Croissance, fructification et régénération naturelle des peuplements artificiels de Pin pignon (Pinus pinea L.) au nord de la Tunisie

Boutheina Adili

▶ **To cite this version:**

Boutheina Adili. Croissance, fructification et régénération naturelle des peuplements artificiels de Pin pignon (Pinus pinea L.) au nord de la Tunisie. Sciences agricoles. Université Blaise Pascal - Clermont-Ferrand II, 2012. Français. NNT : 2012CLF22320 . tel-00856265

HAL Id: tel-00856265

https://theses.hal.science/tel-00856265

Submitted on 30 Aug 2013

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.

UNIVERSITE BLAISE PASCAL
N° D.U. 2320
UNIVERSITE D'AUVERGNE
ANNÉE 2012

UNIVERSITE CARTHAGE
FACULTÉ DES SCIENCES DE BIZERTE
ANNÉE 2012

ÉCOLE DOCTORALE SCIENCES DE LA VIE,

SANTÉ, AGRONOMIE, ENVIRONNEMENT

N° d'ordre : 596

Thèse

Présentée à l'Université Blaise Pascal pour l'obtention du grade de

DOCTEUR D'UNIVERSITÉ

(Spécialité : Physiologie et Génétique moléculaires/Sciences Biologiques)

Présentée et soutenue par

ADILI Boutheina

le 14 Décembre 2012

Croissance, fructification et régénération naturelle des peuplements artificiels de Pin pignon (*Pinus pinea* L.) au Nord de la Tunisie

---

Président :
M. Jean-Louis JULIEN. Professeur à l'Université Blaise Pascal. Clermont-Ferrand. France.
Membres :
M. Philippe BALANDIER. Directeur de Recherches à IRSTEA. Nogent-sur-Vernisson. France. (Directeur de thèse).
M. Mohamed Hédi EL AOUNI. Professeur émérite de la Faculté des Sciences de Bizerte. Tunisie. (Directeur de thèse).
M. Abdelhamid KHALDI. Maître de Recherches. Institut National de Recherches en Génie Rural, Eaux et Forêts. Tunisie. (Examinateur).
Rapporteurs :
M.Houcine SEBEI**.** Professeur à l'Ecole Supérieure d'Agriculture de Mograne. Tunisie
M. Bernard PRÉVOSTO. Ingénieur Habilité à diriger des Recherches à IRSTEA. Aix-en-Provence.France

UNIVERSITE BLAISE PASCAL
N° D.U. 2320
UNIVERSITE D'AUVERGNE
ANNÉE 2012

UNIVERSITE CARTHAGE
FACULTÉ DES SCIENCES DE BIZERTE
ANNÉE 2012

ÉCOLE DOCTORALE SCIENCES DE LA VIE,

SANTÉ, AGRONOMIE, ENVIRONNEMENT

N° d'ordre : 596

Thèse

Présentée à l'Université Blaise Pascal pour l'obtention du grade de

DOCTEUR D'UNIVERSITÉ

(Spécialité : Physiologie et Génétique moléculaires/Sciences Biologiques)

Présentée et soutenue par

ADILI Boutheina

le 14 Décembre 2012

Croissance, fructification et régénération naturelle des peuplements artificiels de Pin pignon (*Pinus pinea* L.) au Nord de la Tunisie

---

Président :
M. Jean-Louis JULIEN. Professeur à l'Université Blaise Pascal. Clermont-Ferrand. France.
Membres :
M. Philippe BALANDIER. Directeur de Recherches à IRSTEA. Nogent-sur-Vernisson. France. (Directeur de thèse).
M. Mohamed Hédi EL AOUNI. Professeur émérite de la Faculté des Sciences de Bizerte. Tunisie. (Directeur de thèse).
M. Abdelhamid KHALDI. Maître de Recherches. Institut National de Recherches en Génie Rural, Eaux et Forêts. Tunisie. (Examinateur).
Rapporteurs :
M.Houcine SEBEI. Professeur à l'Ecole Supérieure d'Agriculture de Mograne. Tunisie
M. Bernard PRÉVOSTO. Ingénieur Habilité à diriger des Recherches à IRSTEA. Aix-en-Provence.France

INRGREF

INRA Centre de Recherches de Clermont-Ferrand-Theix — Université Blaise Pascal — U.M.R. PIAF

كلية العلوم بنزرت
Faculté des Sciences de Bizerte

Dédicace

Je dédie ce travail

À l'âme des mes très chers, ***grand mère et oncle Ali***

A mon frère ***Hanouna***

À ***ma chère mère*** qui sans ses sacrifices, son amour et son encouragement je n'aurai jamais pu avancer

Remerciements

Ce travail a été réalisé dans le cadre d'une thèse en cotutelle entre la faculté des Sciences de Bizerte de l'Université Carthage de Tunis et l'Université Blaise Pascal de Clermont Ferrand.

Je tiens à exprimer ma profonde gratitude et ma sincère reconnaissance aux deux personnes qui m'ont encadré durant ces années de thèse. Monsieur **Mohamed Hédi El Aouni**, Professeur émérite de la Faculté des Sciences de Bizerte, qui m'a donné l'opportunité d'effectuer ce travail, de ses conseils scientifiques tout au long de ma thèse, pour sa gentillesse et sa modestie.
Monsieur **Philippe Balandier**, Directeur de Recherches à l'IRSTEA, pour la gentillesse et la patience qu'il a manifestées à mon égard durant cette thèse, pour ses conseils précieux, son aide inestimable et son optimisme, notamment en me remotivant lorsque j'en éprouvais le besoin et sans qui cette thèse n'aurait jamais pu être menée à bien. Un grand remerciement pour toutes les facilités et le temps que tu m'as accordé.

Je tiens particulièrement à exprimer mes plus vifs remerciements à toute l'équipe de l'INRA de Clermont (UMR PIAF) avec qui j'ai eu le plaisir de travailler durant mes stages de thèse, à **Thierry Ameglio** et **Jean Louis Julien** ; à **André Marquier**, pour sa bonne humeur, pour sa disponibilité pour m'expliquer et m'orienter dans certaines manips.
Je tiens à remercier également toute l'équipe Ami, en particulier, **Nicolas Donès**, **Marc Saudreau** et **Boris Adam** pour leur soutien technique et moral et je n'oublie surtout pas **Norbert Frizot** qui a toujours des solutions magiques du côté informatique.

Un grand remerciement à ma chère **Dominique Tiziani**, la secrétaire du PIAF, et là un simple remerciement sera toujours insuffisant contre l'aide, les conseils, le temps et l'amour qui m'ont servi d'énergie durant mon travail de thèse et aussi à **Sylvie Vayssie**.

J'adresse également mes grands remerciements aux membres de l'Institut National de Recherches en Génie Rural, Eaux et Forêts qui ont facilité mes déplacements et mes manips sur le terrain. Je tiens ici à remercier particulièrement **Hatem Trabelsi**, le technicien qui m'a accompagné durant ces années de thèse aux déplacements dans la forêt, pour sa patience, son aide, ses qualités humaines et enfin pour le partage de ses connaissances pour bien mener les manips. A **Ridha Krefi** pour ses conseils, à **Kaouther Ben Yahya** pour ses encouragements et pour m'avoir hébergée dans son bureau et me faciliter la vie.

A Monsieur ***Ezzedine*** dans la direction du service des graines et enfin aux responsables des services forestiers dans les régions de **Bechateur**, **Saouania** et **Ouchtata** qui m'ont accordé du temps et qui m'ont facilité l'accès aux placettes d'étude.

Je remercie également toutes les personnes qui ont amélioré mon travail par des discussions, et des conseils enrichissants, ou par l'offre de documentation, **Gwenaël Philippe, Bernard Prévosto, Mutke Sven, Lluis Coll et Alain Roques.**

Merci également à tous mes amis, qui ont toujours été la pour m'écouter, me supporter et me conseiller, **Noémie Gaudio, Rémi Wortemann**, **Raja Labadi**, **Mehouta**, **Meriem Ben Ali**, **Zaineb**, **Latifa Ben Yadem**, **Hanen Dallali et Mounira.**

Enfin mes plus sincères remerciements iront à tous ceux que je n'ai pas cités et qui ont contribué de près ou de loin à la réalisation de ce travail.

Résumé

La régénération naturelle du Pin pignon (*Pinus pinea* L.) est difficile à atteindre. Ce processus est soumis à de multiples contraintes abiotiques et biotiques et leurs interactions qui demeurent partiellement connues. Une meilleure connaissance de ces facteurs est nécessaire pour la mise au point de recommandations sylvicoles en vue de favoriser la régénération. Compte tenu de la littérature disponible, nous avons supposé que l'établissement des semis de Pin pignon est contrôlé principalement, par ordre d'importance, par : (i) la disponibilité de la lumière, (ii) la biomasse des aiguilles de la litière et enfin (iii) la concurrence avec la végétation du sous-bois. En outre, l'étude a été complétée par une caractérisation de la structure du peuplement en termes de croissance et de fructification.

L'établissement des semis de *Pinus pinea* a été étudié *in situ* et sous des conditions contrôlées pour trois forêts au nord de la Tunisie (Mekna III, Ouchtata II et Bechateur). Les semis vivants ont été comptés sur 90 placettes de 500m² chacune distribuées sur les trois forêts, et mis en relation avec la lumière disponible, la biomasse de la végétation du sous-bois et la biomasse des aiguilles de litière. Une expérience complémentaire a été menée dans des pots en conditions contrôlées sous serre avec des graines des trois forêts. Trois régimes de lumière incidente ont été appliqués (3%,16% et 58%) combinés avec trois modalités de lit de germination : sol nu, sol couvert d'aiguilles de litière et sol arrosé d'extrait d'aiguilles.

L'étude a montré que la limitation de la germination n'était pas directement due à la lumière, mais plutôt à la température et à l'humidité liées à leur tour à la disponibilité de la lumière. L'émergence des semis a été significativement entravée par les couches de litière imposant une barrière mécanique, tandis qu'aucun effet chimiotoxique n'a été détecté. La végétation du sous-bois ne semble pas avoir joué un rôle important dans les premiers stades d'établissement des semis de *Pinus pinea* sous ces conditions climatiques méditerranéennes. Les besoins en lumière des jeunes plantules augmentent au fur et à mesure de leur développement et par conséquent le type d'interaction avec la végétation du sous-bois passe de la neutralité à la compétition.
Nos résultats peuvent servir comme base initiale pour affiner la sylviculture afin d'améliorer l'établissement des pins. Le plan de gestion doit inclure une scarification afin de réduire l'épaisseur des couches de litière et des éclaircies intensives pour augmenter la disponibilité de la lumière.

Mots clefs : Pin pignon, caractéristiques dendrométriques, régénération naturelle, compétition, lumière, végétation du sous-bois, litière.

Summary

Natural regeneration of *Pinus pinea* stands in Tunisia is difficult to achieve. This process is threatened by multiple abiotic and biotic stresses and their interactions which are still not well known, whereas, the knowledge of these factors is essential for sylvicultural recommendations. Given the available literature, we hypothesized that stone pine seedling establishment is mainly controlled in order of importance by (i) light availability, (ii) amount of needle litter, and (iii) competition with understory vegetation. Furthermore, the study was completed by a characterization of stand structure in terms of growth and fructification.

The seedling establishment behaviour of *Pinus pinea* was studied under field and controlled conditions for three forests of north Tunisia (Mekna III, Ouchtata II and Bechateur). Live seedling were counted in 90 plots (500m² each) distributed in these forests, and related to light availability, biomass of understory vegetation, and biomass of needle litter collected in eight square subplots (0.5m × 0.5m). An additional experiment was conducted under controlled conditions in pots in greenhouse with seeds of the three forests. Three light regimes were applied (3%, 16%, and 58%) of incident light, combined with three seedbed modalities: bare soil, soil covered with needle litter and soil watered with needle extract.

The study showed that germination limitation was not directly related to light, but rather to temperature and humidity linked to the light regime. Seedling emergence was significantly suppressed by litter layer which imposed a mechanical barrier, whereas no chemotoxic effect was detected. The understory vegetation did not appear to play a significant role in *Pinus pinea* early seedling establishment in these Mediterranean climate conditions. During the subsequent development of seedlings, their light requirement increased and their interactions with understory woody vegetation moved from neutral relationship towards a competitive relationship. We use our results to propose an initial silvicultural approach to favour pine establishment. A management plan should first include scarification to reduce litter thickness and then heavy thinning to significantly increase light availability.

Key words: Stone pine, dendrometric characteristics, natural regeneration, competition, light, understory vegetation, litter.

Liste des principales abréviations

Mekna III : Mekna 3ème série

Ouchtata II : Ouchtata 2ème série

Termes techniques

A: Age du peuplement

DBH: Diameter at breast height (Diamètre du tronc à 1, 30 m)

$\overline{D}$ **:** DBH moyen

D_b: Diameter à la base

H_t : Hauteur totale

G : Surface terrière

D_h : Diamètre du houppier

N : densité des arbres

SPH : Surface de Projection du Houppier

R (%) : Taux de Recouvrement de l'espèce considérée

T(%) : Lumière Transmise

N_t: Nombre total de cône

CEC : Capacité d'Echange Cationique (1cmol/kg de CEC correspond à 1meq/100g).

