111/j.1365-2745.2006.01198.x>
275. Weiher, E., Freund, D., Bunton, T., Stefanski, A., Lee, T., Bentivenga, S., 2011. Advances, challenges and a developing synthesis of ecological community assembly theory. *Philos. Trans. R. Soc. B-Biol. Sci.* 366, 2403–2413.  
<https://doi.org/10.1098/rstb.2011.0056>
276. Weiner, J., 1990. Asymmetric competition in plant-populations. *Trends Ecol. Evol.* 5, 360–364. [https://doi.org/10.1016/0169-5347\(90\)90095-u](https://doi.org/10.1016/0169-5347(90)90095-u)
277. Welander, N.T., Ottosson, B., 2000. The influence of low light, drought and fertilization on transpiration and growth in young seedlings of *Quercus robur* L. *For. Ecol. Manag.* 127, 139–151. [https://doi.org/10.1016/s0378-1127\(99\)00126-7](https://doi.org/10.1016/s0378-1127(99)00126-7)

278. Welander, N.T., Ottosson, B., 1998. The influence of shading on growth and morphology in seedlings of *Quercus robur* L. and *Fagus sylvatica* L. *For. Ecol. Manag.* 107, 117–126.
279. Welden, C.W., Slauson, W.L., 1986. The intensity of competition versus its importance - An overlooked distinction and some implications. *Q. Rev. Biol.* 61, 23–44. <https://doi.org/10.1086/414724>
280. Wingfield, M.J., Brockerhoff, E.G., Wingfield, B.D., Slippers, B., 2015. Planted forest health: The need for a global strategy. *Science* 349, 832–836. <https://doi.org/10.1126/science.aac6674>
281. Ya-Lin, H., Yue, H., De-Hui, Z., Xiao, T., X., C.S., 2015. Exponential fertilization and plant competition effects on the growth and N nutrition of trembling aspen and white spruce seedlings. *Can. J. For. Res.* 45, 78–86. <https://doi.org/10.1139/cjfr-2014-0187>
282. Yan, E.R., Wang, X.H., Huang, J.J., 2006. Shifts in plant nutrient use strategies under secondary forest succession. *Plant Soil* 289, 187–197. <https://doi.org/10.1007/s11104-006-9128-x>
283. Zhang, W.-P., Jia, X., Damgaard, C., Morris, E.C., Bai, Y.-Y., Pan, S., Wang, G.-X., 2013. The interplay between above- and below-ground plant–plant interactions along an environmental gradient: insights from two-layer zone-of-influence models. *Oikos* 122, 1147–1156. <https://doi.org/10.1111/j.1600-0706.2012.20877.x>
284. Zirbel, C.R., Bassett, T., Grman, E., Brudvig, L.A., 2017. Plant functional traits and environmental conditions shape community assembly and ecosystem functioning during restoration. *J. Appl. Ecol.* 54, 1070–1079. <https://doi.org/10.1111/1365-2664.12885>

# 11 Annexes

## 11.1 Annexe 1(*cf*: chap 5.4) :

*Annexe 1 : Statistical values of model testing simultaneously simple and interaction effects of nitrogen, light and biotic interaction for different traits of oak seedlings and D. cepsitosa. Only p-values from anova test <0.05 were displayed in bold. Df = degree of freedom (num = numerator and den = denominator), n = number of replicates, N= nitrogen, L = light, BI = biotic interaction, DW = Dry Weight, SRL = Specific Root Length.*

Variables	Oak seedlings data					<i>D. cepsitosa</i> data				
	n	numDf	denDf	F-values	p-values	n	numDf	denDf	F-values	p-value
Root length										
<i>L</i>	<b>119</b>	<b>1</b>	<b>28</b>	<b>4.9</b>	<b>0.04</b>	<b>119</b>	<b>1</b>	<b>31</b>	<b>11.4</b>	<b>0.002</b>
<i>N</i>	119	ns	ns	ns	ns	119	ns	ns	ns	ns
<i>BI</i>	<b>119</b>	<b>1</b>	<b>24</b>	<b>31.9</b>	<b>&lt;0.001</b>	119	ns	ns	ns	ns
<i>L</i> × <i>N</i>	119	ns	ns	ns	ns	119	ns	ns	ns	ns
<i>L</i> × <i>BI</i>	<b>119</b>	<b>1</b>	<b>24</b>	<b>5.9</b>	<b>0.02</b>	119	ns	ns	ns	ns
<i>N</i> × <i>BI</i>	119	ns	ns	ns	ns	119	ns	ns	ns	ns
Root diameter										
<i>L</i>	119	ns	ns	ns	ns	<b>119</b>	<b>1</b>	<b>31</b>	<b>5.9</b>	<b>0.02</b>
<i>N</i>	119	ns	ns	ns	ns	119	ns	ns	ns	ns
<i>BI</i>	119	ns	ns	ns	ns	119	ns	ns	ns	ns
<i>L</i> × <i>N</i>	119	ns	ns	ns	ns	119	ns	ns	ns	ns
<i>L</i> × <i>BI</i>	119	ns	ns	ns	ns	119	ns	ns	ns	ns
<i>N</i> × <i>BI</i>	<b>119</b>	<b>1</b>	<b>22</b>	<b>6.4</b>	<b>0.02</b>	119	ns	ns	ns	ns
Root Area										
<i>L</i>	<b>119</b>	<b>1</b>	<b>28</b>	<b>15.1</b>	<b>&lt;0.001</b>	<b>119</b>	<b>1</b>	<b>31</b>	<b>13.3</b>	<b>&lt;0.001</b>
<i>N</i>	119	ns	ns	ns	ns	119	ns	ns	ns	ns
<i>BI</i>	<b>119</b>	<b>1</b>	<b>23</b>	<b>39.6</b>	<b>&lt;0.001</b>	119	ns	ns	ns	ns
<i>L</i> × <i>N</i>	119	ns	ns	ns	ns	119	ns	ns	ns	ns
<i>L</i> × <i>BI</i>	<b>119</b>	<b>1</b>	<b>23</b>	<b>8</b>	<b>0.01</b>	119	ns	ns	ns	ns
<i>N</i> × <i>BI</i>	<b>119</b>	<b>1</b>	<b>23</b>	<b>7.4</b>	<b>0.01</b>	119	ns	ns	ns	ns
SRL										
<i>L</i>	119	ns	ns	ns	ns	119	ns	ns	ns	ns
<i>N</i>	119	ns	ns	ns	ns	119	ns	ns	ns	ns
<i>BI</i>	119	ns	ns	ns	ns	<b>119</b>	<b>1</b>	<b>25</b>	<b>6.4</b>	<b>0.02</b>
<i>L</i> × <i>N</i>	119	ns	ns	ns	ns	119	ns	ns	ns	ns
<i>L</i> × <i>BI</i>	119	ns	ns	ns	ns	119	ns	ns	ns	ns
<i>N</i> × <i>BI</i>	119	ns	ns	ns	ns	119	ns	ns	ns	ns
Shoot/root										
<i>L</i>	119	ns	ns	ns	ns	119	ns	ns	ns	ns
<i>N</i>	119	ns	ns	ns	ns	119	ns	ns	ns	ns
<i>BI</i>	<b>119</b>	<b>1</b>	<b>70</b>	<b>22.1</b>	<b>&lt;0.001</b>	119	ns	ns	ns	ns
<i>L</i> × <i>N</i>	119	ns	ns	ns	ns	119	ns	ns	ns	ns
<i>L</i> × <i>BI</i>	<b>119</b>	<b>1</b>	<b>70</b>	<b>4.6</b>	<b>0.04</b>	119	ns	ns	ns	ns
<i>N</i> × <i>BI</i>	<b>119</b>	<b>1</b>	<b>70</b>	<b>4.3</b>	<b>0.04</b>	119	ns	ns	ns	ns
Total root DW										
<i>L</i>	<b>119</b>	<b>1</b>	<b>35</b>	<b>9.4</b>	<b>0.004</b>	<b>119</b>	<b>1</b>	<b>37</b>	<b>6.2</b>	<b>0.02</b>

	<i>N</i>	119	ns	ns	ns	ns	119	ns	ns	ns	ns
	<i>BI</i>	<b>119</b>	<b>1</b>	<b>76</b>	<b>5.9</b>	<b>0.02</b>	119	ns	ns	ns	ns
	<i>L × N</i>	119	ns	ns	ns	ns	119	ns	ns	ns	ns
	<i>L × BI</i>	119	ns	ns	ns	ns	119	ns	ns	ns	ns
	<i>N × BI</i>	119	ns	ns	ns	ns	119	ns	ns	ns	ns
<b>Fine Root DW</b>											
	<i>L</i>	119	ns	ns	ns	ns	NA	NA	NA	NA	NA
	<i>N</i>	119	ns	ns	ns	ns	NA	NA	NA	NA	NA
	<i>BI</i>	<b>119</b>	<b>1</b>	<b>77</b>	<b>10.5</b>	<b>0.002</b>	NA	NA	NA	NA	NA
	<i>L × N</i>	119	ns	ns	ns	ns	NA	NA	NA	NA	NA
	<i>L × BI</i>	119	ns	ns	ns	ns	NA	NA	NA	NA	NA
	<i>N × BI</i>	119	ns	ns	ns	ns	NA	NA	NA	NA	NA
<b>Total plant DW</b>											
	<i>L</i>	<b>119</b>	<b>1</b>	<b>35</b>	<b>13.2</b>	<b>&lt;0.001</b>	<b>119</b>	<b>1</b>	<b>38</b>	<b>18.6</b>	<b>&lt;0.001</b>
	<i>N</i>	119	ns	ns	ns	ns	<b>119</b>	<b>1</b>	<b>56</b>	<b>6.1</b>	<b>0.02</b>
	<i>BI</i>	<b>119</b>	<b>1</b>	<b>76</b>	<b>54.7</b>	<b>&lt;0.001</b>	119	ns	ns	ns	ns
	<i>L × N</i>	119	ns	ns	ns	ns	<b>119</b>	<b>1</b>	<b>56</b>	<b>7.2</b>	<b>0.01</b>
	<i>L × BI</i>	119	ns	ns	ns	ns	119	ns	ns	ns	ns
	<i>N × BI</i>	119	ns	ns	ns	ns	<b>119</b>	<b>1</b>	<b>56</b>	<b>4.8</b>	<b>0.03</b>
<b>Leaf DW</b>											
	<i>L</i>	<b>119</b>	<b>1</b>	<b>36</b>	<b>16.9</b>	<b>&lt;0.001</b>	119	ns	ns	ns	ns
	<i>N</i>	<b>119</b>	<b>1</b>	<b>75</b>	<b>18</b>	<b>&lt;0.001</b>	119	ns	ns	ns	ns
	<i>BI</i>	<b>119</b>	<b>1</b>	<b>75</b>	<b>128.6</b>	<b>&lt;0.001</b>	119	ns	ns	ns	ns
	<i>L × N</i>	119	ns	ns	ns	ns	119	ns	ns	ns	ns
	<i>L × BI</i>	<b>119</b>	<b>1</b>	<b>75</b>	<b>23.8</b>	<b>&lt;0.001</b>	119	ns	ns	ns	ns
	<i>N × BI</i>	<b>119</b>	<b>1</b>	<b>75</b>	<b>14.5</b>	<b>&lt;0.001</b>	119	ns	ns	ns	ns
<b>Stem DW</b>											
	<i>L</i>	<b>119</b>	<b>1</b>	<b>36</b>	<b>9.1</b>	<b>0.005</b>	NA	NA	NA	NA	NA
	<i>N</i>	119	ns	ns	ns	ns	NA	NA	NA	NA	NA
	<i>BI</i>	<b>119</b>	<b>1</b>	<b>72</b>	<b>55.5</b>	<b>&lt;0.001</b>	NA	NA	NA	NA	NA
	<i>L × N</i>	119	ns	ns	ns	ns	NA	NA	NA	NA	NA
	<i>L × BI</i>	<b>119</b>	<b>1</b>	<b>72</b>	<b>6.1</b>	<b>0.02</b>	NA	NA	NA	NA	NA
	<i>N × BI</i>	119	ns	ns	ns	ns	NA	NA	NA	NA	NA
<b>RGR length</b>											
	<i>L</i>	119	ns	ns	ns	ns	<b>119</b>	<b>1</b>	<b>38</b>	<b>8.1</b>	<b>0.007</b>
	<i>N</i>	<b>119</b>	<b>1</b>	<b>71</b>	<b>12.5</b>	<b>&lt;0.001</b>	119	ns	ns	ns	ns
	<i>BI</i>	<b>119</b>	<b>1</b>	<b>71</b>	<b>55.8</b>	<b>&lt;0.001</b>	119	ns	ns	ns	ns
	<i>L × N</i>	119	ns	ns	ns	ns	119	ns	ns	ns	ns
	<i>L × BI</i>	119	ns	ns	ns	ns	119	ns	ns	ns	ns
	<i>N × BI</i>	<b>119</b>	<b>1</b>	<b>71</b>	<b>8</b>	<b>0.006</b>	119	ns	ns	ns	ns
<b>RGR diameter</b>											
	<i>L</i>	<b>119</b>	<b>1</b>	<b>33</b>	<b>5.6</b>	<b>0.02</b>	NA	NA	NA	NA	NA
	<i>N</i>	119	ns	ns	ns	ns	NA	NA	NA	NA	NA
	<i>BI</i>	<b>119</b>	<b>1</b>	<b>50</b>	<b>45.5</b>	<b>&lt;0.001</b>	NA	NA	NA	NA	NA
	<i>L × N</i>	119	ns	ns	ns	ns	NA	NA	NA	NA	NA
	<i>L × BI</i>	119	ns	ns	ns	ns	NA	NA	NA	NA	NA
	<i>N × BI</i>	119	ns	ns	ns	ns	NA	NA	NA	NA	NA