C organique: Carbone organique

N total: Azote total

Mg : Magnésium

Ca : Calcium

Terme climatique

Q_2 : Indice Climatique $Q_2 = \frac{2000 \times P_i}{M^2 - m^2}$

P_i : pluviométrie moyenne annuelle (mm)

M : moyenne des maxima du mois le plus chaud (K°)

m : moyenne des minima du mois le plus froid (K°)

1 K° = T° + 273

Liste des figures

Figure 1: Dynamique d'un écosystème forestier..... **4**

Figure2: Distribution du rayonnement solaire selon un gradient vertical conditionnée par la canopée arborée.... **5**

Figure3: Diagramme illustrant l'influence de certains facteurs biotiques et abiotiques sur quelques phases du processus de régénération **8**

Figure 4: Représentation de la niche fondamentale et de la niche réalisée (Performance) sous l'influence de la compétition (Diminution de la performance) ou de la facilitation (Augmentation de la performance) le long d'un gradient de sévérité environnementale (stress) **19**

Figure 5: Représentation classique des interactions biotiques entre deux espèces 20

Figure 6: Restriction de la niche fondamentale sous l'effet de la compétition **21**

Figure 7: Illustration du modèle de Grime (1973)le long d'un axe de stress et de perturbation. **23**

Figure 8: Représentation du modèle R* Tilman (1985)..... **24**

Figure 9: Accroissement de la niche fondamentale sous l'effet de la facilitation **31**

Fgure10: Répartition du Pn pignon dans le monde……42

Figue11: Représentation chronologique du cycle de reproduction du *Pinus pinea*……..…..50

Figure 12: Germination de la graine de Pin ……..52

Figure13: Aire de répartition des peuplements de Pin pignon en Tunisie…….61

Figure14: Carte montrant les trois sites d'échantillonnage dans des peuplements de Pin pignon au nord de la Tunisie 62

Figure 15: Diagramme ombrothermique de la forêt de Mekna III (Tabarka) **65**

Figure 16: Diagramme ombrothermique de la forêt d'Ouchtata II (Nefza) **69**

Figure 17: Carte de localisation des séries, Mekna III et Ouchtata II 72

Figure 18: Diagramme ombrothermique de la station de Bechateur (Bizerte)..... **75**

Figure 19: Carte parcellaire de la forêt de Bechateur……77

Figure20: Représentation de l'installation des placettes échantillons au niveau des parcelles existantes dans des peuplements de Pin pignon, exemple de la forêt de Bechateur..... **81**

Figure 21: Schéma de l'installation des points de mesure de la lumière dans les placettes-échantillons..... **86**

Figure 22: Dispositif d'installation des microplacettes carrées) pour récolter des herbacées et de la litière séparément 90

Figure 23: Histogramme des diamètres du tronc à 1.30m (DBH) des pins pignons dans les placettes-échantillons des forêts de Mekna (III), Ouchtata (II) et Bechateur sur les dunes littorales au nord de la Tunisie. **100**

Figure 24: Relation entre le diamètre du tronc à 1,30m et l'âge des arbres-échantillons de Pin pignon des forêts de Mekna (III), Ouchtata (II) et Bechateur sur les dunes littorales du nord de la Tunisie 102

Figure 25: Relation entre le diamètre à la base et l'âge des arbres-échantillons de Pin pignon des forêts de Mekna (III), Ouchtata (II) et Bechateur sur les dunes littorales du nord de la Tunisie 102

Figure 26: Relation entre la hauteur totale et l'âge des arbres-échantillons de Pin pignon des forêts de Mekna (III), Ouchtata (II) et Bechateur sur les dunes littorales du nord de la Tunisie 104

Figure 27: Relation entre la hauteur totale et le DBH des arbres-échantillons de Pin pignon des forêts de Mekna (III), Ouchtata (II) et Bechateur sur les dunes littorales du nord de la Tunisie 104

Figure 28 : Relation entre la projection mesurée du houppier et le DBH des arbres-échantillons des forêts de Mekna (III), Ouchtata (II) et Bechateur sur les dunes littorales du nord de la Tunisie 106

Figure 29: Relation entre la projection moyenne mesurée du houppier et la densité des arbres par hectare des forêts de Mekna (III), Ouchtata (II) et Bechateur sur les dunes littorales du nord de la Tunisie 107

Figure 30: Relation entre la densité du peuplement et le nombre total des cônes (1 et 2 ans) par arbre échantillon des pins pignon de la forêt de Mekna (III), nord de la Tunisie. 115

Liste des tableaux

Tableau 1: Moyennes pluviométriques mensuelles et annuelles 64
Tableau 2: Moyennes mensuelles et annuelles des températures 64
Tableau 3: Caractéristiques édaphiques de la 3ème série de Mekna III 66
Tableau 4: Moyennes pluviométriques mensuelles et annuelles 68
Tableau 5: Moyennes mensuelles et annuelles des températures 69
Tableau 6: Caractéristiques édaphiques de la 2ème série de la forêt d'Ouchtata II 71
Tableau 7: Moyennes pluviométriques mensuelles et annuelles 73
Tableau 8: Moyennes mensuelles et annuelles de températures 74
Tableau 9: Caractéristiques édaphiques de la forêt de Bechateur 76
Tableau 10: Caractéristiques dendrométriques des forêts de Mekna III, Ouchtata II et Bechateur sur dunes littorales au nord de la Tunisie 101
Tableau 11: Croissance annuelle radiale et en hauteur à trois âges différents des trois peuplements de Pin pignon à Mekna (III), Ouchtata II et Bechateur 105
Tableau 12: Caractéristiques et production en cônes des arbres-échantillons du peuplement de Pin pignon dans la forêt de Mekna (III). 116
Tableau 13: Rendement à l'hectare en cônes et en graines de pin pignon par classe de densité 116

Liste des photos

photo 1: Peuplement de Pin pignon 43
photo 2: Aiguilles de Pin pignon 44
photo 3: Bourgeons de Pin pignon 44
photo 4: Cônes verts et mûrs de Pin pignon 45
photo 5: Graines de Pin pignon 46
photo 6: Pignon 46
photo 7: Pissodes validirostris Gyll 54
photo 8: Pissodes notatus Fab 55
photo 9: Dioryctria mendacella Stgr 55
photo 10: Lymantria dispar 56
photo 11: Peuplements de Pin pignon de la forêt de Mekna III 63
photo 12: Peuplements de Pin pignon de la forêt d'Ouchtata II 68
photo 13: Peuplements de Pin pignon de la forêt de Bechateur 73
photo 14: Mesure de la hauteur des arbres 82
photo 15: Mesure du diamètre de houppier 82
photo 16: Mesure du diamètre du tronc à 1.30m 83
photo 17: Appareil photo Nikon F70 pour prise des photographies hémisphériques 86
photo 18: Exemple de photographie hémisphérique originale et après seuillage grâce au logiciel PiafPhotem . 87
photo 19: Photographie seuillée découpée en 16 écailles 88
photo 20: Répartition de la strate arbustive en arbres ou en touffes (Mekna III) 89
photo 21: Régénération naturelle de Pin pignon 91
photo 22: Collecte manuelle des cônes de Pin pignon et extraction des graines (Mekna III) 93
photo 23: Cônes de Pin pignon attaqués 93
photo 24: Installation des modalités expérimentales sous-serre avec les différentes répétitions 95
photo 25: Préparation du jus de litière pour arrosage des graines 95

photo 26: Réponses de la germination des graines de P. pinea aux différents régimes de lumière, ainsi qu'aux modalités de litière 96

Liste des graphiques

graphique 1: Répartition des superficies occupées par le Pin pignon dans les trois gouvernorats de Jendouba, Béja, Bizerte et Nabeul (Source : CNT-DGF-DGRSAT. 2005) 59

SOMMAIRE

SOMMAIRE

Introduction et contexte de l'étude **1**

CHAPITRE I : Synthèse bibliographique .... **……4**

I.1 Ecosystème forestier et régénération naturelle ... ……**4**

I.1.1 Généralités ....**……4**

I.1.2 Régénération naturelle : un stade-clé **6**

I.1.2.1 Production des graines.....9

I.1.2.2 Germination et établissement des semis 12

I.2 Interactions biotiques au sein des communautés végétales..... **18**

I.2.1 Concept de compétition..... **20**

I.2.2 Le concept d'allélopathie **28**

I.2.3 Le concept de facilitation **30**

I.2.4. Balance compétition-facilitation..... **34**

I.2.5. Conclusion..... **36**

I.3 Présentation de l'espèce **37**

I.3.1 Taxonomie..... **37**

I.3.2 Hypothèses sur la phylogénie et l'origine de l'espèce :..... **38**

I.3.3 Aspects génétiques **38**

I.3.4 Aire de répartition..... **39**

I.3.5 Caractères botaniques..... **43**

I.3.6 Ecologie du Pin pignon..... **46**

I.3.6.1 Cadre phytoclimatique 46

I.3.6.2 Tempérament : 47

I.3.6.3 Les précipitations : 47

I.3.6.4 Les températures 47

I.3.6.5 Les roches et les sols 48

I.3.6.6 Utilisations 48

I.3.7 Biologie du Pin pignon **50**

I.3.7.1 Reproduction 50

I.3.7.2 Germination..... 51

I.3.7.3 Croissance 52

I.3.8 Agents pathogènes du Pin pignon **53**

I.3.8.1 Les insectes 53

I.3.8.1.1 *Thaumetopoea pityocampa* Schiff. (Lépidoptère Notodontidae) :..... 53

I.3.8.1.2 *Taumetopea wilkinsoni* Tams (Lépidoptère Notodontidae) :..... 54

I.3.8.1.3 *Pissodes validirostris* Gyll (Coléoptère Curculionidae)……54

I.3.8.1.4 *Pissodes notatus* Fab (Coléoptère Curculionidae)..... 54

I.3.8.1.5 *Dioryctria* ssp. (Lépidoptère) 55

I.3.8.1.6 *Ernobius anatolicus* (coléoptère)..... 56

I.3.8.1.7 *Lymantria* dispar :..... 56

I.3.8.1.8 *scolytinae*..... 56

I.3.8.2 Les champignons :..... 56

I.3.8.2.1 *Melampsora pinitorqua* Rostr. 56

I.3.8.2.2 *Armillaria mellea* (Vahl. Escfr.) P. Karst (Pourridié, Agaric)..... 57

I.3.8.2.3 *Sphaeropsis sapinea* (fr.) Diko et Sutto (syn. *Diplodia pinea* Desm. Kickx.….....57

I.3.8.2.4 *Cronartium flaccidum* (Alb. et Schw.) Wint 57
I.3.9 Pin pignon et incendies……57
I.4 Objectifs et hypothèses de la thèse 58
CHAPITRE II: Matériels et Méthodes 59
II.1 Répartition du Pin pignon en Tunisie 59
II.2. Sites d'étude 62
II.2.1. La forêt de Mekna (série 3) 63
II.2.1.1 Situation géographique 63
II.2.1.2 Climat et sol 63
II.2.1.3 Végétation 67
II.2.2 La forêt d'Ouchtata (série 2) 67
II.2.2.1 Situation géographique 67
II.2.2.2 Climat et sol 68
II.2.2.3 Végétation 71
II.2.3 La forêt de Bechateur 73
II.2.3.1 Situation géographique 73
II.2.3.2 Climat et sol 73
II.2.3.3 Végétation 76
II.2.4. Aspects phytoécologiques……..78
II.2.5 Gestion et objectifs de production 78
II.3. Echantillonnage et installation des placettes 80
II.3.1 Choix des descripteurs 81
II.3.1.1. Descripteurs dendrométriques 81
II.3.1.2 Descripteurs écologiques 85
a) La lumière 85
b) Biomasse du sous-bois 88
c) Régénération naturelle 91
d) Fructification 91
II.4. Germination sous-serre 94
II.5. Analyses statistiques…… 97
CHAPITRE III : Résultats 99
III.A : Caractéristiques dendrométriques des placettes-échantillons de Pin pignon..... 100
4.1 Distribution des diamètres des arbres 100
4.2. Relations entre les différents paramètres dendrométriques 101
III.B : Influence des attributs des peuplements et de la sylviculture sur les productions en cônes et graines dans une forêt de P. pinea au nord de la Tunisie..... 108
III.C : Des exigences en lumière revisitées : *Pinus pinea*, une espèce intolérante à l'ombre, y germe mieux (Article 2) 117
III.D : Démêler l'influence de la lumière, de la litière et de la végétation du sous-bois sur la régénération naturelle de Pinus pinea (Article 3) 138
CHAPITRE IV : Discussions et perspectives 162
IV.1 Structure des peuplements de Pin pignon dans les trois forêts (Mekna III, Ouchtata II et Bechateur) 162
IV.2 Production fructifère des peuplements de Pin pignon à Mekna III 165
IV.3 Interactions entre la canopée arborée, le sous-bois et les semis de pin pignon 169

IV.3-1 Influence de la disponibilité en lumière sur l'émergence et l'établissement des semis de pin pignon.....169

IV.3-2 Evolution de la biomasse du sous-bois (arbustes, graminées, herbacées et litière) en fonction de la disponibilité de la lumière 171

IV.3-3 Influence de la végétation du sous-bois et de la litière sur la régénération naturelle du Pin pignon (établissement) 172

IV.4 Propositions de gestion sylvicole..... 175

IV.5- Analyse critique..... 175

REFERENCES..... 177

Introduction et contexte de l’étude

Introduction et contexte de l'étude

Le pin pignon (*Pinus pinea* L.) est l'une des essences caractéristiques de la flore méditerranéenne. Sa superficie totale dans le monde est estimée à 600 000 ha dont plus de 400 000 ha sont situés en Espagne. Il se trouve à l'état pur ou mélangé avec du pin maritime (*Pinus pinaster* Ait) ou certaines espèces d'arbustes telles que genévrier (*Juniperus*), et chêne (Quercus) (Barbeito, 2009).
Cette espèce est utilisée depuis l'antiquité en raison de son importance économique, principalement production de bois et de pignes (Moussouris et Rigato, 1999; Calama et al. 2003) largement appréciées dans les pâtisseries (Calama et Montero 2007) dont plus de 60% de la production mondiale (bois-pignes) sont assurée par l'Espagne (Barbeito, 2009).