## 11.2 Annexe 2 (cf : chap 5.4) :

*Annexe 2 : Growth, dry weights and functional traits in roots and above-ground (AG) parts in oak seedlings according to light ( $L_{27} = 27\%$  iPfd and  $L_{59} = 59\%$  iPfd), N ( $N_0$ , no fertilization and  $N_{89}$ ,  $89 \text{ kg} \cdot \text{ha}^{-1}$  fertilization) and pot composition (SSp and MSp). Values are means  $\pm$  se. DW: dry weight (g); RGR: relative growth rate; SRL: specific root length ( $\text{cm g}^{-1}$ ); SLA: specific leaf area ( $\text{cm g}^{-1}$ ).*

	$L_{27}$	$L_{59}$	$N_0$	$N_{89}$	SSp	MSp
<b>Height RGR</b>	$0.001 \pm 0.0002$	$0.002 \pm 0.0002$	$0.001 \pm 0.0002$	$0.002 \pm 0.0002$	$0.002 \pm 0.0002$	$0.001 \pm 0.0002$
<b>Diameter RGR</b>	$0.0008 \pm 7^{\circ}-5$	$0.001 \pm 0.0001$	$0.0009 \pm 0.0001$	$0.001 \pm 7^{\circ}-5$	$0.001 \pm 8^{\circ}-5$	$0.0007 \pm 6^{\circ}-5$
<b>Whole plant DW</b>	$13.21 \pm 0.67$	$17.47 \pm 1.07$	$14.76 \pm 0.88$	$15.78 \pm 0.96$	$20.62 \pm 1.07$	$12.59 \pm 0.59$
<b>Root traits</b>						
<i>Fine roots DW</i>	$1.36 \pm 0.29$	$1.94 \pm 0.19$	$1.81 \pm 0.18$	$1.47 \pm 0.22$	$2.48 \pm 0.22$	$1.23 \pm 0.18$
<i>Coarse roots DW</i>	$5.57 \pm 0.3$	$7 \pm 0.34$	$6.15 \pm 0.35$	$6.42 \pm 0.32$	$6.71 \pm 0.29$	$6.08 \pm 0.35$
<i>Total root DW</i>	$6.76 \pm 0.42$	$8.97 \pm 0.33$	$7.84 \pm 0.35$	$7.81 \pm 0.44$	$8.86 \pm 0.34$	$7.33 \pm 0.45$
<i>SRL</i>	$2181 \pm 79$	$2556 \pm 140$	$2530 \pm 139$	$1840 \pm 58$	$2571 \pm 79$	$2057 \pm 125$
<i>Root area (cm<sup>2</sup>)</i>	$403 \pm 40$	$616 \pm 44$	$542 \pm 35$	$476 \pm 61$	$850 \pm 43$	$356 \pm 37$
<i>Root length (m)</i>	$50 \pm 3$	$72 \pm 5$	$67 \pm 4$	$55 \pm 6$	$101 \pm 5$	$43 \pm 4$
<i>Root diameter (mm)</i>	$0.27 \pm 0.003$	$0.26 \pm 0.002$	$0.26 \pm 0.003$	$0.27 \pm 0.003$	$0.27 \pm 0.004$	$0.26 \pm 0.003$
<b>AG traits</b>						
<i>Leaf DW</i>	$2.98 \pm 0.17$	$3.95 \pm 0.39$	$2.93 \pm 0.33$	$4 \pm 0.3$	$6.06 \pm 0.55$	$2.11 \pm 0.08$
<i>Stem DW</i>	$3.44 \pm 0.16$	$4.01 \pm 0.13$	$3.71 \pm 0.18$	$3.71 \pm 0.12$	$4.75 \pm 0.3$	$3.18 \pm 0.12$
<i>Total AG DW</i>	$6.45 \pm 0.26$	$8 \pm 0.74$	$6.59 \pm 0.44$	$7.86 \pm 0.48$	$11.19 \pm 0.71$	$5.95 \pm 0.95$
<i>Shoot/root</i>	$1.03 \pm 0.04$	$0.88 \pm 0.05$	$0.92 \pm 0.04$	$0.99 \pm 0.04$	$1.24 \pm 0.05$	$0.83 \pm 0.05$

### 11.3 Annexe 3 (cf : chap 5.4) :

*Annexe 3 : Growth, dry weights and functional traits in roots and above-ground (AG) parts in D. cespitosa according to light (L<sub>27</sub> = 27% iPfd and L<sub>59</sub> = 59% iPfd), N (N<sub>0</sub>, no fertilization and N<sub>89</sub>, 89 kg.ha<sup>-1</sup> fertilization), and pot composition. Values are means ± se. DW: Dry weight (g); RGR: relative growth rate; SRL: specific root length (cm g<sup>-1</sup>); SLA: specific leaf area (cm g<sup>-1</sup>).*

	L <sub>27</sub>	L <sub>59</sub>	N <sub>0</sub>	N <sub>89</sub>	SSp	MSp
<b>Height RGR</b>	0.008 ± 0.0001	0.008 ± 0.0002	0.008 ± 0.0002	0.008 ± 0.0001	0.008 ± 0.0002	0.008 ± 0.0001
<b>Whole plant DW</b>	87.8 ± 4.1	130.8 ± 7.3	100.2 ± 5.3	121.4 ± 7.6	109.7 ± 7.1	111.1 ± 6.1
<b>Root traits</b>						
<i>Total root DW</i>	34.8 ± 2.8	61 ± 4.5	51.7 ± 3.3	45.8 ± 4.5	48.9 ± 6.8	49.9 ± 3.7
<i>SRL</i>	15078 ± 854	15316 ± 541	15031 ± 763	15416 ± 617	17867 ± 696	14131 ± 607
<i>Root area (cm<sup>2</sup>)</i>	22316 ± 2187	49693 ± 4366	31475 ± 2571	43907 ± 5025	38615 ± 3903	36577 ± 3665
<i>Root length (cm)</i>	5466 ± 569	11689 ± 1063	7544 ± 640	10379 ± 1214	9332 ± 946	8643 ± 889
<i>Root diameter (mm)</i>	0.14 ± 0.002	0.15 ± 0.002	0.14 ± 0.002	0.14 ± 0.002	0.14 ± 0.002	0.14 ± 0.002
<b>AG traits</b>						
<i>Total above-ground DW</i>	54.83 ± 1.8	71.5 ± 2.43	51.56 ± 1.55	75.17 ± 2.1	61.37 ± 2.67	64.11 ± 2.16
<i>Shoot/root</i>	6.7 ± 1	3.2 ± 0.5	3.4 ± 0.7	6.2 ± 0.9	3.9 ± 0.7	5.4 ± 0.8

## 11.4 Annexe 4 (cf : chap 6.4) :

**Annexe 4 : Results (means  $\pm$  se) of the linear mixed model on different variables measured on oak seedlings to assess effect of water stress ( $W$ ), internal  $N$  pool ( $N_{INT}$ ) and density of *D. cespitosa* neighbors ( $T$ ). The model was written as  $X = W \times T \times N_{INT}$  for fixed effects, and subplot was assessed as a random effect.**

a)

	n	W		$N_{INT}$		T			
		W-	W+	$N_{INT}$ -	$N_{INT}$ +	0T	1T	2T	3T
RGR Length	106	$5.2^E-3 \pm 3^E-4$	$5.1^E-3 \pm 3^E-4$	$5.1^E-3 \pm 3^E-4$	$5.1^E-3 \pm 3^E-4$	$5.7^E-3 \pm 3^E-4$	$5.1^E-3 \pm 4^E-4$	$4.7^E-3 \pm 4^E-4$	$4.5^E-3 \pm 4^E-4$
RGR diameter	106	$2.6^E-3 \pm 1^E-4$	$2.5^E-3 \pm 2^E-4$	$2.2^E-3 \pm 2^E-4$	$3^E-3 \pm 1^E-4$	$2.5^E-3 \pm 2^E-4$	$2.5^E-3 \pm 2^E-4$	$2.8^E-3 \pm 2^E-4$	$2.9^E-3 \pm 2^E-4$
Leaf dry weight (g)	106	$28 \pm 0.9$	$33 \pm 1$	$29 \pm 1$	$31 \pm 1$	$33 \pm 1$	$32 \pm 2$	$26 \pm 2$	$29 \pm 2$
leaf number	102	$52 \pm 4$	$52 \pm 3$	$54 \pm 4$	$49 \pm 3$	$55 \pm 5$	$54 \pm 5$	$48 \pm 5$	$47 \pm 5$
Assimilation max	86	$2.8 \pm 0.3$	$6.3 \pm 0.5$	$3.7 \pm 0.3$	$5 \pm 0.5$	$5.4 \pm 1.2$	$4.1 \pm 0.6$	$3.7 \pm 0.5$	$4.8 \pm 0.6$
Conductance	86	$0.04 \pm 0.004$	$0.11 \pm 0.02$	$0.05 \pm 0.01$	$0.09 \pm 0.01$	$0.1 \pm 0.02$	$0.06 \pm 0.01$	$0.05 \pm 0.01$	$0.09 \pm 0.02$
Delta 15N	24	$2704 \pm 591$	$1887 \pm 430$	$1868 \pm 440$	$2607 \pm 542$	$2645 \pm 975$	$2290 \pm 699$	$2661 \pm 811$	$1782 \pm 666$
%N foliar	25	$1.9 \pm 0.1$	$1.8 \pm 0.1$	$1.9 \pm 0.1$	$1.8 \pm 0.1$	$1.8 \pm 0.1$	$1.9 \pm 0.1$	$1.8 \pm 0.1$	$1.8 \pm 0.1$

b)

	n	$W \times N_{INT}$			
		W-/ $N_{INT}$ -	W-/ $N_{INT}$ +	W+/ $N_{INT}$ -	W+/ $N_{INT}$ +
RGR Length	106	$5^E-3 \pm 4^E-4$	$5.3^E-3 \pm 3.8^E-4$	$5.2^E-3 \pm 4.4^E-3$	$4.9^E-3 \pm 3.2^E-4$
RGR diameter	106	$2.1^E-3 \pm 1.8^E-4$	$3^E-3 \pm 1.4^E-4$	$2.3^E-3 \pm 2.9^E-4$	$2.8^E-3 \pm 2^E-4$
Leaf dry weight (g)	106	$26.2 \pm 1.2$	$30 \pm 1.3$	$32.3 \pm 1.7$	$32.8 \pm 2.1$
leaf number	102	$56 \pm 8$	$47 \pm 4$	$52 \pm 5$	$52 \pm 4$
Assimilation max	86	$2.5 \pm 0.5$	$3 \pm 0.3$	$4.5 \pm 0.4$	$8.5 \pm 0.9$
Conductance	86	$0.036 \pm 0.009$	$0.039 \pm 0.005$	$0.061 \pm 0.006$	$0.17 \pm 0.03$
Delta 15N	24	$1739 \pm 319$	$3133 \pm 815$	$1972 \pm 794$	$1817 \pm 506$
%N foliar	25	$2.04 \pm 0.16$	$1.81 \pm 0.08$	$1.73 \pm 0.12$	$1.77 \pm 0.16$



c)

		W × T							
	n	W-/0T	W-/1T	W-/2T	W-/3T	W+/0T	W+/1T	W+/2T	W+/3T
<i>RGR Length</i>	106	5.7 <sup>E</sup> -3 ± 4.6 <sup>E</sup> -4	5.2 <sup>E</sup> -3 ± 7 <sup>E</sup> -4	4.4 <sup>E</sup> -3 ± 5.4 <sup>E</sup> -4	5 <sup>E</sup> -3 ± 4.6 <sup>E</sup> -4	5.6 <sup>E</sup> -3 ± 4.8E-4	5 <sup>E</sup> -3 ± 5 <sup>E</sup> -4	5.1 <sup>E</sup> -3 ± 5.6 <sup>E</sup> -4	4 <sup>E</sup> -3 ± 5.9 <sup>E</sup> -4
<i>RGR diameter</i>	106	2.4 <sup>E</sup> -3 ± 2.8 <sup>E</sup> -4	2.7 <sup>E</sup> -3 ± 2.9 <sup>E</sup> -4	2.6 <sup>E</sup> -3 ± 1.6 <sup>E</sup> -4	2.9 <sup>E</sup> -3 ± 3.1 <sup>E</sup> -4	2.2 <sup>E</sup> -3 ± 4.2E-4	2.3 <sup>E</sup> -3 ± 2.4 <sup>E</sup> -4	3.1 <sup>E</sup> -3 ± 2.9 <sup>E</sup> -4	2.8 <sup>E</sup> -3 ± 3.3 <sup>E</sup> -4
<i>Leaf dry weight (g)</i>	106	30.4 ± 1.5	28.2 ± 1.9	28 ± 1.6	25.5 ± 2.4	35.1 ± 1.6	37 ± 2	23.4 ± 3.1	33 ± 3
<i>leaf number</i>	102	52 ± 9	57 ± 7	55 ± 10	40 ± 6	58 ± 5	50 ± 5	41 ± 4	55 ± 9
<i>Assimilation max</i>	86	2.6 ± 0.7	2.9 ± 0.5	2.4 ± 0.4	3.3 ± 0.7	9 ± 1.8	5.4 ± 1	5.3 ± 0.7	6.6 ± 0.9
<i>Conductance</i>	86	0.06 ± 0.02	0.03 ± 0.004	0.03 ± 0.004	0.05 ± 0.007	0.15 ± 0.03	0.08 ± 0.02	0.07 ± 0.02	0.14 ± 0.0
<i>Delta 15N</i>	24	3609 ± 2502	3143 ± 966	3407 ± 1685	1287 ± 384	2002 ± 753	1154 ± 648	1916 ± 663	2772 ± 2072
<i>%N foliar</i>	25	1.7 ± 0.08	1.9 ± 0.19	1.9 ± 0.15	2 ± 0.13	1.98 ± 0.2	1.93 ± 0.02	1.51 ± 0.18	1.51 ± 0.16

d)

		N <sub>INT</sub> × T							
	n	N <sub>INT</sub> -/0T	N <sub>INT</sub> -/1T	N <sub>INT</sub> -/2T	N <sub>INT</sub> -/3T	N <sub>INT</sub> /0T	N <sub>INT</sub> /1T	N <sub>INT</sub> +/2T	N <sub>INT</sub> +/3T
<i>RGR Length</i>	106	5.7 <sup>E</sup> -3 ± 5.2 <sup>E</sup> -4	5.5 <sup>E</sup> -3 ± 5.1 <sup>E</sup> -4	4.6 <sup>E</sup> -3 ± 7.2 <sup>E</sup> -4	3.8 <sup>E</sup> -3 ± 4.8 <sup>E</sup> -4	5.6 <sup>E</sup> -3 ± 3.9E-4	4.7 <sup>E</sup> -3 ± 7.4E-4	4.8 <sup>E</sup> -3 ± 4.7 <sup>E</sup> -4	5.3 <sup>E</sup> -3 ± 5 <sup>E</sup> -4
<i>RGR diameter</i>	106	1.4 <sup>E</sup> -3 ± 3.6 <sup>E</sup> -4	2.6 <sup>E</sup> -3 ± 1.9 <sup>E</sup> -4	2.9 <sup>E</sup> -3 ± 3.7 <sup>E</sup> -4	2.3 <sup>E</sup> -3 ± 2.5 <sup>E</sup> -4	3.1 <sup>E</sup> -3 ± 1.9 <sup>E</sup> -4	2.5 <sup>E</sup> -3 ± 2.7 <sup>E</sup> -4	2.7 <sup>E</sup> -3 ± 1.6 <sup>E</sup> -4	3.3 <sup>E</sup> -3 ± 2.9 <sup>E</sup> -4
<i>Leaf dry weight (g)</i>	106	33.3 ± 1.4	30.6 ± 2.2	22 ± 2.2	26.3 ± 2.4	32.2 ± 1.9	33.7 ± 2.4	27.8 ± 2.3	31.4 ± 3.1
<i>leaf number</i>	102	59 ± 8	53 ± 7	54 ± 14	45 ± 9	50 ± 6	55 ± 7	44 ± 3	50 ± 6
<i>Assimilation max</i>	86	3.1 ± 1	3.5 ± 0.5	4.8 ± 1.1	4 ± 0.5	7.1 ± 1.8 d	4.6 ± 1	3.6 ± 0.5	5.5 ± 1.1
<i>Conductance</i>	86	0.06 ± 0.02	0.04 ± 0.008	0.05 ± 0.02	0.06 ± 0.006	0.12 ± 0.03	0.06 ± 0.02	0.05 ± 0.01	0.12 ± 0.04
<i>Delta 15N</i>	24	1279 ± 541	1696 ± 669	912 ± 23	2874 ± 998	2986 ± 1179	2735 ± 1154	3536 ± 1073	690 ± 170
<i>%N foliar</i>	25	1.58 ± 0.11	2.08 ± 0.15	1.88 ± 0.02	1.74 ± 0.26	1.91 ± 0.16	1.75 ± 0.1	1.71 ± 0.19	1.86 ± 0.12

## 11.5 Annexe 5 (cf : 6.4) :

**Annexe 5: Results (means  $\pm$  se) linear mixed model on different variables measured on *D. cespitosa* to assess effect of water stress (*W*), preliminary fertilization of oak seedlings ( $N_{INT}$ ) and density of *D. cespitosa* neighbors (*D*). The model was written as  $X = W \times T \times N_{INT}$  for fixed effects, and subplot was assessed as a random effect. Table S2a shows mean values per factor one by one, Table S2b mean values of  $W \times N_{INT}$  treatments, Table S2c mean values of  $W \times T$  treatments and Table S2d  $T \times N_{INT}$  mean values.  $n$  = number of observations.**

a)

	n	W		$N_{INT}$		T		
		W-	W+	$N_{INT}$ -	$N_{INT}$	1T	2T	3T
RGR Length	70	$1.06^{E-2} \pm 3^{E-4}$	$1.11^{E-2} \pm 4^{E-4}$	$1^{E-2} \pm 4^{E-4}$	$1.1^{E-2} \pm 3^{E-4}$	$1.1^{E-2} \pm 7^{E-4}$	$1.1^{E-2} \pm 7^{E-4}$	$1.1^{E-2} \pm 2^{E-4}$
RGR diameter	70	$1.7^{E-6} \pm 5^{E-4}$	$1.9^{E-3} \pm 8^{E-4}$	$1.4^{E-3} \pm 8^{E-4}$	$0.8^{E-3} \pm 6^{E-4}$	$0.7^{E-3} \pm 9^{E-4}$	$2.4^{E-3} \pm 8^{E-4}$	$0.1^{E-3} \pm 8^{E-4}$
Leaf dry weight (g)	70	8 $\pm$ 1	18 $\pm$ 2	13 $\pm$ 2	12 $\pm$ 2	5 $\pm$ 1	18 $\pm$ 3	15 $\pm$ 2
leaf number	NA	NA	NA	NA	NA	NA	NA	NA
Assimilation max	58	5.4 $\pm$ 0.7	8.9 $\pm$ 0.6	7.9 $\pm$ 0.7	6.9 $\pm$ 0.7	7.5 $\pm$ 0.9	7.3 $\pm$ 0.7	7.2 $\pm$ 0.9
Conductance	58	0.15 $\pm$ 0.02	0.28 $\pm$ 0.02	0.24 $\pm$ 0.03	0.2 $\pm$ 0.02	0.21 $\pm$ 0.03	0.22 $\pm$ 0.03	0.23 $\pm$ 0.04
Delta 15N	18	4734 $\pm$ 418	5855 $\pm$ 340	5562 $\pm$ 433	5023 $\pm$ 412	5099 $\pm$ 435	5438 $\pm$ 599	5104 $\pm$ 571
%N foliar	18	2.2 $\pm$ 0.1	2.1 $\pm$ 0.2	1.9 $\pm$ 0.1	2.3 $\pm$ 0.1	2.1 $\pm$ 0.2	2 $\pm$ 0.1	2.2 $\pm$ 0.3

b)

	n	$W \times N_{INT}$			
		W-/ $N_{INT}$ -	W-/ $N_{INT}$ +	W+/ $N_{INT}$ -	W+/ $N_{INT}$ +
RGR Length	106	$1^{E-2} \pm 3.8^{E-4}$	$1.1^{E-2} \pm 5.5^{E-4}$	$1.1^{E-2} \pm 7.1^{E-4}$	$1.2^{E-2} \pm 2.9^{E-4}$
RGR diameter	106	9.8 <sup>E-4</sup> $\pm$	8.3 <sup>E-4</sup> $\pm$	$1.6^{E-3} \pm 1.2^{E-3}$	$2.3^{E-3} \pm 8.9^{E-4}$
Leaf dry weight (g)	106	10.5 $\pm$ 2.2	6.4 $\pm$ 1.3	15.5 $\pm$ 3.2	20.3 $\pm$ 3.5
leaf number	102	NA	NA	NA	NA
Assimilation max	86	3.6 $\pm$ 0.6	5.9 $\pm$ 0.8	9.1 $\pm$ 0.7	8.5 $\pm$ 0.9
Conductance	86	0.07 $\pm$ 0.01	0.18 $\pm$ 0.03	0.3 $\pm$ 0.03	0.24 $\pm$ 0.03
Delta 15N	24	5026 $\pm$ 783	4609 $\pm$ 527	5963 $\pm$ 472	5747 $\pm$ 556
%N foliar	25	2.03 $\pm$ 0.13	2.24 $\pm$ 0.12	1.84 $\pm$ 0.26	2.31 $\pm$ 0.36

c)