En Tunisie, le pin pignon a été introduit pour la première fois en 1907, pour la stabilisation des dunes littorales de Bizerte (au nord), par la suite en 1930 en vue de la fixation des dunes le long des côtes nord-est du Cap-Bon (Hasnaoui, 2000). En effet, le pouvoir d'adaptation et d'acclimatation qu'a montré cette espèce a incité les forestiers à l'utiliser sur les dunes littorales ainsi que les subéraies dégradées du nord-ouest pour améliorer le couvert végétal. Actuellement, cette essence forestière occupe une superficie dépassant les 21 000 ha (El Khorchani, 2010) et est parmi les espèces les plus utilisées dans le programme de reboisement après le pin d'Alep (Sghaier, 2006) jouant un rôle indéniable sur le plan socio-économique et écologique.

La régénération naturelle de cette espèce, comme certaines autres espèces méditerranéennes, est confrontée à de sérieux problèmes et par conséquent, elle est difficile à atteindre (Calama et Montero, 2007). La première étape à réaliser, en vue de l'adoption d'une stratégie sylvicole adéquate pour la conservation et le renouvellement de cette espèce, est la compréhension et la quantification des facteurs contrôlant ce processus.
Calama et al. (2011) ont souligné que la clé de base pour le contrôle du recrutement naturel des populations méditerranéennes est l'étude de la dynamique spatiale et temporelle des phases de floraison, fructification, émergence et établissement des jeunes semis. En effet, l'installation et l'établissement des semis ne sont possibles que si les conditions sont favorables pour l'ensemble du **cycle de production des graines** (floraison, pollinisation, fécondation, développement et maturation des cônes) et le **cycle d'ensemencement** (dissémination et germination des graines, installation et survie des semis).

Dans le but de contribuer à cette problématique (difficile), plusieurs études ont tenté de déterminer les principaux facteurs impliqués dans la régénération naturelle et qui agissent depuis la floraison jusqu'à l'installation, le maintien et le développement des semis. Parmi les facteurs identifiés, nous pouvons citer: (1) les facteurs climatiques (sécheresse estivale, stress hydrique…) (Gonçalves et Pommerening 2011) (2) la structure du peuplement (âge, densité, pratiques sylvicoles…) (3) les accidents génétiques au cours des processus déterminant la fructification (Sirois, 2000; Calam et al. 2008) et l'irrégularité de la production des semences d'une année à l'autre ; (4) le surpâturage (Gómez et al. 2003; Pausas et al. 2004), l'intensité des récoltes de cônes effectuées chaque année et la prédation (Masetti et Mencuccini 1991) et (5) l'influence des espèces du sous-bois (facilitation-compétition) (Massetti et Mencuccini, 1991).

Toutefois, le Pin pignon en Tunisie reste peu ou pas étudié sur le plan de la régénération naturelle et des facteurs qui la déterminent. De ce fait, l'itinéraire sylvicole réservé à cette essence n'a pas été modifié depuis les premières plantations et se trouve orienté seulement vers une production ligneuse, sans qu'il y ait une adaptation au contexte changeant du marché mondial des produits forestiers (Khaldi, 2009), contexte qui met en évidence la valeur économique des pignes dépassant la production du bois (Mutke et al. 2005).

Ce travail de thèse, concernant trois peuplements artificiels de Pin pignon sur les dunes littorales au nord de la Tunisie (Mekna III, Ouchtata II et Bechateur), s'inscrit dans le cadre de la recherche d'une sylviculture appropriée, favorable à l'installation et au renouvellement de cette essence dans l'avenir. Nous y avons contribué par l'identification et la quantification de certains facteurs : dendrométriques (âge, diamètre à hauteur de poitrine, diamètre de houppier, densité du peuplement…), abiotiques (lumière, température, humidité) et biotiques (compétition, facilitation, allélopathie) sur la régénération naturelle.

Nous présentons, dans un premier chapitre, une synthèse bibliographique où nous avons cadré le sujet, en rappelant des notions générales liées à la dynamique de la régénération naturelle (fructification, germination et établissement des semis), en relation avec certains facteurs abiotiques (lumière, température, humidité) et abiotiques à travers différents types d'interactions (compétition, facilitation, allélopathie).

L'accent est mis par la suite sur la présentation de l'espèce, ses caractéristiques biologiques et écologiques dans son milieu forestier.

Le second chapitre donne un aperçu sur les spécificités écologiques de la région où se sont déroulées nos investigations, ainsi que les méthodologies adoptées dans notre échantillonnage. Le troisième chapitre du mémoire est consacré aux principaux résultats, divisé en quatre sous-chapitres, le premier décrivant les caractéristiques dendrométriques des trois forêts représentés par des relations entre les différents paramètres mesurés alors que les trois autres sont illustrées par des articles dont les deux premiers sont acceptés dans les deux revues « CIHEAM Méditerranéennes » et « Forestry ».

Finalement la discussion est structurée également en quatre sous-chapitres. Dans le premier, nous avons cherché à comprendre la dynamique des peuplements de Pin pignon à travers l'étude de leur structure. Le second vise à l'étude de la production fructifère en relation avec certaines caractéristiques du peuplement, alors que le troisième s'intéresse aux réponses de l'espèce à son environnement, en partant de son caractère héliophile, et aux interactions biotiques. La quatrième et la dernière sous-partie est réservée à la mise au point de certaines propositions de gestion sylvicole.

CHAPITRE I : Synthèse bibliographique

CHAPITRE I : Synthèse bibliographique

I.1 Ecosystème forestier et régénération naturelle

I.1.1 Généralités

La forêt étant un milieu qui vit, qui fonctionne, constitue (par conséquent) un système écologique. Tous ses éléments dépendent plus ou moins les uns des autres et de leur environnement physique. La nature des liens est d'ordre énergétique et alimentaire (figure 1).

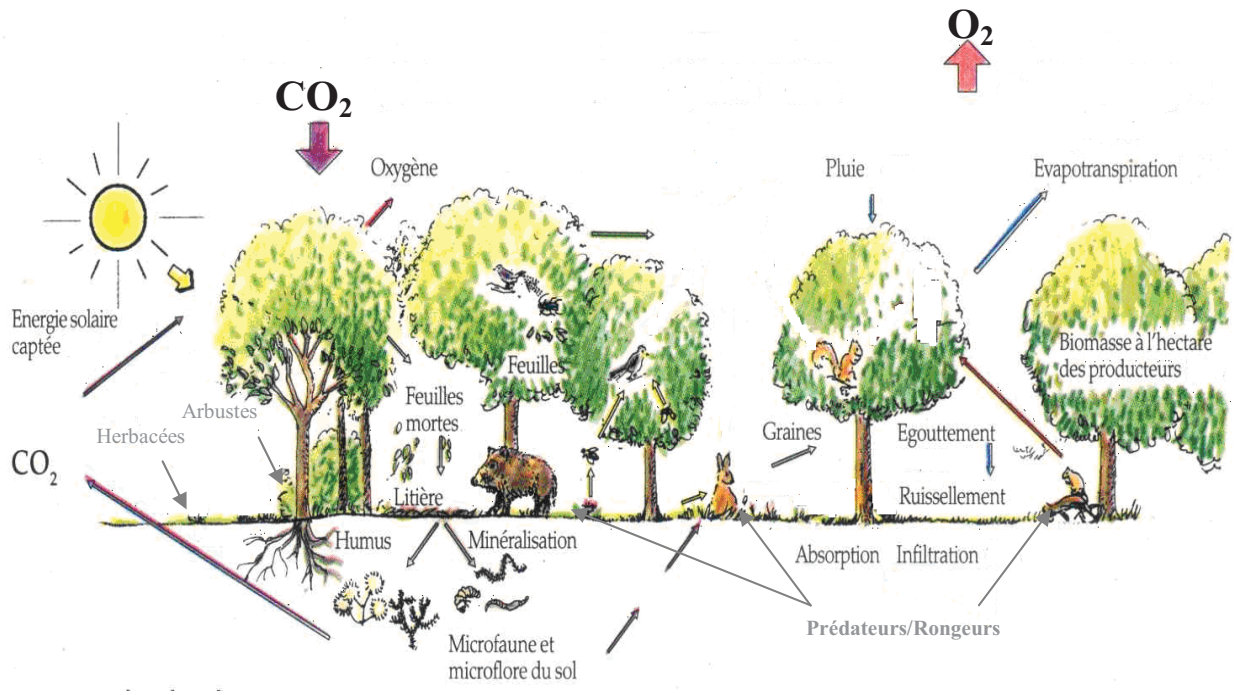


Figure 1: Dynamique d'un écosystème forestier (d'après Magazine environnement 2011)

L'écosystème forestier est donc une machine vivante, aux mécanismes difficiles à mettre en évidence, et dont la strate arborescente constitue sa principale caractéristique. Cette strate détermine les conditions des organismes qui vivent sous son ombre. Les caractères du microclimat qu'elle engendre de même que l'atmosphère (environnante) subissent une modification croissante, selon un gradient vertical de haut en bas, liée à la densité et à la répartition de l'écran foliaire, et donc au rayonnement solaire (figure 2). Les couronnes sont très souvent contiguës.

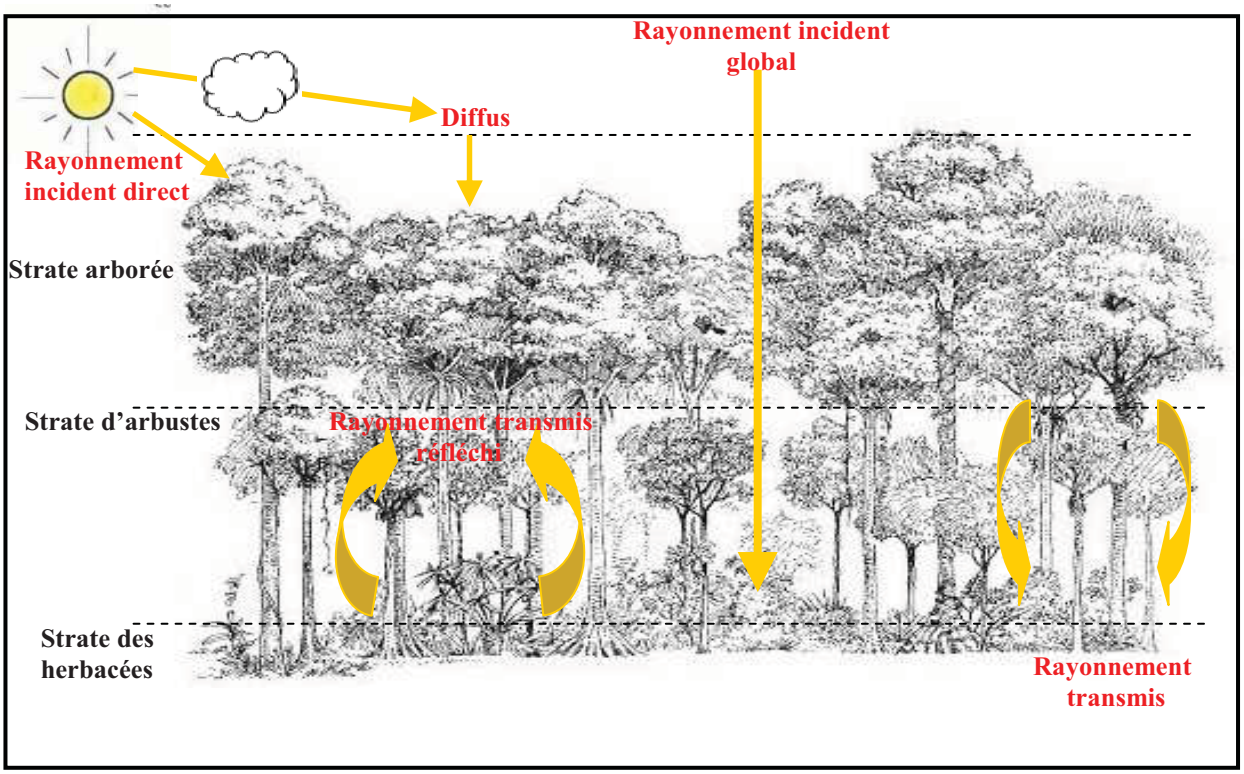


Figure 2: Distribution du rayonnement incident selon un gradient vertical conditionnée par la canopée arborée. Il sera soit absorbé, transmis ou réflichi par les éléments de la végétation, soit transmis directement au sol sans être modifié (rayonnement incident direct) (d'après Bulletin technique, la lumière et la forêt, 1997).