		$W \times T$					
	<b>n</b>	<b>W-/1T</b>	<b>W-/2T</b>	<b>W-/3T</b>	<b>W+/1T</b>	<b>W+/2T</b>	<b>W+/3T</b>
<i>RGR Length</i>	106	$1.1^{E-2} \pm 9E-4$	$1^{E-2} \pm 4.2E-4$	$1^{E-2} \pm 2.7^{E-4}$	$1.1^{E-2} \pm 11.8^{E-4}$	$1.2^{E-2} \pm 2.8^{E-4}$	$1.1^{E-2} \pm 2.4^{E-4}$
<i>RGR diameter</i>	106	$5.5^{E-4} \pm 9E-4$	$2.1^{E-4} \pm 9.6E-4$	$0.7^{E-4} \pm 9.4^{E-4}$	$8.4^{E-4} \pm 1.6^{E-3}$	$37^{E-4} \pm 1^{E-3}$	$9^{E-4} \pm 1.3^{E-3}$
<i>Leaf dry weight (g)</i>	106	$3.5 \pm 0.7$	$9.1 \pm 2.2$	$12.6 \pm 2.5$	$7.7 \pm 2$	$25.5 \pm 4.2$	$18 \pm 3.2$
<i>leaf number</i>	102	NA	NA	NA	NA	NA	NA
<i>Assimilation max</i>	86	$4.5 \pm 0.8$	$5.3 \pm 0.8$	$6.1 \pm 1.4$	$10.1 \pm 1$	$8.5 \pm 0.9$	$8.4 \pm 0.9$
<i>Conductance</i>	86	$0.1 \pm 0.03$	$0.21 \pm 0.04$	$0.16 \pm 0.04$	$0.3 \pm 0.03$	$0.23 \pm 0.04$	$0.31 \pm 0.05$
<i>Delta 15N</i>	24	$5007 \pm 941$	$4866 \pm 847$	$4286 \pm 388$	$5192 \pm 229$	$6201 \pm 756$	$6332 \pm 548$
<i>%N foliar</i>	25	$2.22 \pm 0.19$	$2.25 \pm 0.14$	$2.03 \pm 0.22$	$1.99 \pm 0.29$	$1.74 \pm 0.16$	$2.69 \pm 0.68$

d)

		$N_{INT} \times T$					
	<b>n</b>	<b>N<sub>INT</sub>-/1T</b>	<b>N<sub>INT</sub>-/2T</b>	<b>N<sub>INT</sub>-/3T</b>	<b>N<sub>INT</sub>+/1T</b>	<b>N<sub>INT</sub>+/2T</b>	<b>N<sub>INT</sub>+/3T</b>
<i>RGR Length</i>	106	$1^{E-2} \pm 10.6^{E-4}$	$1.1^{E-2} \pm 4.6^{E-4}$	$1^{E-2} \pm 2.9^{E-4}$	$1.2^{E-2} \pm 9.2^{E-4}$	$1.1^{E-2} \pm 3.4^{E-4}$	$1.1^{E-2} \pm 2.9^{E-4}$
<i>RGR diameter</i>	106	$1.9^{E-3} \pm 1.4^{E-3}$	$2.4^{E-3} \pm 1.2^{E-3}$	$0.4^{E-3} \pm 1.2^{E-3}$	$0.7^{E-4} \pm 0.7^{E-3}$	$2.4^{E-3} \pm 1^{E-3}$	$0.3^{E-4} \pm 0.9^{E-3}$
<i>Leaf dry weight (g)</i>	106	$6.1 \pm 1.7$	$19.9 \pm 4$	$16.1 \pm 3$	$4.5 \pm 1.2$	$16.8 \pm 3.8$	$13.8 \pm 2.9$
<i>leaf number</i>	102	NA	NA	NA	NA	NA	NA
<i>Assimilation max</i>	86	$9.5 \pm 1.4$	$8.6 \pm 1.1$	$6.2 \pm 1.1$	$5.7 \pm 1$	$6.5 \pm 0.9$	$8.3 \pm 1.4$
<i>Conductance</i>	86	$0.24 \pm 0.05$	$0.23 \pm 0.05$	$0.26 \pm 0.06$	$0.18 \pm 0.04$	$0.21 \pm 0.03$	$0.2 \pm 0.04$
<i>Delta 15N</i>	24	$5572 \pm 421$	$5667 \pm 1652$	$5141 \pm 643$	$4426 \pm 562$	$5347 \pm 688$	$5080 \pm 974$
<i>%N foliar</i>	25	$1.98 \pm 0.29$	$1.85 \pm 0.43$	$1.91 \pm 0.1$	$2.23 \pm 0.18$	$2.1 \pm 0.13$	$2.55 \pm 0.45$

## 11.6 Annexe 6 (cf : chap 7.3) :

**Annexe 6 : Tableau récapitulatif des coefficients du modèle statistique évaluant l'impact de la lumière, de la fertilisation (azote) et de la composition des placeaux. Seuls les coefficients des variables ayant un effet significatif sur la réponse des chênes ont été rapportés (en gras). La référence prise dans ce modèle correspond à l'association chêne seul/non fertilisé (Qps/N-). \*, \*\*, \*\*\* correspondent à des valeurs de p-value < 0.05, 0.01 et 0.001, respectivement.**

		Lumière	p	azote	p	composition	p	Lumière × azote	p	Lumière × composition	p	azote × composition	p
	Masse sèche de la plante entière (g)	<b>16.5</b>	**	NA	ns	NA	ns	NA	ns	NA	ns	NA	ns
	Parties aériennes/parties souterraines	<b>1.4</b>	*	NA	ns	<b>0.9</b>	*	NA	ns	<b>-1.8</b>	**	NA	ns
<b>Données Parties aériennes</b>													
	Masse sèches des organes (g)												
	Feuilles	<b>5.6</b>	**	NA	ns	<b>-1.9</b>	*	NA	ns	NA	ns	NA	ns
	Tiges	<b>2.7</b>	**	NA	ns	NA	ns	NA	ns	NA	ns	NA	ns
	Feuilles + tiges	<b>7.9</b>	**	<b>2.1</b>	*	NA	ns	NA	ns	NA	ns	NA	ns
	Traits de croissance												
	RGR longueur	NA	ns	NA	ns	<b>-1E-3</b>	*	NA	ns	NA	ns	NA	ns
	RGR diamètre	<b>2E-3</b>	*	NA	ns	NA	ns	NA	ns	NA	ns	NA	ns
	Parties aériennes/parties souterraines	<b>1.4</b>	*	NA	ns	<b>0.9</b>	*	NA	ns	<b>-1.8</b>	**	NA	ns
	δ <sup>13</sup> C												
	Feuilles	NA	ns	NA	ns	NA	ns	NA	ns	NA	ns	NA	ns
	Masse d'azote totale (g)												
	Feuilles	<b>0.09</b>	**	NA	ns	<b>-0.03</b>	**	NA	ns	NA	ns	NA	ns
	Tiges	NA	ns	NA	ns	<b>-0.009</b>	**	NA	ns	NA	ns	NA	ns
	Teneur en azote totale (g.g <sup>-1</sup> )												
	Feuilles	NA	ns	NA	ns	<b>-0.25</b>	*	NA	ns	NA	ns	NA	ns
	Tiges	<b>-0.32</b>	**	NA	ns	<b>-0.15</b>	**	NA	ns	NA	ns	NA	ns
	Allocation de la masse azotée totale (%)												
	Feuilles	<b>35.5</b>	***	NA	ns	NA	ns	NA	ns	NA	ns	NA	ns
	Tiges	<b>-33.1</b>	***	NA	ns	NA	ns	NA	ns	NA	ns	NA	ns
	Masse d'azote marqué ( <sup>15</sup> N) (g)												
	Feuilles	<b>5E-3</b>	***	NA	ns	<b>2E-3</b>	*	NA	ns	<b>5E-3</b>	**	NA	ns
	Tiges	NA	ns	<b>-7.4E-5</b>	*	<b>1.1E-4</b>	*	<b>1.4E-4</b>	*	<b>-2.7E-4</b>	*	NA	ns
	Teneur en azote marqué ( <sup>15</sup> N) (g.g <sup>-1</sup> )												
	Feuilles	<b>2.1</b>	*	NA	ns	NA	ns	NA	ns	<b>-2</b>	**	NA	ns
	Tiges	<b>0.2</b>	*	NA	ns	<b>-0.2</b>	***	NA	ns	NA	ns	NA	ns
	Allocation de la masse d'azote marquée ( <sup>15</sup> N, %)												
	Feuilles	<b>46</b>	***	NA	ns	NA	ns	NA	ns	NA	ns	NA	ns
	Tiges	<b>-46.1</b>	***	NA	ns	<b>7.2</b>	*	NA	ns	NA	ns	NA	ns
	Rapport masse de carbone/masse d'azote (C/N)												
	Feuilles	NA	ns	NA	ns	<b>3.7</b>	***	NA	ns	NA	ns	NA	ns
	Tiges	<b>38.2</b>	***	NA	ns	<b>13.6</b>	***	NA	ns	NA	ns	NA	ns