La dynamique de chaque individu est fortement influencée par les interactions entre cet individu et les autres éléments de l'écosystème (Begon et al. 1990).

La forêt est un ensemble de plusieurs phytocénoses en perpétuel renouvellement, mettant en jeu des processus de régénération. Pour assurer à moyen et long terme l'avenir des forêts, dont celles de production, les connaissances scientifiques sur la dynamique de la régénération naturelle s'avèrent importantes.

Nous nous sommes intéressés dans cette étude plus particulièrement au milieu méditerranéen, dont la conservation des forêts et de la végétation forestière constitue un problème important mais complexe du fait de l'hétérogénéité des situations et des multiples usages et pressions anthropiques pratiqués ainsi qu'une période de sécheresse estivale importante (Quezel 1976, 1979, 1980).

I.1.2 Régénération naturelle : un stade-clé

L'établissement d'une espèce dans une communauté végétale est souvent limité par les événements qui se produisent lors des premiers stades de vie des plantes (Olff et al. 1994 ; Fenner et Kitajima, 1999 ; Suding et Goldberg, 1999 ; Burt-Smith et al. 2003; Foster et Tilman, 2003; Gross et al. In press). Il est donc vital pour comprendre la distribution des espèces dans les communautés végétales, de s'attacher à décrire à la fois la **niche de régénération** et la **niche des adultes**. La niche de régénération conditionne la réussite du recrutement d'une espèce, alors que la niche des individus adultes est importante pour leur persistance et leur reproduction. Les mécanismes impliqués, notamment les interactions biotiques, peuvent différer en fonction du stade de vie pris en compte et un renversement des effets de la communauté peut même être observé entre deux âges (Bertness et Callaway, 1994).

La régénération comprend des phases bien distinctes définissant le cycle de vie d'une plante passant par la production, la dispersion, la germination des graines, l'installation et la croissance des semis (Madsen et Larsen, 1997). Le succès de chacune des phases du cycle de vie dépend d'interactions de plusieurs facteurs (Paluch, 2005). Ces facteurs peuvent être considérés comme tous les facteurs physiques et biotiques (Matney et Hodges, 1991). Ils comprennent à la fois les facteurs climatiques tels que la température, l'humidité, le régime des radiations durant la saison de croissance ainsi que les facteurs édaphiques (Delhin et al. 2004, Pardos et al. 2007) représentés par l'humidité, la texture du sol et la profondeur des couches d'humus, qui peuvent influer à leur tour sur la disponibilité en eau et en nutriments (Rojo et Montero, 1996). Les exigences vis-à-vis de ces facteurs diffèrent entre les espèces et pour une même espèce, la croissance et la survie sont associées à une combinaison de plusieurs facteurs.

La faible disponibilité d'une ressource a des conséquences sur la **« Fitness »** des espèces. En effet **une carence en ressource** peut aboutir à une diminution de croissance, voire même de survie de l'espèce considérée, ou encore à des changements dans les patrons d'allocation de biomasse ce qui fait que cette ressource devient **un facteur limitant** pour certains phénomènes biologique.

Harper (1977) et Grubb (1977) ont suggéré que les principaux événements qui contrôlent le recrutement de nouveaux individus dans une population végétale surviennent dans la période

entourant la dispersion des graines, la germination et l'établissement initial des nouveaux émergents. L'environnement immédiat de ces nouveaux émergents serait d'une importance cruciale afin de mieux comprendre le recrutement d'individus suite à la dissémination naturelle des graines.

Toutefois, depuis que Harper et al. (1961) ont élaboré le concept de microsites favorables (safe-sites), plusieurs auteurs ont tenté d'identifier les facteurs principaux qui contrôlent la germination et l'établissement initial d'individus issus de graines. Parmi les facteurs étudiés, on retrouve l'effet de la densité immédiate des voisins (Fowler, 1988; Taylor et Aarssen, 1989), des divers lits de germination (Groot, 1988; Oswald et Neuenschwander, 1993; Fleming et Mossa, 1994; Szewczyk et Szwagrzyk, 1996), des conditions abiotiques (Houle 1992), de la prédation (Schupp, 1988; Whelan et al. 1990), ainsi que de la lumière (Li et al. 1994) (figure 3). De ce fait, il est important de souligner que notre étude s'intéresse à l'évaluation de trois phases du cycle de régénération : la production des graines ou fructification, la germination et enfin la première phase de survie ou de croissance des semis appelée établissement ou installation et leur développement en fonction de l'environnement local de l'espèce considérée. La littérature analysée par la suite sera illustrée par des exemples portant principalement sur des espèces de pins dans le but d'être dans des cas approximativement similaires à les notre du fait que notre étude se focalise sur le pin pignon.

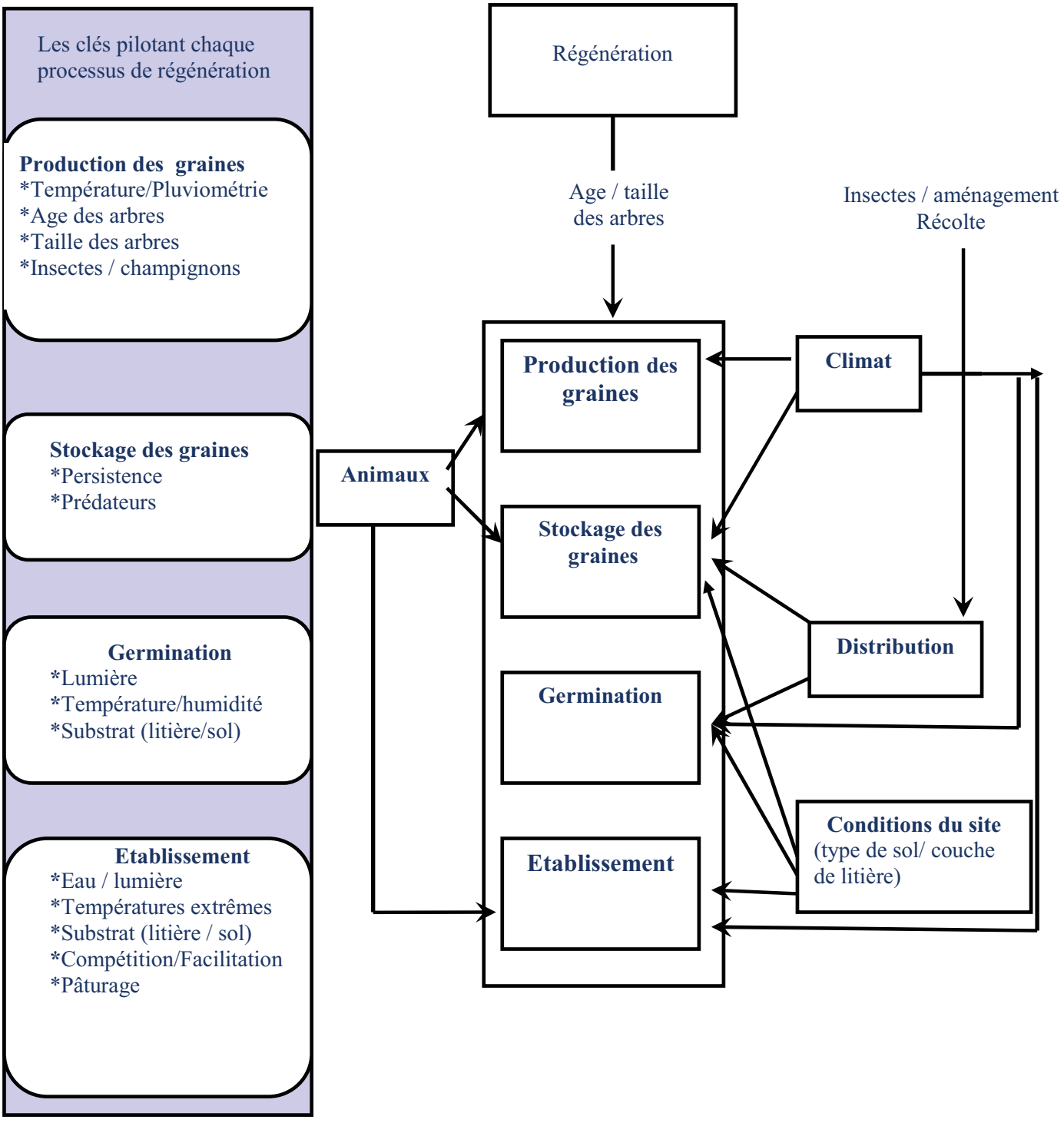


Figure 3: Diagramme illustrant l'influence de certains facteurs biotiques et abiotiques sur quelques phases du processus de régénération (d'après Price et al. 2001)

La faible disponibilité d'une ressource a des conséquences sur la « **Fitness** » des espèces. En effet **une carence en ressource** peut aboutir à une diminution de croissance, voire même de

survie de l'espèce considérée, ou encore à des changements dans les patrons d'allocation de biomasse ce qui fait que cette ressource devient **un facteur limitant** pour certains phénomènes biologique.

I.1.2.1 Production des graines

L'absence d'une espèce dans une communauté peut être due à plusieurs facteurs. Le premier est le manque de graines (Pärtel, 2000; Turnbull et al. 2000; Foster et Tilman, 2003; Eskelinen et Virtanen, 2005; Gross et al. 2005; Ehrlen et al. 2006) qui peut être dû à une limitation de la production ou de la dispersion des graines.

L'approvisionnement en graines est variable d'une espèce à une autre. Certaines espèces de pins méditerranéens sont caractérisées par une bonne production semencière annuelle (*P. halepensis*), d'autres montrent une ou deux bonnes années semencières tous les quatre à six ans (*P. pinea*, Gordo et al. 2000). Certains pins de montagne montrent une périodicité semencière de trois ans ; pour d'autres, elle suit des intervalles irréguliers (Pardos et al. 2005). Un climat sec et chaud au moment de la différenciation des bourgeons reproducteurs est un facteur déterminant de la taille finale des semences chez les conifères et les feuillus (Greene et Johnson, 2004) mais d'autres facteurs sont impliqués, notamment l'humidité durant la pollinisation. De plus, les températures fraîches peuvent limiter la production des graines mûres chez les forêts de conifères et cela devient plus aigüe avec l'augmentation de la latitude et de l'altitude (Henttonen et al. 1986, Sirois 2000). Zasada et al. (1978) ont montré que l'épicéa glauque (*Picea glauca* (Moench) Voss) ayant régulièrement échoué de produire des graines mûres au nord du cercle arctique en Alaska, en particulier pendant l'été lorsque les exigences en chaleur ne sont pas atteintes permettant à l'embryon d'achever son développement et acquérir sa maturité.

Leadem et al. (1997) ont montré que la production des graines est aussi sous l'influence des caractéristiques des arbres et des peuplements tel que la densité, l'arrangement spatial, la hauteur, le diamètre à hauteur de poitrine, la surface basale des arbres et l'état sanitaire des houppiers. Dans ce contexte, des études portées sur l'épinette noire (*Picea mariana*) au Québec et au centre de Saskatchewan, confirment que la production des semences est sous l'influence de la surface terrière (Greene et Johnson, 1999) ainsi que la position du canopée et la densité du peuplement (Atkinson et Haavisto, 1996; Greene et Johnson, 1999).

Si de nombreux auteurs identifient les causes possibles de pertes de graines et quantifient les dommages liés à un agent donné, il existe, en revanche, très peu d'études exhaustives évaluant l'importance relative des facteurs incriminés.

Les pertes des graines sont dues en grandes parties à des avortements de fleurs, cônelets ou cônes. Chez les pins américains, 40% à 100% des fleurs femelles n'achèvent pas leur transformation en cônes mûrs (Boyer, 1974; Ebel, 1974; Kormanik, 1974; Bramlett, 1977; Edwards, 1986; Owens et al. 2001), l'essentiel des pertes se produisant au cours de la première année (Ebel, 1974; Bramlett, 1977). Chez le pin sylvestre, une forte proportion des cônelets est susceptibles d'avorter et de tomber au sol les années de mauvaise floraison (Sarvas, 1962; Matyas, 1991). Des observations faites dans les vergers français de pin maritime, mettent en évidence de forts avortements de cônelets. Les pertes sont comprises entre 20% et 70% selon les années et les sites. Généralement les cônelets se nécrosent et tombent rapidement, un à deux mois après la floraison mais, certaines années, les chutes peuvent se poursuivre jusqu'au printemps suivant. Ces avortements, causés par une pollinisation insuffisante, des insectes, des acariens, le gel ou un déficit nutritionnel, constituent un sérieux facteur limitant en vergers de pins.