<i>Masse de carbone totale (g)</i>	<i>Feuilles</i>	<b>2.24</b>	**	NA	ns	NA	ns	NA	ns	NA	ns	NA	ns
	<i>Tiges</i>	<b>1.32</b>	**	NA	ns	NA	ns	NA	ns	NA	ns	NA	ns
<i>Teneur en carbone totale (g.g<sup>-1</sup>)</i>	<i>Feuilles</i>	NA	ns	NA	ns	NA	ns	NA	ns	NA	ns	NA	ns
	<i>Tiges</i>	NA	ns	NA	ns	NA	ns	NA	ns	NA	ns	NA	ns
<i>Allocation de la masse carbonée totale (%)</i>	<i>Feuilles</i>	<b>19.2</b>	***	NA	ns	<b>-6.4</b>	**	NA	ns	NA	ns	NA	ns
	<i>Tiges</i>	<b>-43.9</b>	***	NA	ns	NA	ns	NA	ns	NA	ns	NA	ns
<b>Données Parties souterraines</b>													
<i>Masse sèches des organes (g)</i>	<i>Racines fines</i>	<b>1.3</b>	*	NA	ns	NA	ns	NA	ns	NA	ns	NA	ns
	<i>Grosses racines</i>	<b>6.7</b>	**	NA	ns	NA	ns	NA	ns	NA	ns	NA	ns
	<i>Racines fines + grosses racines</i>	<b>8.1</b>	**	NA	ns	NA	ns	NA	ns	NA	ns	NA	ns
<i>Traits de croissance</i>	<i>Longueur racines fines</i>	NA	ns	NA	ns	NA	ns	NA	ns	NA	ns	NA	ns
	<i>Diamètre racines fines</i>	NA	ns	NA	ns	NA	ns	NA	ns	NA	ns	NA	ns
	<i>Surface racines fines</i>	NA	ns	NA	ns	NA	ns	NA	ns	NA	ns	NA	ns
	<i>Volume racines fines</i>	NA	ns	NA	ns	NA	ns	NA	ns	NA	ns	NA	ns
	<i>SRL racines fines</i>	<b>-7</b>	**	NA	ns	NA	ns	NA	ns	NA	ns	NA	ns
<i>Masse d'azote totale (g)</i>	<i>Racines fines</i>	<b>0.01</b>	*	NA	ns	NA	ns	NA	ns	NA	ns	NA	ns
	<i>Grosses racines</i>	<b>0.04</b>	**	<b>0.02</b>	*	<b>-0.01</b>	**	NA	ns	NA	ns	NA	ns
<i>Teneur en azote totale (g.g<sup>-1</sup>)</i>	<i>Racines fines</i>	NA	ns	NA	ns	<b>-0.11</b>	**	NA	ns	NA	ns	NA	ns
	<i>Grosses racines</i>	NA	ns	NA	ns	<b>-0.34</b>	**	NA	ns	NA	ns	NA	ns
<i>Allocation de la masse azotée totale (%)</i>	<i>Racines fines</i>	NS	ns	NA	ns	NA	ns	NA	ns	NA	ns	NA	ns
	<i>Grosses racines</i>	NS	ns	NA	ns	NA	ns	NA	ns	NA	ns	NA	ns
<i>Masse d'azote marqué (<sup>15</sup>N) (g)</i>	<i>Racines fines</i>	NA	ns	NA	ns	NA	ns	NA	ns	NA	ns	NA	ns
	<i>Grosses racines</i>	NA	ns	NA	ns	<b>-1<sup>E</sup>-3</b>	*	NA	ns	NA	ns	NA	ns
<i>Teneur en azote marqué (<sup>15</sup>N) (g.g<sup>-1</sup>)</i>	<i>Racines fines</i>	NA	ns	NA	ns	NA	ns	NA	ns	NA	ns	NA	ns
	<i>Grosses racines</i>	<b>0.59</b>	**	NA	ns	NA	ns	NA	ns	<b>-0.49</b>	**	NA	ns
<i>Allocation de la masse d'azote marquée (<sup>15</sup>N, %)</i>	<i>Racines fines</i>	<b>-26.6</b>	***	NA	ns	<b>-27.6</b>	***	NA	ns	<b>39.1</b>	***	NA	ns
	<i>Grosses racines</i>	NA	ns	NA	ns	<b>-3.8</b>	*	NA	ns	NA	ns	NA	ns
<i>Rapport masse de carbone/masse d'azote (C/N)</i>	<i>Racines fines</i>	NA	ns	<b>34</b>	*	NA	ns	<b>-62</b>	**	NA	ns	NA	ns
	<i>Grosses racines</i>	<b>36.6</b>	*	NA	ns	<b>21</b>	**	NA	ns	NA	ns	NA	ns
<i>Masse de carbone (g)</i>	<i>Racines fines</i>	<b>0.06</b>	*	NA	ns	NA	ns	NA	ns	NA	ns	NA	ns
	<i>Grosses racines</i>	<b>3.16</b>	***	NA	ns	NA	ns	NA	ns	NA	ns	NA	ns
<i>Teneur en carbone (g.g<sup>-1</sup>)</i>	<i>Racines fines</i>	NA	ns	NA	ns	NA	ns	NA	ns	NA	ns	NA	ns
	<i>Grosses racines</i>	NA	ns	NA	ns	NA	ns	NA	ns	NA	ns	NA	ns

<i>Allocation de la masse carbonée totale</i>	<i>Racines fines</i>	NA	ns	<b>-0.52</b>	*	NA	ns	NA	ns	NA	ns	NA	ns
<i>(%)</i>	<i>Grosses racines</i>	<b>20.64</b>	**	NA	ns	NA	ns	NA	ns	NA	ns	NA	ns

## 11.7 Annexe 7 (cf: chap 7.3)



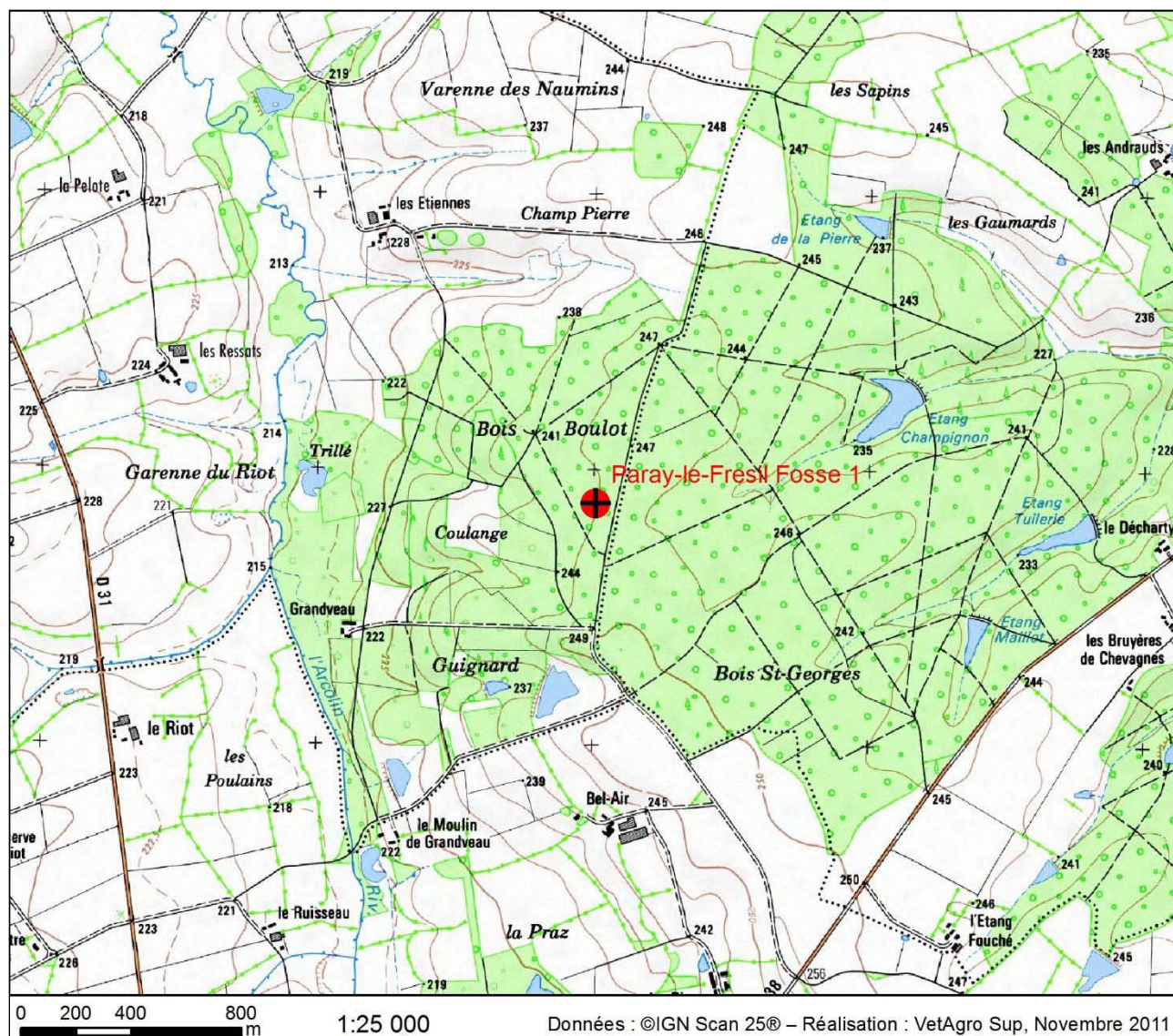
**VetAgro Sup**  
Campus agronomique de Clermont

### Description pédologique de 3 sites forestiers du département de l'Allier

Dans le cadre de la thèse de Fanette Chevallier sur la vulnérabilité des chênes aux contraintes hydriques – UMR PIAF (INRA-UBP)

Fosse décrite le 04/04/2011

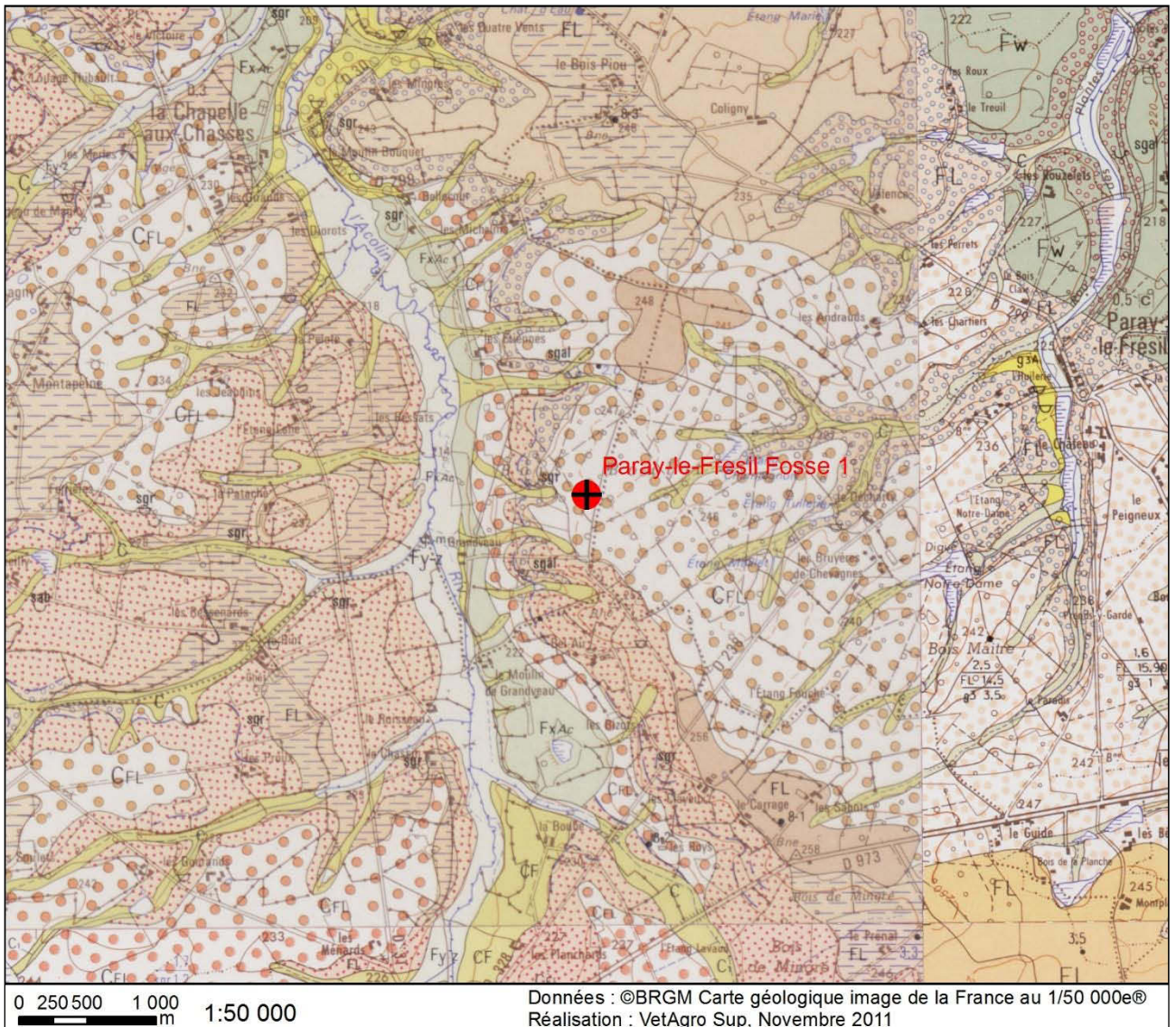
### 11.7.1 Localisation du site de Paray-le Frésil



Le site de Paray-le-Frésil est localisé en position de plateau, sur un replat à pente nulle, entre 245 et 250 m d'altitude. Il est situé à environ 30m au-dessus du niveau de l'Arcolin. Les étangs sont nombreux.