Une mauvaise pollinisation constitue une cause majeure de réduction du potentiel en graines.
Elle résulte d'une faible production de pollen, d'une mauvaise synchronisation entre la réceptivité des fleurs femelles et le vol du nuage de pollen ou encore des conditions défavorables au transport et à la capture du pollen (Kosinski, 1986). Les conditions climatiques peuvent aussi influer sur la réussite de la pollinisation en perturbant (1) **la libération et l'acheminement du pollen vers les fleurs femelles** (2) **en contrariant la capture du pollen et son transport sur le nucelle.**
En ce qui concerne le premier point, une forte humidité atmosphérique peut empêcher la déhiscence des strobiles mâles ou nuire à la libération du pollen (Beckers, 1972; Owens et Molder, 1984; Owens et al. 1987). A l'inverse un temps chaud, sec et venteux durant la floraison accentue les risques de protandrie ce qui se traduit par une mauvaise pollinisation des individus tardifs (Owens et al. 2001, Canadian tree improvement association 2001). Par ailleurs, les fines gouttelettes de pluie, rabattent le pollen au sol et réduisent la quantité de pollen disponible pour les fleurs femelles (Owens et Blacke, 1986). Enfin l'absence du vent peut stopper la pollinisation pendant plusieurs jours (Runions et al. 1995).
Pour ce qui est second point, une forte sécheresse n'entraîne un flétrissement des appareils collecteurs ainsi qu'une diminution de la taille et de la longévité des gouttes de pollinisation chez les pins et les épicéas (Owens et al. 2006). Une humidité modérée permettant la formation de grosses gouttes de pollinisation sans faire obstacle à la libération du pollen apparaît donc avantageuse (Owens et al. 1987, Runions et al. 1995). Il est même probable

qu'une pluie intervenant après pollinisation favorise la pénétration du pollen dans les ovules des pins et de sapins (Owens et al. 2006). Pour le pollen accédant au nucelle, un défaut de germination peut être expliqué par la mort des grains, peu viables ou peu vigoureux (Owens et al. 1994). Une incompatibilité entre le pollen et l'ovule, dû à des croisements interspécifiques, peut également inhiber la germination et la croissance du tube pollinique dans le nucelle (Owens et Blake, 1986; Saïd, 1988).

Les ovules de pins sont incapables de se développer sans pollen mais sans qu'on sache exactement si c'est la présence ou la germination du pollen qui importe. Dans les ovules non pollinisés ou ayant reçu du pollen incapable de germer, le jeune gamétophyte dégénère dans les semaines qui suivent la pollinisation (Sarvas, 1962; Owens et Molder, 1984). L'ovule est de très petite dimension lorsqu'il avorte, on obtient donc une très petite graine aplatie et flétrie (Owens et al 1982) ou simplement une aile si le tégument ne se forme pas (Sarvas, 1962; Bramlett, 1977; Sweet, 1975).

Dans les cônes de pins parvenus à maturité, tous les ovules potentiellement fertiles ne se transforment pas en graines pleines. Dans des peuplements Finlandais de pin sylvestre, une étude menée sur les proportions des graines pleines, vides et flétries (Sarvas, 1962), montre que le quart des ovules fertiles n'est pas pollinisé et avorte rapidement. En outre, 10 à 20% des ovules ayant reçu du pollen voient leur(s) embryon(s) avorter pour cause d'autofécondation ou de croisement entre individus génétiquement apparentés et produisent des graines vides. Outre les causes mentionnées précédemment, les insectes sont les plus dommageables. En effet les dégâts sont causés par des espèces attaquant après la fécondation ou par le développement de larves issues d'œufs pondus avant ce stade. Ils se manifestent par des destructions de graines –directes lorsque les larves se nourrissent aux dépens des graines ou indirectes lorsqu'elles dévorent les tissus du cône- et parfois par le desséchement puis la chute de cônes attaqués. Prenons l'exemple du pin sylvestre, les insectes et particulièrement les punaises ont un impact considérable sur l'avortement des ovules et la formation des graines vides ou partiellement détruites (Bramlett, 1974; DeBarr, 1974). Dormont et al. (1996) estime que le potentiel de production des graines diminue de 87% chez *Pinus cembra* L ; cette mortalité a été principalement le fait des facteurs abiotiques durant la première année du développement des cônes tandis que les insectes causent des dommages durant la deuxième année du développement. Des pertes similaires ont également été enregistrées par Shearer et Schmidt (1971) pour *Pinus ponderosa* Dougl.

Par ailleurs, des mammifères, notamment des écureuils, certains oiseaux et des champignons sont susceptibles d'occasionner des pertes de graines (Dinus et Yates, 1975; NAFC 1987;

Kolotelo et al. 2001, Peters et al. 2003). Les écureuils gris sont les principaux prédateurs des graines de Pin laricio en grande Bretagne.

Les semences produites et qui échappent aux attaques et à la prédation et sous l'effet des facteurs de dissémination se dispersent au sol. Ces dernières peuvent cependant migrer depuis leur source de production (arbre mère) sur des distances parfois importantes.

En effet la mise au point et l'établissement d'un nouveau peuplement peut être sous la dépendance de la capacité de dispersion de ces semences, qui est à son tour influencée par leurs caractéristiques physiques propres (forme, poids, présence d'ailes, …), les vecteurs de transport divers (eau, vent, animaux) et leurs variations temporelles (Nathan et al. 1999). La topographie peut également jouer un rôle non négligeable (Oshawa et al. 2007). Si on prend l'exemple du pin, Castro et al. (1999) ont observé d'après une étude sur le pin sylvestre que la très grande majorité de graines libérées tombent au sol à l'aplomb du houppier de l'arbre mère.

I.1.2.2 Germination et établissement des semis

Après la dispersion, l'installation d'une jeune plante exige la germination et la survie de la plantule. C'est la première et l'étape la plus vulnérable de la régénération naturelle.

La germination est un processus physiologique qui correspond à la transition de la phase de vie latente de graine à la phase de développement de la plantule qui est une phase vulnérable et sensible (Harper, 1977). La germination est en fait un processus irréversible (Bewley et Black, 1994) et par conséquent un mauvais moment ou localisation de la germination sera la cause de la mort des individus qui aura un effet sur le recrutement de la population (Harper, 1977; Silvertown et Charlesworth, 2001).

Harper (1977), Silvestown et Lovett-Doust (1993) et Clark et al. (1999) montrent que la phase d'établissement est également considérée comme une étape cruciale de la vie des plantes, en raison des taux de mortalité couramment élevés et son potentiel de modifier et fixer les tendances spatiales et temporelles de recrutement.

La germination et l'établissement sont sous l'effet de différents facteurs environnementaux extérieurs, bien que les plus essentiels soient la combinaison de la température, l'humidité et la lumière (Mayer et Poljakoff-Mayber, 1989).

Sous un climat méditerranéen, la germination est souvent limitée à de courtes périodes humides, soit au printemps, soit en automne et non pas au cours de l'été (García-Fayos et al. 2000, Quilichini et Debussche, 2000). Ceci peut être particulièrement critique pour les espèces dont les graines ne subissent pas de dormance et par conséquent ne pouvant pas

former une banque de semences persistantes et seront donc vulnérables à des aléas climatiques.

La **lumière** est un facteur important pour la germination. Toutefois la qualité et la quantité de la lumière perçue par les graines est dépendante de la position de ces dernières au niveau du sol, du couvert végétal ainsi que des caractéristiques de l'enveloppe des graines. L'importance de la lumière est également en fonction du tempérament des espèces. Ainsi la germination de certaines espèces de pins au niveau du bassin méditerranéen telles que *P. sylvestris* (Nyman, 1961; Toole, 1973; Skordilis et Thanos, 1997) et *P. pinaster* (Bonnet-Masimbert, 1975) est stimulée par la lumière reçu par le phytochrome. Dans le même cadre, Thanos et Skordilis (1987) ont montré que *P. halepensis* et *P. brutia* sont caractérisés par une germination photosensitive, en effet une lumière rouge continue (660nm) ou une lumière blanche diurne favorisent toujours la vitesse de germination alors qu'une lumière intermittente rouge-lointain (730 nm), non seulement inhibe la germination des deux espèces mais elle induit également une dormance secondaire.

Cependant, d'autres espèces sont capables de germer indifféremment des conditions de lumière telle que *P. nigra* (Skordilis et Thanos, 1997).

En dehors de la germination, une faible intensité de lumière au niveau du sol est généralement connue comme facteur empêchant l'établissement des semis en forêt mature (Wullschleger et al. 2001). En effet, cette sensibilité aux faibles conditions de lumière est paramétrée en fonction de (1) la tolérance de l'espèce à la lumière, les espèces intolérantes à l'ombre ayant une réduction de survie au fur et à mesure de la diminution de la lumière disponible (Kobe et al. 1995; Sipe et Bazaz, 1995; Chen, 1997) ; (2) le stade de développement de l'espèce. Gaudio et al. (2011) montrent que pour le Pin sylvestre, les besoins en lumière augmentent avec la taille de ce dernier : à un stade très jeune les semis sont capables de survivre sous ombrage, cependant leurs besoins en lumière augmentent à mesure qu'ils croissent.

Un autre facteur de contrôle de la germination est la **température** qui joue sur trois (1) en déterminant la capacité et le pourcentage de germination (2) en éliminant les dormances primaire et secondaire ou (3) en induisant une dormance secondaire. L'effet de la température sur la germination peut être exprimé en terme de température cardinale : température minimale (parfois difficile à définir), température optimale (donnant le taux de germination le plus élevé à court temps) et température maximale (température à laquelle il y aura dénaturation des protéines essentielles à la germination). La température optimale pour la

germination pour la plupart des graines est comprise entre 15-30 °C (Copeland et McDonald, 2001).

Les intervalles de température favorables pour la germination dépendent en grande partie de la période de l'année au cours de laquelle les plantes achèvent leur cycle de vie, de l'origine géographique des espèces et la qualité des graines. Ainsi, les graines nécessitent généralement une périodicité thermique pour germer : une saison froide (l'activation), entre 0-10 °C (stratification) alternant avec une saison dont les températures varient entre 20-30 °C correspondant à la croissance de l'axe embryonnaire. Chez certaines espèces de pins comme *P. halepensis*, *P. pinaster* et *P. canariensis*, la germination finale est plus importante sous des températures relativement basses (entre 15-20 °C). Ces résultats sont en accord avec ceux obtenus par Skordilis et Thanos (1997) pour *P. halepensis.* Ces basses températures associées à des pluies d'hiver peuvent favoriser la germination de la plupart de ces espèces au printemps et ainsi éviter la sécheresse estivale (Thanos et al. 1992 ; Pérez-García et al. 1995; Trabaud, 1995; Escudero et al. 1997).

La température peut avoir des effets profonds sur la sensibilité des semences à la lumière (Hilton 1984) et spécialement les températures fluctuantes qui permettent de surmonter l'effet inhibiteur de la lumière rouge lointain sur la germination.

Serrano-Bernardo et al. (2007) ont montré que les interactions entre les besoins en lumière et la température sont variables. En effet, certaines espèces nécessitent une température ainsi qu'une intensité de lumière constante pour germer alors que d'autres peuvent germer sous ombre ou sous lumière mais nécessitent une température fluctuante (Felippe, 1978). Une stratification (Farmer et al. 1984) ou des températures élevées (Amritphale et al. 1989) peuvent remplacer les exigences en lumière pour la germination chez certaines espèces.

Escudero et al. (2002) ont montré que la germination de *P. uncinata*, espèce dont la lumière est significativement bénéfique, sous lumière n'était hautement significative qu'en association avec des températures de 15 et 20°C. Par conséquent, il apparaît que les graines sont exigeantes vis-à-vis de la lumière à des plages particulières de températures (Pons, 1992; Kigel, 1995).

En outre, Nyman (1963) et Tillberg (1992) soulignent que la germination de *P. sylvestris* est retardée dans des micro-habitats où des faibles intensités de lumière sont associées à une faible température du sol. Castro et al. (2005), dans une étude sur la germination de *P. sylvestris* in situ au sud-est de l'Espagne ainsi qu'au laboratoire, ont montré que la

germination étant : rapide et supérieure à 95% dans des microhabitats en pleine lumière (strictement ouvert, sous herbes ou mousses) où la température du sol ayant atteint son maximum, modérée sous couvert moyen (arbustes épineux à feuilles caduques, *Salvia lavandulifolia*, avec une densité foliaire faible) et lente sous un couvert dense (Juniper, Sabina, Genista et pins) associé à une faible température du sol avec un pourcentage inférieur à 62%. Par conséquent, ils ont conclu que le temps et le taux de germination de cette espèce semble être en grande partie contrôlé par l'interaction entre la température et l'humidité du sol, qui sont à leur tour sous l'effet du rayonnement reçu par les différents microhabitats.

Outre la lumière et la température, **l'humidité** a toujours été considérée comme un facteur important pour la germination et la levée des semis au cours de la première saison de croissance (Vaartaja, 1950; Tirén, 1952; Winsa, 1995; de Chantal, 2003).
Une teneur en eau optimale (humidité du sol à proximité du point de flétrissement permanent) est nécessaire pour déclencher la germination des graines tandis qu'une teneur de plus en plus importante est exigée pour la croissance des semis (Wangchuk, 2007). Toutefois un excès d'eau est presque toujours dommageable du fait qu'il tend à remplacer l'air du sol qui à son tour limite la respiration ou encore cause des maladies fongiques. La plupart des plantes dans le bassin méditerranéen sont exposées à un stress hydrique pendant l'été. Ainsi, une humidité du sol importante pendant la sécheresse estivale est souvent cruciale pour l'établissement des semis (Pardos et al. 2005).

Le stress hydrique est presque toujours souligné comme un facteur limitant pour la germination soit en retardant son initiation, soit par une réduction du pouvoir germinatif final (Hardegree et Ermmerich, 1990, Gorai et al. 2009; Mantovani et Iglesias, 2010). Ceci résulte d'une augmentation de la pression osmotique et de la diminution du potentiel matriciel (Naseri 2003). Plusieurs études se sont intéressées aux effets du stress hydrique sur la germination de certaines espèces d'arbres forestiers tel que le Pin brutia (*Pinus brutia*). Boydak et al. (2003) ont montré qu'une diminution du potentiel d'eau entraine une réduction marquée du pourcentage ainsi que de la vitesse de germination de cette espèce.

Oleskog et Sahlèn (2000) ont étudié la germination du Pin sylvestre (*Pinus sylvestris*) dans un peuplement au nord de la Suède sous deux régimes d'irrigation. Les résultats ont montré que dans les parcelles non irriguées la germination est absente à cause de la sécheresse, comme l'indique la faible teneur d'eau au niveau des graines (<15%). Cependant au cours des jours

pluvieux la teneur en eau des graines est relativement importante (20 à 45%). Chaque espèce a une teneur en eau bien déterminée au niveau des graines au dessous de laquelle la germination n'aura pas lieu (Hadas et Russo, 1974). Dans un intervalle optimal de température (20 à 25°C ; Bergsten, 1987; Winsa, 1995) les graines de Pin sylvestre ont besoin d'une teneur en eau d'au moins 35% pour germer.
En raison de sa forte capacité de rétention d'eau (Collis-George et Sands, 1959), un sol minéral est souvent le substrat préféré pour la germination des conifères (Yli-Valkkuri, 1962), facilitant l'approvisionnement en eau des graines (Oleskog et Sahlèn, 2000).

Urbieta et al. (2008) ont suggéré dans une étude sur l'établissement des semis de trois espèces de chênes sympatriques (*Quercus suber* L., *Quercus canariensis* Willd et *Quercus pyrenaica* Willd) que l'eau peut agir comme double facteur de stress (excès ou déficit) durant les premières étapes de recrutement des semis dans l'écosystème forestier. En effet un excès d'eau du sol pendant l'hiver a diminué la germination et ayant allongé la période de temps nécessaire à l'émergence, ce qui a diminué le taux de survie des semis pendant la saison sèche. Les résultats de cette étude indiquent que la variabilité temporelle et spatiale de la teneur en eau du sol, en interaction avec la période d'émergence et de la taille des semences, joue un rôle important dans la dynamique de régénération des forêts méditerranéennes de chênes.
Cependant, Ruano et al. (2009) ont démontré que pendant les premiers mois de recrutement, la lumière a un effet plus remarquable que la disponibilité en eau sur la germination et la survie des semis du Pin maritime (*P. pinaster*). Néanmoins, en termes de biomasse et de croissance, l'eau est le facteur le plus limitant. Sanchez-Gomez et al. (2006) ont montré que la sécheresse limite plus la survie des semis de Pin maritime (*Pinus pinaster*) et Pin sylvestre (*Pinus sylvestris*) sous de fortes intensités de lumière que sous ombrage. Dans ce contexte, Thomas et Wein (1985) ont montré que l'ombrage a un effet indirect favorisant l'émergence des semis de Pin blanc (*Pinus strobus* L.) via la conservation de la teneur en eau en réduisant l'évaporation de surface. Ceci est particulièrement important sous climat méditerranéen où la disponibilité des différentes ressources est considérée épisodique et imprévisible (Terrads, 1991). De ce fait, la variabilité spatiale et temporelle de l'eau du sol est un facteur majeur contrôlant directement ou indirectement l'émergence et l'établissement des semis (Gómez-Aparicio et al. 2005a). La plupart des plantes du bassin méditerranéen sont exposés pendant la saison estivale à un stress hydrique, agissant comme facteur majeur limitant la survie des

semis. Pardos et al. (2005) supposent qu'une humidité importante du sol associée à cette sécheresse estivale peut être cruciale pour l'établissement des semis.
La lumière est également considérée comme un facteur influençant indirectement la germination et la performance des semis en contrôlant les fluctuations de la température (Vàsquez-Yanes et Orosco-Segovia, 1993; Bullock, 2000), changeant la disponibilité d'eau et par conséquent l'absorption des nutriments.

Certaines caractéristiques internes de la graine influencent aussi la germination. En effet la graine va germer plus au moins vite en fonction de sa taille, de sa quantité de réserves ou de son génome. Ce trait a une influence capitale sur le succès des premiers stades de vie : les espèces à grosses graines donnent généralement des grosses plantules qui supportent mieux le manque de ressources et les phénomènes hasardeux tels que l'herbivorie, la sécheresse, les pathogènes (Fenner et Kiajima, 1999; Coomes et Grubb, 2003). Certains auteurs ont suggéré que les plantes à graines de petites tailles ont besoin de la lumière pour compenser leurs réserves alimentaires limitées (Thompson et Grime, 1983; Li et al. 1994).

En outre, lorsque les graines arrivées à maturité sont placées dans des conditions optimales de température, d'humidité et d'oxygénation pour leur croissance et qu'elles ne germent pas, plusieurs types de causes sont à envisager : la dormance de l'embryon ou les inhibitions de germination.
L'inhibition de la germination peut être :

- Tégumentaire : les téguments assurant normalement la protection des graines mais dans de nombreux cas ils peuvent empêcher la germination en jouant le rôle de barrière physique (résistance mécanique, imperméabilité à l'eau) ou de barrière chimique (piégeage de l'oxygène par des composés phénoliques).
- Dormance de l'embryon : par définition la dormance est d'origine embryonnaire quand la graine étant débarrassée de ses téguments et placée dans des conditions convenables ne germe pas. Dans d'autre cas l'embryon est parfaitement capable de germer mais il perd cette aptitude sous l'influence de différents facteurs externes (T°, privation d'O2).

Comme nous venons de le voir, le recrutement d'une espèce dans une communauté végétale est donc souvent limité par les événements qui se produisent lors des premiers stades de vie des plantes.

La production des graines, la germination et la première phase de survie et de croissance sont sous le contrôle de nombreux facteurs abiotiques. Toutefois, les facteurs abiotiques ne sont pas les seuls agissant sur la régénération d'une espèce donnée. Les interactions qui existent entre cette dernière et les autres individus partageant son milieu de vie sont toute aussi importantes. Ces interactions appelées biotiques regroupent les interactions plante-plante (compétition/facilitation/allélopathie) ainsi que les interactions plantes-organismes (prédation).

Ces interactions sont à l'origine des modifications des conditions abiotiques et par conséquent la disponibilité des ressources du milieu pour l'espèce. Dans la partie suivante, nous détaillons les mécanismes par lesquels la végétation existante peut affecter le recrutement. Nous nous concentrons principalement sur les interactions plante-plante, même si d'autre mécanismes, notamment les autres interactions biotiques (herbivorie, pathogènes), peuvent jouer.

I.2. Interactions biotiques au sein des communautés végétales

Dans le contexte de comprendre et formaliser la relation entre une espèce particulière et son environnement, intervient le concept de **« niche écologique »** proposé pour la première fois en 1917 par Grinnell pour qui, la niche est l'ensemble des conditions abiotiques du milieu favorables à une espèce donnée. En 1957, Hutchinson formalise et modélise la niche sous la forme d'un hypervolume à n dimensions caractérisé par des axes d'utilisation des ressources nutritives et/ou par les conditions environnementales et dans lequel, les populations d'une espèce donnée sont capables de maintenir durablement un taux de reproduction ≥ 1. En mettant en relation cette définition avec le principe de Gausse qui tend à montrer que deux espèces ne peuvent indéfiniment partager les mêmes ressources au sein d'un espace défini, Hutchinson a distingué la **niche fondamentale** et la **niche réalisée** (figure 4), la première n'est fonction que de la performance physiologique de l'espèce et des contraintes environnementales, tandis que la seconde inclut les interactions biotiques. La niche fondamentale correspond donc à l'ensemble des points de l'espace défini par l'hypervolume de variables environnementales où les individus de l'espèce peuvent croître et se reproduire indéfiniment. La niche réalisée est la modification de la niche fondamentale par les interactions avec les autres espèces (parasitisme, prédation, compétition, mais aussi facilitation et symbiotisme), elle est plus petite que la niche fondamentale où l'espèce est dominante par rapport à ses compétiteurs.

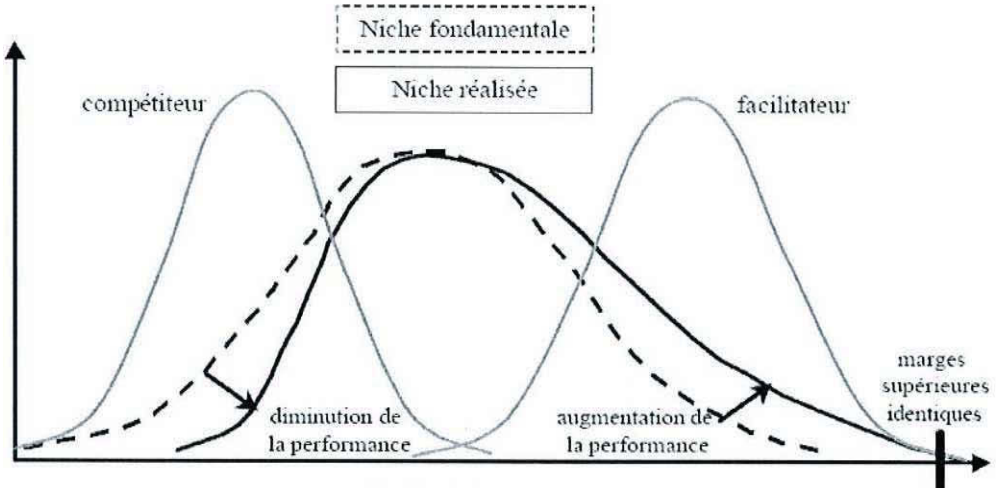


Figure 4: Représentation de la niche fondamentale et de la niche réalisée (Performance) sous l'influence de la compétition (Diminution de la performance) ou de la facilitation (Augmentation de la performance) le long d'un gradient de sévérité environnementale (stress) (Extrait de Choler 2002).

En définitive la niche écologique désigne l'ensemble des conditions environnementales (biotiques et abiotiques) telles qu'une espèce donnée peut former une population viable. La niche écologique correspondrait au 'rôle' et à la 'profession' d'une espèce dans son milieu, tandis que l'habitat plutôt à son 'adresse' (Dajoz, 1971).
Dans un milieu stable et homogène, le nombre d'espèces pouvant co-existé serait donc déterminé par le nombre de dimensions de la niche (Hutchinson, 1959).

La présence de plantes voisines peut en effet diminuer la niche disponible pour une espèce (**compétition**) (figure 5) en limitant l'accès aux ressources et à l'espace (Hutchinson, 1957), il s'agit d'un effet direct, cependant il existe des mécanismes indirects, ou par interférence, n'impliquant pas les ressources. Un exemple de ce type de compétition est l'**allélopathie** où une espèce va inhiber la croissance de ses voisines par le biais de composés secondaires libérés par le système racinaire ou par la litière.
Toutefois il arrive également que la présence d'autres espèces permette à une espèce donnée d'étendre sa niche écologique, notamment lorsque les conditions environnementales sont difficiles et que la végétation protège les autres plantes du stress ou d'une perturbation, par exemple. On appelle alors cette interaction la **facilitation** (figure 5). En plus de ces interactions biotiques plante-plante (compétition/facilitation) citées ci-dessus, on pourrait

aussi citer les interactions plantes-organismes (prédation, parasitisme, mycorhizes…), hors du champ de ce mémoire.

Hubbell (1979) attaque le problème de la coexistence des espèces d'une toute autre manière, en postulant que toutes les espèces sont fonctionnellement équivalentes. Il étudie un modèle de dynamique des communautés dans lequel tous les individus ont la même probabilité de mourir et de donner naissance à un descendant, quelle que soit leur identité spécifique, c'est le **modèle stochastique**.

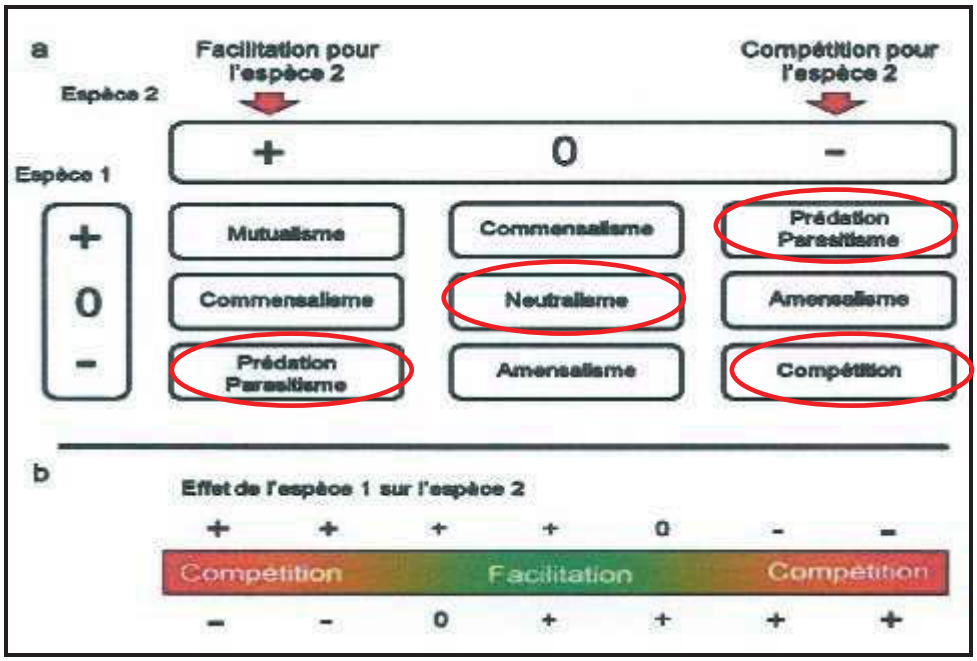


Figure 5: Représentation classique des interactions biotiques entre deux espèces (1 et 2), (a) sous la forme d'une grille, on peut opposer les deux espèces et présenter leurs effets l'une sur l'autre (bénéfique, nul ou négatif), (b) dans ce cas l'interaction entre deux espèces est composée d'avantages et d'inconvénients pour les deux espèces, le résultat étant la résultante de tous ces effets (d'après Bronstein, 1994).