# 11.7.2 Contexte géologique du site de Paray-le-Frésil (Carte géologique 1/50 000)

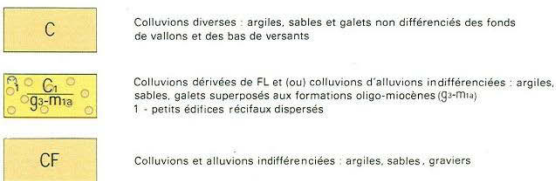


FORMATIONS ALLUVIALES ET DÉPÔTS QUATERNAIRES ASSOCIÉS

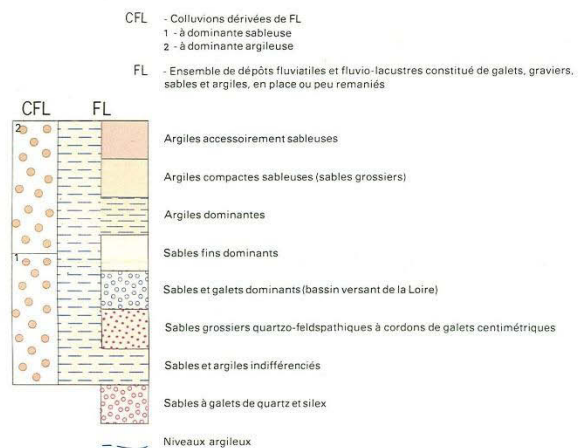
Alluvions différenciées sur des critères essentiellement altimétriques



COLLUVIONS ET COMPLEXES DE FORMATIONS SUPERFICIELLES



FORMATIONS DES SABLES ET ARGILES DU BOURBONNAIS (Plio-quaternaire)



Extrait de la légende de la carte géologique de la France à 1/50 000<sup>ème</sup>,  
Feuille de Dornes.  
©BRGM, 1981.

Sur la carte géologique au 1/50 000<sup>ème</sup>, le site de Paray-le-Frésil est localisé sur des colluvions à dominante sableuse, dérivées des formations des sables et argiles du Bourbonnais (CFL).

Afin de bien comprendre la composition de ces colluvions, il est nécessaire de s'intéresser tout d'abord aux formations dont elles sont dérivées : les formations sédimentaires plio-pléistocènes, formation des Sables et argiles du Bourbonnais - Ensemble fluvio-lacustre d'argiles, sables, galets et matériaux alluviaux (FL).

Dans la notice de la feuille de Dornes (Clozier et al., 1982), il est précisé : « L'ensemble connu sous le nom de Sables et argiles du Bourbonnais ou Sables à cailloux du Bourbonnais (L. de Launay, 1923, carte géologique à 1/80 000) occupe en surface les 3/4 de la carte Dornes. Aucune différenciation n'avait été faite sur la carte à 1/80 000, au sein de cet ensemble considéré comme pliocène ou mio-pliocène.

**Formations argileuses, accessoirement sableuses, des plateaux.** Les formations argileuses des plateaux terminent la série fluvio-lacustre. En continuité avec l'unité précédente qui aurait subi les effets de la pédogenèse, il semble qu'on puisse admettre une tendance évolutive au limon argileux des plateaux, accessoirement sableux. Cependant, eu égard à la puissance locale développée, il ne semble pas qu'une évolution pédogénétique puisse à elle seule expliquer leur formation.

**CFL. Colluvions dérivées des formations fluvio-lacustres : à dominante sableuse ou à dominante argileuse.**

Les colluvions sont abondantes dans tout le domaine fluvio-lacustre sans qu'il soit toujours possible de les cerner avec précision du fait de leur ressemblance avec la roche-mère. Leur épaisseur est tout au plus de quelques décimètres. Les caractères généraux sont ceux de la roche-mère.

Les colluvions extensives représentent certainement une mise en place complexe dans laquelle sont intervenus plusieurs facteurs : solifluxion, ruissellement, voire transports éoliens. Leur âge probable est quaternaire. »

### 11.7.3 Description du profil de Paray-le-Frésil

Localisation : Paray-le-Frésil – lieu-dit Grandveau

Coordonnée (Système géodésique RGF 93 – Projection Lambert 93) : X = 743 191 m - Y = 6 616 622 m

Altitude : 245 m

Date de la description : 4 avril 2011

Situation topographique générale : Replat – pente nulle

Matériau parental : Colluvions à dominante sableuse, dérivées des formations fluvio-lacustres des sables et argiles du Bourbonnais (Quaternaire)

Conditions climatiques précédent la description : Pluie d'intensité moyenne les jours précédents



**Ae1** : Brun gris très foncé (10YR3/2) – Sable limoneux – Structure polyédrique subanguleuse à sous-structure grumeleuse fine - Racines très nombreuses - Poreux - Meuble – Frais

**Ae2** : Gris brun pâle (2.5Y6/3) – Sable limoneux - Structure polyédrique anguleuse à agrégats de 2 cm – Racines très nombreuses - Poreux - Meuble – Entraînements humiques brun gris très foncé (10YR3/2) très peu nombreux – Très humide

**Eg** : Gris pâle (2.5Y7/2) – Sable limoneux - Structure polyédrique anguleuse à agrégats de 2.5 cm – Racines nombreuses - Poreux - Meuble - Nombreuses taches rouille (10YR5/8) – Entraînements humiques brun gris très foncé (10YR3/2) peu nombreux – Saturé en eau

**BTg** : Bariolé brun jaune (10YR5/8) et gris pâle (2.5Y7/1) – Limon sablo-argileux - Structure polyédrique anguleuse à agrégats de 10 cm – Racines très peu nombreuses - Moyennement poreux - Compact – Revêtements argileux très peu nombreux à la surface des agrégats concentrés autour des racines - Concrétions ferromanganiques très peu nombreuses (<2%) - Humide

Régime hydrique :

Saturé de manière saisonnière

Nappe perchée temporaire

Profondeur constatée de la nappe le 04/04/2011 : 40 cm et suintement d'eau vers 45 cm après avoir vidé l'eau de la fosse à l'aide d'une pompe

Niveau maximum supposé de la nappe : 30 cm

	Prof (cm)	Granulométrie %						Matière organique %				%	
		Terre fine	Argile	Limons Fins	Limons Grossiers	Sables Fins	Sables Grossiers	MO	C	N	C/N	Fe total	Al total
Ae1	0-10	100	12,0	21,0	12,5	10,5	44,0	6,28	3,63	0,21	17,6	0,70	2,48
Ae2	10-30	100	11,2	20,8	13,2	11,5	43,3	1,98	1,14	0,07	16,8	0,80	2,81
Eg	30-50	100	11,1	19,0	12,9	11,0	46,0	0,51	0,29	0,02	12,5	1,13	3,21
BTg	50-170	100	28,6	17,3	10,7	9,9	33,5	0,24	0,14	0,02	5,99	2,39	5,33

**Tableau 4** : Granulométrie, matière organique, et teneurs totales en fer et en aluminium du profil de Paray-le-Frésil

IDT = 1 / 2,6

IDT : indice de différenciation texturale

Indice d'entraînement du Fer total = 1 / 3,4

Dans la fraction limon, les limons fins prédominent. Dans la fraction sable, les sables grossiers sont très largement majoritaires.

**LUVISOL TYPIQUE-RÉDOXISOL** à pseudogley de nappe perchée à 30 cm, oligosaturé, sablo-limoneux/50cm limon sablo-argileux, issu de colluvions de formations sableuses des sables et argiles du Bourbonnais, forêt (chênes), sur pente nulle

Argile et fer total

La figure ci-dessous illustre la différenciation des teneurs en argile et en fer total le long du profil.

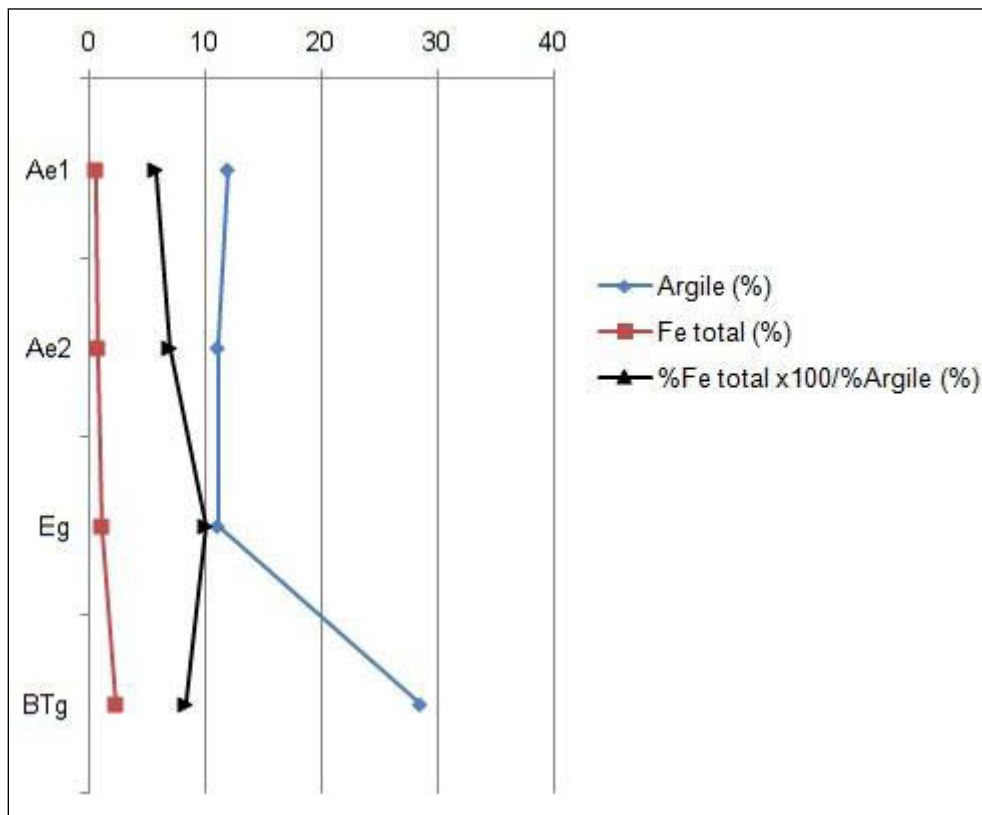


Figure 5 : Evolution des teneurs en fer total et en argile le long du profil de Paray-le-Frézil

Tout comme dans le profil de Château-sur-Allier, on retrouve le processus d'éluviation dans les horizons Ae et Eg (teneurs en argile et en fer plus faibles) et d'illuviation dans l'horizon BTg. De même, le rapport entre le fer total et l'argile relativement constant, augmente légèrement dans l'horizon Eg, ce qui pourrait indiquer une libération du fer lié aux argiles, à mettre en relation avec l'oxydo-réduction.

Enfin, ici aussi l'aluminium total est abondant. Son augmentation avec la profondeur, est sûrement liée à la richesse du matériau parental en aluminium. Cet élément est en effet un constituant majeur de la croûte terrestre.

## Cations échangeables

		Cations échangeables cmol+/kg								cmol+/kg	%	g/kg
	Prof (cm)	pH eau	Ca <sup>2+</sup>	Mg <sup>2+</sup>	Na <sup>+</sup>	K <sup>+</sup>	Fe <sup>2+</sup>	Mn <sup>2+</sup>	Al <sup>3+</sup>	CEC au pH du sol	S/CEC	P <sub>205</sub> Olsen
Ae1	0-10	4,8	1,13	0,44	0,016	0,316	0,0451	0,0444	1,29	3,07	62%	0,012
Ae2	10-30	4,8	0,119	0,0904	0,0123	0,0822	0,0236	0,0051	1,41	1,42	21%	<0,005
Eg	30-50	4,8	0,0931	0,0828	0,0129	0,0686	0,0208	<0,005	1,27	1,19	22%	<0,005
BTg	50-170	4,8	0,926	1,12	0,0694	0,155	0,0157	<0,005	4,51	7,26	31%	<0,005

Tableau 5 : pH, cations échangeables, capacité d'échange cationique, taux de saturation et teneur en acide phosphorique du profil de Paray-le-Frésil

Le taux de saturation (rapport S/T) est compris entre 21% et 62% ce qui indique que le sol est oligo à mésosaturé.