I.2.1 Concept de compétition

On parle de compétition lorsqu'une plante a un effet négatif sur les performances (survie, installation, croissance ou reproduction) d'une autre plante. Cette compétition (intra ou interspécifique) peut intervenir pour les ressources ou l'occupation de l'espace (Grime, 1979). Elle a lieu quand deux individus utilisent un même pool de ressources en quantité limitée et a pour conséquence une diminution de la croissance, la survie ou la reproduction (composante de la fitness) d'un ou des deux individus en compétition (Begon et al. 1996).

La compétition entre les plantes constitue l'un des principaux processus susceptibles d'expliquer la variation spatiale et temporelle dans les communautés végétales.
En effet sous l'effet de la compétition, l'espèce se restreint à sa niche réalisée, ce qui peut se traduire par une réduction et/ou prédation des milieux au sein desquels elle sera susceptible de se maintenir, donc par une réduction de son habitat (figure 6). Par ailleurs, la niche d'une espèce n'est pas un concept statique et la compétition, justement, en maintenant l'espèce dans un sous-espace de sa niche, exerce une pression évolutive (MacArthur et Levins, 1967).

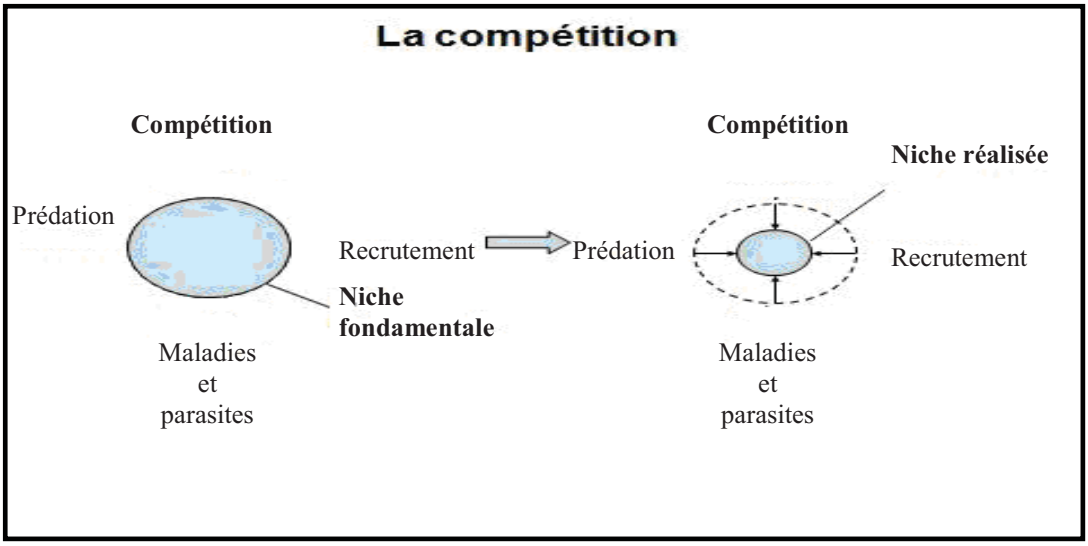


Figure 6: Restriction de la niche fondamentale sous l'effet de la compétition (Bruno et al, 2003)

On distingue deux grands mécanismes de compétition : la compétition par **interférence** ou par **exploitation**. La compétition par exploitation considère les ressources abiotiques du milieu. Les plantes entrent en concurrence pour les ressources (eau, nutriments ou lumière…), la compétition est donc liée ici au partage des ressources entre les différents individus de la communauté. On distingue alors la compétition racinaire pour les ressources du sol comme l'eau ou les nutriments et la compétition aérienne pour la lumière (Tilman, 1985; Cahill, 1999).

La compétition peut mettre en jeu des processus n'étant pas liée aux ressources. C'est la compétition par interférence. La préemption de l'espace peut être considérée comme telle (Grime 1973, 1977). Certaines plantes sont également capables de libérer dans le milieu par les racines ou à travers leur litière des composés chimiques secondaires qui affectent directement la performance des plantes voisines, c'est l'allélopathie (Rice, 1984 et Wardle, 1998).

Chaque espèce possède des capacités compétitrices particulières dépendant de ses propres tolérances et de son effet sur les autres plantes. On distingue ainsi la réponse compétitrice et l'effet compétiteur (Goldberg et Landa, 1991). L'effet compétiteur correspond à la capacité d'une espèce à abaisser les performances des voisins alors que la réponse compétitrice d'une espèce représente son aptitude à tolérer cet effet suppressif.

La compétition est dite **symétrique** lorsque deux plantes, à taille égale, possèdent un effet compétitif équivalent ; dans ce cas, l'effet compétitif sera alors proportionnel à la taille des individus. La compétition sera asymétrique si l'un des deux compétiteurs peut acquérir plus de ressources que ce que l'on attendrait proportionnellement à sa biomasse (Weiner, 1990 et Cahill, 1999).
La compétition pour la lumière est souvent considérée comme **asymétrique**. La lumière étant une source unidirectionnelle, les plantes de plus grande taille auront un accès préférentiel pour cette ressource par rapport aux plantes situées sous leur ombrage (Wedin et Tilman, 1993). Pour les ressources du sol, la nature de la compétition dépendrait de la distribution des ressources (Schwinning et Ehleringer, 2001; Schwinning et Parsons, 1996). Si les ressources sont réparties de façon homogène, on aura tendance à observer de la compétition symétrique. Si les ressources sont hétérogènes (patch de nutriments), la compétition est asymétrique.

Les principes par lesquels les plantes entrent en compétition ont été sources de nombreux débats centrés principalement sur deux théories, celle de Tilman (1985) et de Grime (1979), avec encore une influence importante actuellement (Craine, 2005; Grime, 2007; Tilman 2007).

Grime (1979) considère que la compétition n'est pas constante, et qu'elle se fait uniquement dans les milieux les plus productifs. En effet, Grime distingue trois mécanismes majeurs : la compétition, la perturbation (tous facteurs susceptibles d'entraîner une destruction partielle ou totale du matériel végétal ; feu, fauche, pâturage) et le stress (tous facteurs entraînant une limitation dans la croissance des végétaux). En fonction des conditions environnementales du milieu, on aura dominance d'espèces adaptées à la compétition, à la perturbation ou au stress. Selon cette théorie, la compétition est considérée moins importante dans les milieux pauvres et/ou très perturbés. Elle s'effectue principalement comme une course pour l'accumulation des ressources disponibles. Grime définit ainsi trois catégories de stratégies végétales illustrées dans son célèbre modèle « CSR » (figure 7):

- **les espèces compétitrices C** : espèces pérennes à forte stature, à croissance rapide, produisant d'importantes quantités de litière. Ces traits leurs procurent une forte capacité d'acquisition des ressources souterraines et aériennes. Elles dominent les milieux productifs et peu contraignants
- **les espèces tolérantes au stress S** : espèces de petite taille, possédant une croissance lente et une faible allocation à la reproduction. Elles dominent les milieux physiquement contraints.
- **Les espèces rudérales R** : espèces de petite stature, à croissance rapide à forte allocation vers la reproduction et la colonisation. Elles dominent les milieux perturbés.

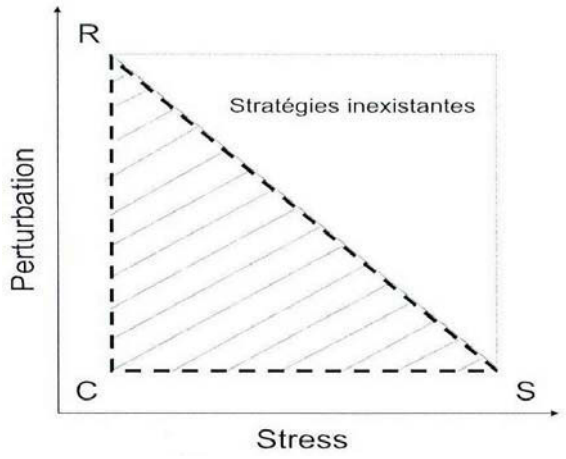


Figure 7: Illustration du modèle de Grime (1973) le long d'un axe de stress et de perturbation. C, stratégie compétitrice, S, stratégie stress tolérante, R, stratégie Rudérale. La partie blanche indique les stratégies inexistantes pour Grime (Gross 2007).

Pour Tilman, la compétition est présente dans tous les milieux et reste constante quels que soient les niveaux de ressources, principalement des nutriments et de la lumière (ressource-ratio hypothesis, 1985, 1990). Une des hypothèses formulées par Tilman est que l'acquisition des ressources limitantes est un facteur important pour déterminer l'espèce dominante dans un habitat donné.

Selon ce dernier les plantes les plus compétitives sont celles étant les mieux adaptées à maximiser l'utilisation des ressources limitantes en diminuant la ressource au dessous de la concentration nécessaire pour la survie des compétiteurs. De ce fait, les plantes les plus compétitrices ne sont pas nécessairement celles qui accumulent les ressources les plus rapidement mais plutôt celles qui sont aptes à croître, survivre et se reproduire malgré de faibles concentrations de la ressource la plus limitante du milieu.

Il suppose que le long d'une succession existe un gradient inverse de disponibilité en nutriments et de disponibilité en lumière. L'auteur fait la distinction entre compétition racinaire et compétition aérienne, la compétition racinaire se faisant surtout dans les milieux stressants où les ressources du sol sont limitantes, tandis que dans les milieux plus favorables, où les ressources du sol ne sont plus limitantes, on observe plutôt une compétition aérienne pour la lumière. Le long de ce double gradient se succèdent des espèces caractérisées par des traits de vie différents, qui sont des compétiteurs supérieurs (figure 8).

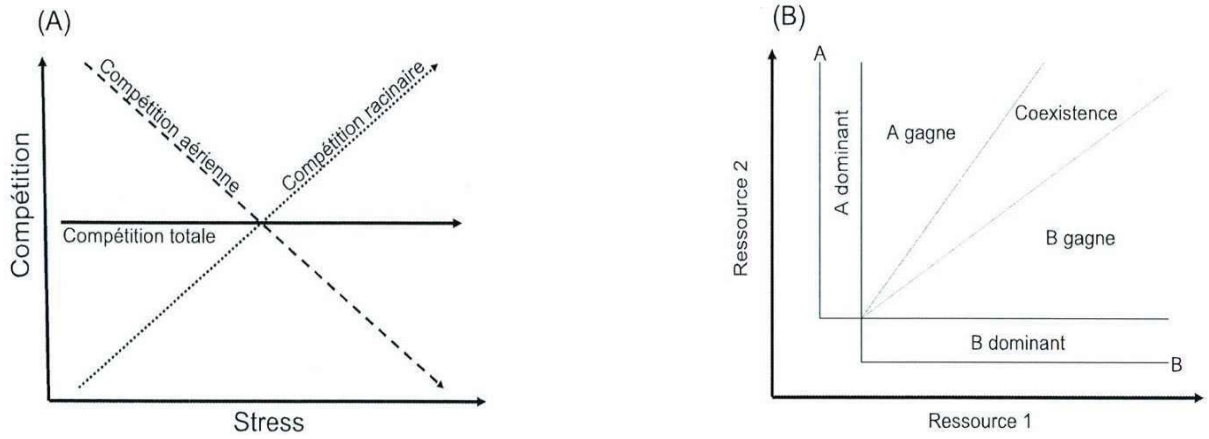


Figure 8: Représentation du modèle R* Tilman (1985). (A) Evolution de l'intensité de la compétition par le modèle de Tilman le long d'un gradient de stress, la compétition reste constante mais passe d'une compétition aérienne dans les milieux peu contraints à de la compétition racinaire dans les milieux stressant. (B) Mécanismes de coexistence entre deux espèces A et B qui entrent en compétition pour deux ressources 1 et 2. Les lignes pleines représentent les isoclines de croissance 0 pour les espèces. Les lignes en pointiller indiquent l'aire d'équilibre dans laquelle les espèces peuvent coexister. Si la ressource R2 est trop faible B gagnera car il a la plus basse isocline. Si R1 devient limitant A gagne (Gross 2007).