La teneur en acide phosphorique assimilable est très faible.

La figure ci-dessous illustre la garniture cationique des horizons du profil de Paray-le-Frésil.

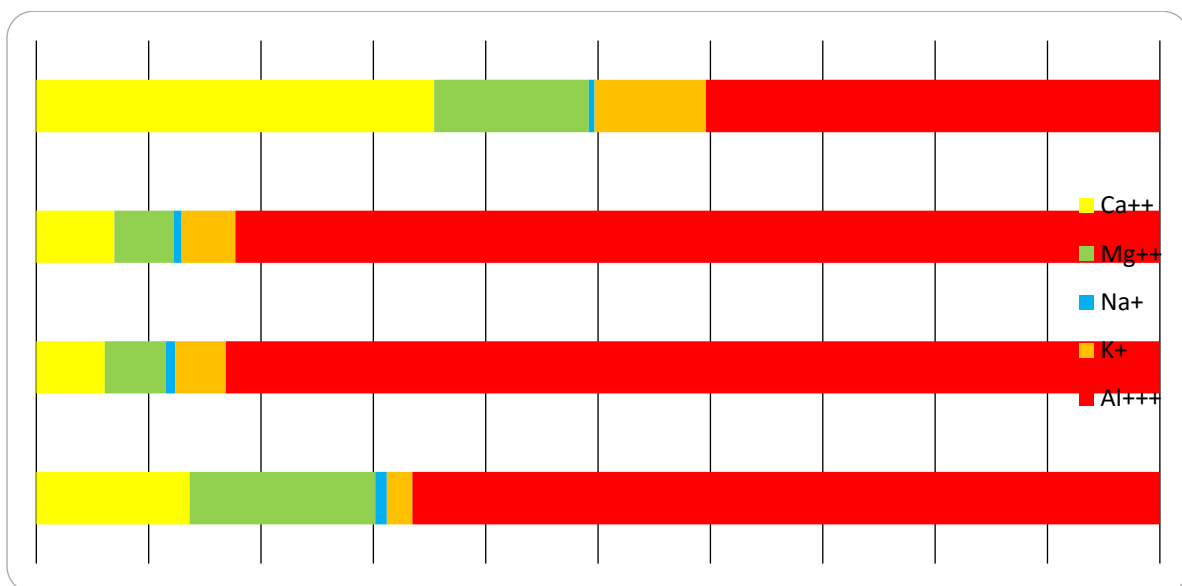


Figure 6 : Principaux cations échangeables en pourcentage de leur somme le long du profil de Paray-le-Frésil

L'aluminium échangeable, responsable en grande partie de l'acidité du sol, occupe plus de la moitié des sites de la capacité d'échange cationique des 3 derniers horizons. Dans le premier

horizon, les teneurs plus importantes en calcium et en magnésium pourraient provenir des matières organiques.

Tout comme dans le profil de Château-sur-Allier, on peut supposer la lixiviation du calcium et du magnésium.

Ici aussi, les teneurs en potassium sont faibles.

## Aluminium

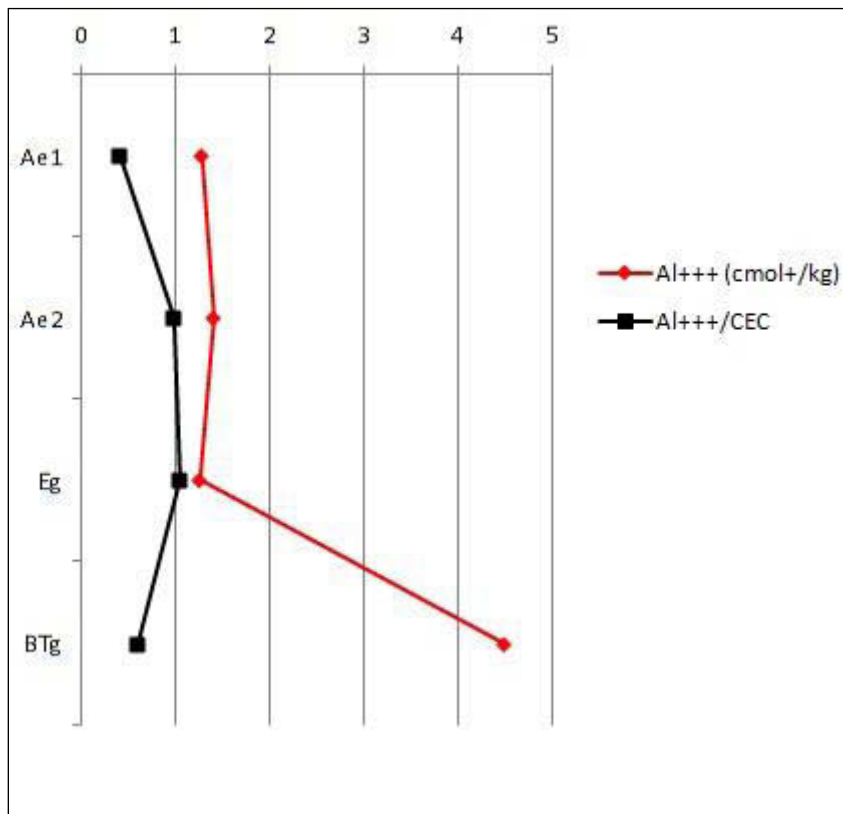


Figure 7 : Distribution de l'aluminium échangeable le long du profil de Paray-le-Frésil

L'aluminium échangeable occupe la quasi-totalité du complexe d'échange dans les horizons Ae et Eg. Avec la profondeur sa quantité augmente mais en pourcentage de la CEC, sa part diminue.

### Type d'argile – Calcul CEC argile

La teneur en matière organique des horizons Ae est trop importante et donne un résultat négatif non exploitable. Le calcul a donc été réalisé pour les horizons Eg et BTg.

	CEC argile
Eg	2 cmol+/kg
BTg	24 cmol+/kg

D'après ces valeurs, il semble que ces 2 horizons ne soient pas constitués des mêmes argiles minéralogiques : argile de type kaolinite ou chlorite pour l'horizon Eg et présence d'illite dans l'horizon BTg.



### Caractéristiques hydrodynamiques

	Prof (cm)	Dap	Humidité pondérale %		
			pF2	pF2,8	pF4,2
Ae1	0-10	1,1	62,1	46,4	39,9
Ae2	10-30	1,4	18,3	12,9	6,1
Eg	30-50	1,6	16,8	12,2	6,4
BTg	50-170	1,7	22,1	20,8	15,3

Tableau 6 : Densité apparente et humidités caractéristiques du profil de Paray-le Frésil

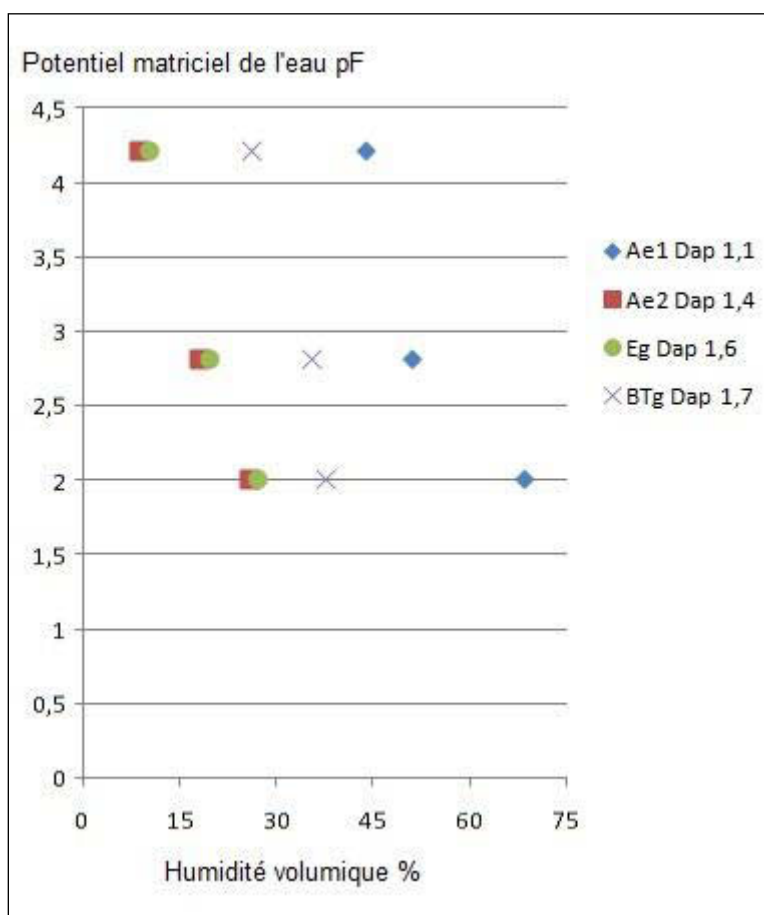
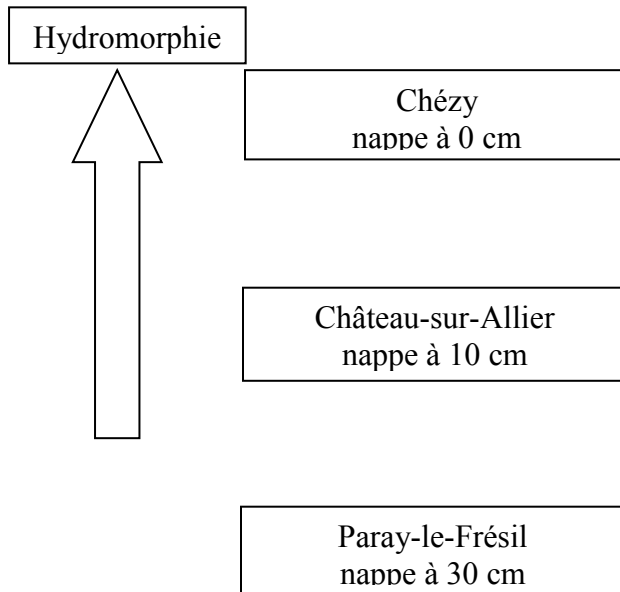


Figure 8 : Relation entre humidité volumique et potentiel matriciel de l'eau dans les horizons du profil de Paray-le-Frésil

## 11.7.4 BILAN

### 11.7.4.1 HYDROMORPHIE

L'hydromorphie et les processus d'oxydo-réduction sont présents sur les 3 sites. Il est possible de les classer selon un gradient d'hydromorphie en fonction de la profondeur maximum supposée de la nappe perchée temporaire.



### 11.7.4.2 ILLUVIATION

Le processus d'illuviation est observé sur les 3 profils, avec une intensité comparable.

	IDT (indice d'entraînement de l'argile)	Indice d'entraînement du Fer total
Château-sur-Allier	1 / 2,8	1 / 2,6
Paray-le-Frésil	1 / 2,6	1 / 3,4
Chézy	1 / 2,9	1 / 3,4

### 11.7.4.3 PEDOGENESE

Type de sol	Nom RP 2008	Matériau parental
-------------	-------------	-------------------

Château-sur-Allier	LUVISOL TYPIQUE-RÉDOXISOL à pseudogley de nappe perchée à 10 cm, oligosaturé, limon moyen sableux/60cm argileux, issu de formations limoneuses des sables et argiles du Bourbonnais, forêt (chênes), sur pente nulle	LUVISOL TYPIQUE-RÉDOXISOL, pseudogley à 10 cm, oligosaturé, limon moyen sableux	Formations limoneuses fluvio-lacustres des sables et argiles du Bourbonnais
Paray-le-Frésil	LUVISOL TYPIQUE-RÉDOXISOL à pseudogley de nappe perchée à 30 cm, oligosaturé, sablo-limoneux/50cm limon sablo-argileux, issu de colluvions de formations sableuses des sables et argiles du Bourbonnais, forêt (chênes), sur pente nulle	LUVISOL TYPIQUE-RÉDOXISOL, pseudogley à 30 cm, oligosaturé, sablo-limoneux	Colluvions dérivées des formations fluvio-lacustres à dominante sableuse des sables et argiles du Bourbonnais
Chézy	LUVISOL TYPIQUE-RÉDOXISOL à pseudogley de nappe perchée dès la surface, oligosaturé, sablo-limoneux/75cm argileux, issu de formations sableuses des sables et argiles du Bourbonnais, forêt (chênes), sur pente nulle	LUVISOL TYPIQUE-RÉDOXISOL, pseudogley dès la surface, oligosaturé, sablo-limoneux	Formations sableuses fluvio-lacustres des sables et argiles du Bourbonnais

### 11.7.5 Remarques – Questions en suspens

#### 11.7.5.1 Humus

Demander avis des forestiers

Hypothèse :

Château sur Allier : Mull (pas d'OH) – Que OL

Paray-le-Frésil : Moder (OL + OF)

Chézy : ?

#### 11.7.5.2 Chapitre LUVISOLS RP 2008

Parmi les LUVISOLS développés dans les limons anciens de l'Est de la France, beaucoup d'entre eux, présentant des langues de dégradation, seraient constitués, au moins dans leur partie inférieure, de niveaux anciens (PALEOSOLS), datant du dernier interglaciaire et ayant subi ensuite l'influence de climats froids précédant l'époque actuelle. (p223).

P 224 Remarque : Il convient également d'évoquer l'importance des mécanismes liés aux alternances gels-dégels des périodes glaciaires du Quaternaire dans la genèse de structures et de concentrations observées dans les sols actuels soumis à une argilluviation.

### 11.7.5.3 P72 RP 2008 ch. ALOCRISOL

LUVISOLS TYPIQUES et LUVISOLS DEGRADES présentent des horizons E acidifiés dont certaines caractéristiques analytiques sont proches de ceux des horizons Sal mais ces LUVISOLS sont caractérisés par une nette différenciation texturale et par la présence d'horizons BT argilluviaux.

### 11.7.5.4 Q/ PLANOSOL cf. article Bulletin de l'AFES n°6, 1972

RP 2008

4 caractères (p259)

1. Forte différenciation texturale entre hz sup peu argileux assez perméables et hz plus profonds beaucoup plus argileux et très peu perméables

Différence entre taux d'argile au sein du solum doit être d'au moins 20% (OK pour Château-sur-Allier et Chezy) Condition NON remplie pour Paray-le-Frésil

Hz E le moins argileux ne doit pas excéder 30% d'argile (OK pour les 3)

L'hz le plus argileux du solum doit avoir au moins 25% d'argile (OK pour les 3)

2. Entre hz E et hz plus profonds, changement textural brusque : en moins de 8cm comptés verticalement, on passe de :

Si moins de 20% dans hz E, on passe à plus du double (Cas Paray-le-Frésil) OK

Si plus de 20% d'argile dans hz E, augmentation d'au moins 20% de la teneur en argile (Cas Château-sur-Allier et Chezy) Condition NON remplie pour Château-sur-Allier et Chezy

3. Contact textural subhorizontal ce qui exclut un contact en glosses larges et profondes Condition NON remplie pour Château-sur-Allier, Paray-le-Frésil et Chezy
4. Saisonnièrement, les hz E sont au moins en partie le siège d'engorgements par des nappes perchées à écoulement essentiellement latéral. Oxydo-réduction : taches et /ou concrétion (OK pour les 3)

Donc pas de PLANOSOL

### 11.7.5.5 Aspect bariolé de l'horizon de profondeur

hydromorphie ? cryodessication ?

Hz BTg ou Cg ?

Bornand et al., (1968) : « Le bariolage lithologique de l'horizon Cg résulte probablement d'un transport, d'un épandage, et d'une sédimentation des matériaux argileux mio-pliocènes en milieu aqueux. »

Rien sur action gel ? glaciations ? Cryodessiccation ?

Processus de cryodessiccation : le loess descend dans les fentes (glosses) du sol. Fragipan. Sur plans horizontaux : polyèdres formés par glosses blanches ou claires.

Fragipan : Horizon de profondeur de texture moyenne à densité apparente élevée par rapport aux horizons qui l'entourent. Il est dur et compact lorsqu'il est sec et à l'état humide, les unités structurales éclatent brusquement lorsqu'on les presse entre les doigts. La teneur en matière organique est faible de même que la perméabilité (le drainage est donc imparfait). Il présente des fractures blanchies, de texture plus grossière et de forme polygonale. On observe des revêtements argileux et des taches discontinues sur les faces et à l'intérieur des polyèdres. On le trouve généralement sous un horizon B. Il peut avoir 15 à 200 cm d'épaisseur. Celle-ci a tendance à augmenter lorsque les conditions de drainage deviennent moins favorables. Il présente une transition abrupte avec l'horizon sous-jacent et graduelle diffuse avec l'horizon sous-jacent (Soil Taxonomy).

En Europe occidentale, sa genèse semble être liée aux glaciations quaternaires et spécialement à la glaciation du Würm. Cet horizon aurait été compacté entre le sous-sol continuellement gelé et la partie superficielle gelée pendant la période froide (Lozet).

L'horizon E peut déjà présenter les caractéristiques de l'horizon fragipan. Dans ce cas, il ne correspond plus parfaitement à la définition de la Soil Taxonomy (Langohr).

Source : Dictionnaire de science du sol (Lozet et Mathieu, 1986).

#### 11.7.5.6 Méthodes analytiques du fer

Les analyses en fer total et en fer libre ont été réalisées avec des méthodes analytiques différentes de celles utilisées par l'INRA Arras dans le cadre de la thèse. Les résultats ne sont donc pas comparables.

	Fer total	Fer libre
Les sols du Val d'Allier (1968)	Demolon	Deb modifiée

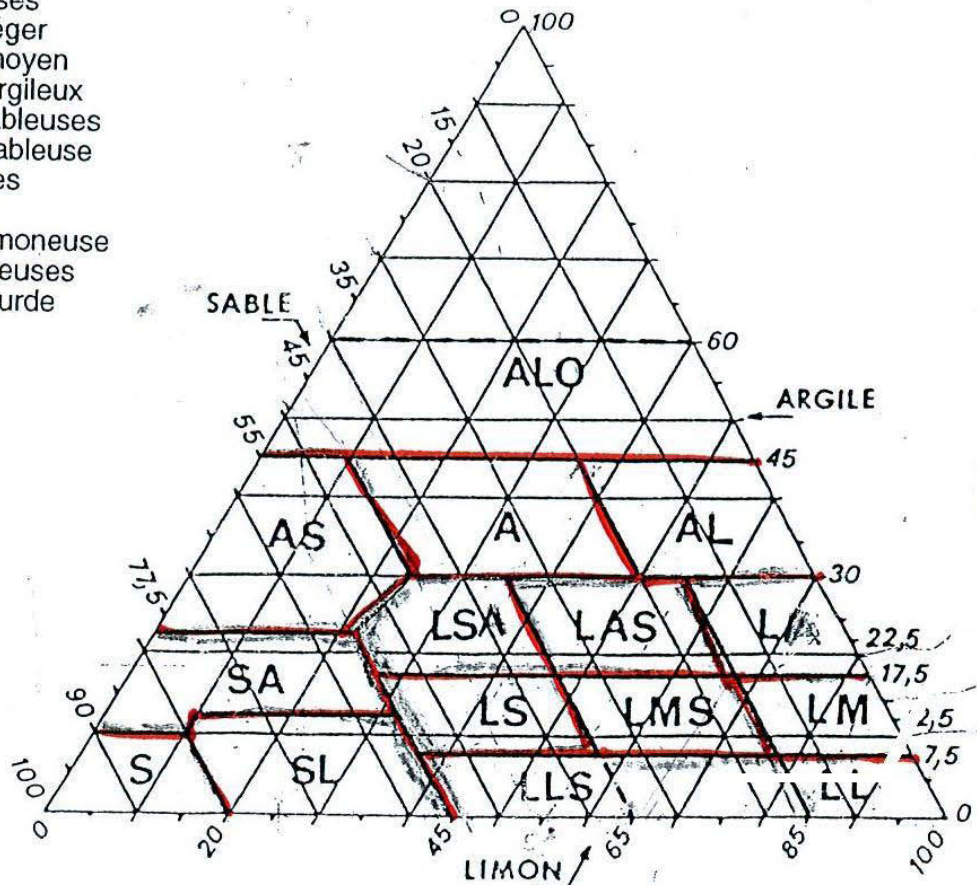
Thèse de Fanette Chevallier sur la vulnérabilité des chênes aux contraintes hydriques (2011)	Mise en solution par l'acide fluorhydrique (selon NF en ISO 11 885)	Non analysé
--	---	-------------

*11.7.5.7 Caractéristiques hydrodynamiques*

A voir en parallèle du travail réalisé dans le cadre de la thèse.

ANNEXE : Triangle des textures de l'Aisne

- Textures sableuses
  - S sable
  - SL sable limoneux
  - SA sable argileux
- Textures limono-sableuses
  - LLS limon léger sableux
  - LS limon sableux
  - LMS limon moyen sableux
  - LSA limon sablo-argileux
  - LAS limon argilo-sableux
- Textures limoneuses
  - LL limon léger
  - LM limon moyen
  - LA limon argileux
- Textures argilo-sableuses
  - AS argile sableuse
- Textures argileuses
  - A argile
  - AL argile limoneuse
- Textures très argileuses
  - ALO argile lourde



## BIBLIOGRAPHIE

BAIZE D., GIRARD M.-C., AFES (2009) – Référentiel pédologique 2008. Éditions Quae, Collection « Savoir Faire », Paris, 406 p.

BONFILS, P., BORNAND, M., CALLOT, G., FAVROT, J.C., SERVAT, E., 1974. Carte pédologique de la France au 1/100 000ème. Notice de la feuille de Moulins. INRA. 160 p.

BORNAND, M ; CALLOT, G ; FAVROT, JC, 1966. Tome I – Les sols. INRA MONTPELLIER, 441 p.

BORNAND, M ; CALLOT, G ; FAVROT, JC, 1966. Tome 2 - la mise en valeur. INRA MONTPELLIER, 77 p.

BORNAND, M ; CALLOT, G ; FAVROT, JC, 1966. Tome 3 – Annexe. INRA MONTPELLIER, 283 p.

BORNAND, M ; CALLOT, G ; FAVROT, JC., SERVAT, E., 1968. Les sols du Val d'Allier. INRA MONTPELLIER. 199 p.

CLOZIER, L., TURLAND, M., BELKESSA, R., (1982). Notice explicative, Carte géol. France (1/50 000), feuille DORNES (575) - Orléans : Bureau de recherches géologiques et minières, 53 p.

FAVROT, JC ; GUYON, A., 1973. Etude pédologique de la Combraille et du bocage Bourbonnais. INRA MONTPELLIER. 130 p.

FAVROT, JC ; GUYON, A., 1973. Etude pédologique de la Combraille et du bocage Bourbonnais : annexes analytiques. INRA MONTPELLIER. n.p.

GIOT, D., GENTILHOMME, P., BOUILLER, R., CLOZIER, L., (1976). Notice explicative, Carte géol. France (1/50 000), feuille MOULINS (598) - Orléans : Bureau de recherches géologiques et minières, 32 p.

FLEURY, R., LABLANCHE, G., LEFAVRAISRAYMOND, A., GROS, Y., MATHIS, V., BELKESSA, R., (1989). Notice explicative, Carte géol. France (1/50 000), feuille LURCY-LÉVIS (574) - Orléans : Bureau de recherches géologiques et minières, 39 p.

LOZET, J., et MATHIEU, C., 1986. Dictionnaire de Science du Sol. Tec&Doc. 269 p.