Compétition plurispécifique : le cas particulier du trio strate arborée – végétation du sous-bois – semis d'arbres

Dans les plantations forestières, la végétation naturelle montre un développement très rapide tout au long des premières années qui suivent l'installation et le succès de la régénération est déterminé en grande partie par l'abondance et la composition de cette végétation (Frochot et al. 1986). Cette végétation nommée **« accompagnatrice ou interférente »,** interagit avec les plants selon plusieurs mécanismes dont les principaux sont la compétition pour l'eau et les éléments minéraux du sol, la compétition pour la lumière, l'effet abri aérien, et les phénomènes d'allélopathie. Chacune de ces interactions a un effet sur les jeunes plants.

Ces effets sont d'autant plus gênants que leur impact peut se ressentir pendant de nombreuses années (Wagner et al. 2006). En effet selon ses caractéristiques développementales et morphologiques, la végétation herbacée et arbustive interagit différemment avec les semis ligneux lors du processus de régénération.

Prenons l'exemple des graminées pérennes héliophiles qui sont connues dans le monde entier pour leur forte capacité à conquérir rapidement les milieux ouverts et prélever l'eau à leur profit. Ce sont de remarquables compétitrices pour l'eau, ainsi que pour l'azote et les éléments nutritifs (McDonald, 1986; Collet et al. 1999; Balandier et al. 2006, Coll et al. 2003, 2004). Ces effets combinés sont particulièrement conséquents sur jeunes plants où ils entraînent stagnation de croissance ou mortalité (Frochot et al. 1986; Lévy et al. 1990). Des dicotylédones pérennes (comme Epilobium, Melilotus…) ou des mélanges de haute taille (*Artemisia*, *Eupatorium cannabium*…) en milieu riche forment des peuplements végétaux à peu près impénétrables à la lumière entrainant la mort des plants qu'ils dominent. Ces espèces sont des compétiteurs pour les ressources souterraines, en particulier pour l'eau, et sont responsables d'une réduction de croissance des plants et arbres voisins. En outre, par la densité de leur feuillage, certains arbustes constituent des fourrés très denses qui privent de lumière les semis qu'ils recouvrent, et entraînent leur mort, qu'ils soient des essences de lumière (chêne), d'ombre ou de demi-ombre (Hêtre). C'est le cas par exemple de la Ronce (*Rubus fructicosus*) et du Genêt (*Genista tinctoria*), de l'Ajonc (*Ulex europaeus*), du Rhododendron (*Rhododendron* sp.). Certains petits arbustes du genre *Rubus*, *Genista* et *Sesbania* sont souvent très problématiques, ils développent ainsi un système racinaire qui n'est pas assez dense que celui des graminées mais par contre plus profond (Kutschera et Lichtenegger, 1992). Ce qui leur permet de tirer des quantités importantes d'eau et de nutriments du sol (Morris et al. 1993; Thevathasan et al. 2000; Fotelli et al. 2001, 2002) et par conséquent réduire la croissance des jeunes plants. Leur effet dramatique le plus souligné est la réduction de la disponibilité de la lumière, ils développent une taille moyenne qui peut atteindre 2 m dans certains cas permettant de couvrir les jeunes plants.

Ainsi, Gaudio (2010) souligne l'impact négatif de la callune, de la fougère et de la molinie sur la croissance des semis de Pin sylvestre. Donnant l'exemple de la callune, la croissance des semis de Pin sylvestre est réduite à partir d'un taux de recouvrement de cette dernière d'environ 50% atteint pour un éclairement relatif de 20 – 25%. Cependant si les éclairements en sous-bois sont supérieurs à 20 – 25%, la callune est trop développée et inhibe le développement des semis. Ceci semble provenir du fait qu'un couvert trop dense crée une

gaine autour des semis empêchant l'éclairement d'atteindre les aiguilles des semis, qui voient donc leur photosynthèse atténuée.

O'Brien et al. (2007) ont montré que la probabilité de régénération des semis de *Pinus radiata*, poussant sous un pourcentage moyen du couvert arbustif (*Baccharis pilularis* D.C., *Toxicodendron diversilobum* E. Greene, *Rubus ursinus* Cham. et Schldl.,…) de 28% auquel correspond un couvert arboré de 83%, est de 19.2%. Une augmentation de ce pourcentage du couvert arbustif de 13% fait diminuer la probabilité de régénération de 7.9 à 11.3%. Ceci est, probablement dû à une intensification de la concurrence pour la lumière et l'humidité (Facelli et Pickett, 1991a; Schupp, 1995; Aussenac, 2000). Ainsi, dans une plantation installée sur un site soumis à une sécheresse printanière intense près de Wittenheim (Bas-Rhin), trois intensités de contrôle de la végétation accompagnatrice ont été appliquées : un désherbage intense (atrazine, 6 000g de matière active à l'hectare), un désherbage plus léger (atrazine, 4 000 g de matière active à l'hectare), et un témoin non désherbé. La couverture herbacée en fin de première année variait de 15% dans les parcelles fortement désherbées à 90% dans celles témoin. Sur les 480 chênes plantés, 230 sont morts au cours des deux premières années, le taux de mortalité variant de 20% dans les parcelles fortement désherbées à plus de 60% dans les parcelles témoin. Ainsi la végétation accompagnatrice peut avoir un effet très défavorable sur la reprise des plantations, cet effet paraissant lié à une faible réserve en eau du sol.

Toutefois, certains auteurs comme Caccia et Ballaré (1998) ont montré dans une étude sur la régénération du Sapin de Douglas (*Pseudotsuga menziesii* (Mirb.) Franco) dans le sud-ouest de l'Argentine, que les effets négatifs de la végétation du sous-étage sur la croissance et la survie des semis peuvent être indirects et paraissent d'une suprême importance. En effet la présence de poches de végétation dense en sous-étage favorise la consommation des graines et des semis de *P. menziesii* par les rongeurs.

Outre la végétation du sous-bois, qui semble avoir un effet compétiteur vis-à-vis de la régénération, la canopée arborée adulte peut également jouer un rôle important (Balandier et al. 2007).

Le sous-bois autre que les semis et les jeunes plants, représenté par les arbustes et les herbacées, est une composante de la biodiversité forestière. Il est bien établi qu'il existe à part les interactions entre la végétation du sous-bois elle-même, une interaction de compétition entre cette dernière et l'étage dominant pour certaines ressources tel que la lumière, l'eau et les nutriments (Abrams et Dickmann, 1982; Brumelis et Carleton, 1989; George et Bazzaz, 1999). La lumière disponible en sous-bois, facteur auquel on va s'intéresser dans notre étude,

est une résultante directe de la structure spatiale du couvert arboré et dont la quantité dépend de la densité et la dimension des arbres adultes ainsi que la taille des trouées (Gaudio, 2010). Certaines ambiances forestières sont favorables au développement d'espèces végétales plutôt sciaphiles ou plutôt héliophiles, tolérant ou pas un stress hydrique ou des températures extrêmes.

Selon Gilliam et Turril (1993) la distribution des strates (Messier et al. 1998) et de la biomasse (Ohman et Grigal, 1985; Tappeiner et Zasada, 1993; Huffman et al. 1994) de la végétation du sous-bois est de plus en plus limité par la disponibilité de la lumière lorsque le couvert arboré est dense et stratifié. Ces interactions peuvent varier durant le développement de la forêt et particulièrement dans le cas des changements dans la structure verticale avec le temps.

Dans des forêts de *Pinus ponderosa* en Oregon, une étude menée par Riegel et al. (1992, 1995) souligne que la densité et le couvert de la plupart des espèces herbacées semble répondre positivement à l'augmentation de la lumière et des ressources du sous-bois (eau, nutriments). Outre la densité du couvert, Clary et al. (1975) Wilson (1987) Clary (1988) Moore et Deiter (1992) démontrent que la productivité et la biomasse des herbacées, graminées et d'arbustes évoluent au sens inverse d'un couvert de plus en plus dense d'arbres de *Pinus ponderosa*. Dans le même contexte, Bailey et al. (1998), Thomas et al. (1999) montrent que l'application des coupes d'éclaircie dans les jeunes plants fait augmenter le couvert et la biomasse des espèces du sous-bois.

La régénération naturelle est sous l'influence de la densité et la qualité des arbres semenciers (McDonald, 1980; Heidmann et al. 1982; Shepperd et al. 2006), ainsi que la répartition spatiale des arbres dominants (Sánchez Meador et al. 2009). Sous un peuplement fermé, la densité des semis est faible du fait de la réduction de la disponibilité de la lumière et de l'augmentation de l'épaisseur de la litière (Stein et Kimberling, 2003) ; on parle dans ce cas d'un effet direct de la strate arborée. Bailey et Covington (2002) montre que les arbres adultes peuvent avoir un effet négatif indirect sur la régénération : sous un peuplement de plus en plus ouvert, une réduction du nombre d'arbres de l'étage dominant favorise le développement important des espèces herbacées grâce à l'augmentation de la disponibilité de la lumière ce qui induit une diminution de la régénération des pins qui entrent en compétition avec certaines espèces de graminées vivaces.

Dans un écosystème forestier, arbres adultes, végétation du sous-bois et semis des arbres utilisent les mêmes ressources du milieu notamment la lumière. Prenons l'exemple d'une étude réalisée par Pardos et al. (2007) sur la régénération naturelle de Pin sylvestre en Espagne dans des peuplements caractérisés par des sous-bois plus au moins éclairés et par conséquent plus au moins envahis par une végétation de graminées. Les auteurs mettent en évidence que pour des intensités lumineuses faibles à modérées, la végétation herbacée n'a qu'un faible impact sur la germination et l'émergence des semis de pin. Pour des fortes intensités d'éclairement, le développement de la végétation du sous-bois est positivement lié à l'éclairement, elle devient alors trop dense et inhibe le développement des semis de pin.
L'effet négatif de la compétition sur les semis de pin ne se ressent que pour de fortes intensités lumineuses. . Il est donc important de comprendre la variation de cette ressource pour caractériser la dynamique de compétition entre les différentes strates et l'évolution de la régénération.

I.2.2 Le concept d'allélopathie

Rice (1984) définit le concept d'allélopathie comme étant « tout effet direct ou indirect, d'une plante (micro-organismes inclus) sur une autre, par le biais de composés biochimiques libérés dans l'environnement ». Kruse et al. (2000) définissent l'allélopathie comme un mécanisme d'interférence entre une plante qui émet des composés chimiques, par le matériel végétal mort (litière) ou vivant, sur une autre, exerçant un effet généralement négatif. C'est un mécanisme qui permet aux espèces présentes de limiter l'installation de nouvelles espèces même dans l'hypothèse d'une destruction partielle des tissus de la plante : les composés chimiques émis dans le milieu peuvent être à l'origine d'un blocage successionel.
Ces composés secondaires (acides phénoliques, flavonoïdes, terpénoïdes et alcaloïdes) se retrouveront ainsi dans l'environnement via quatre principaux mécanismes : l'exsudation racinaire, la lixiviation des pluviolessivats, la volatilisation et la décomposition de la litière).
A partir des années 1970, des investigations menées en forêt boréale canadienne ont mis en évidence les potentialités allélopathiques de différentes espèces feuillues comme *Acer saccharum* (Tubbs 1973), *Populus balsamifera* (Jobidon et Thibault, 1982). Plus encore que les espèces feuillues, les espèces résineuses ont été étudiées sous l'angle de la production de ces substances allélopathiques. En France, dans les sapinières vosgiennes, l'action inhibitrice de composés hydrosolubles produits par le Sapin blanc (*Abies alba*) sur ses semis a été démontrée (Becker et Drapier, 1984). Des observations similaires ont été faites sur des semis d'Épicéa (*Picea abies*), dont la germination et la croissance se sont révélées sensibles à un métabolite de l'Épicea (Gallet, 1994). Dans ces deux cas, les inhibitions de croissance des

semis de conifères ont également été observées avec des extraits de plantes du sous-bois : *Festuca altissima* et *Festuca sylvatica* pour le Sapin (Beccker et Bennett, 1980; Becker et Drapier, 1985), et *Vaccinium myrtillus* et *Pteridium aquilinum* pour l'Épicéa (Pellissier 1993). En outre, certaines graminées comme la Molinie (*Molinia caerulea*) ou la grande Fétuque (*Festuca sylvatica*) et certains Carex (Carex brizoïdes) développent des effets phytotoxiques par allélopathie sur les semis des essences ligneuses (Becker, 1984; Gallet et Pellissier, 2002). Ou également le cas de certaines éricacées comme la Callume ou la Myrtille émettant des substances allélopathiques qui inhibent la croissance des jeunes arbres ou entraînent leur mortalité.

Les effets de l'allélopathie ont été considérés parmi les causes de l'échec de la régénération chez les conifères (Mallik, 2003). Fernandez et al. (2008) ont mis en évidence dans une expérimentation menée dans des conditions contrôlées, l'effet autotoxique de certaines parties des arbres de Pin d'Alep (aiguilles vertes, racines) prélevées d'un jeune peuplement ainsi que d'un autre vieux via la production de certains composés phénoliques (acide vanillique, acide syringique, acide gallique, acide p-couramique, acide ferulique, acide benzoïque) (Pasqualini et al. 2003; Fernanadez et al. 2006) mais aussi via des terpénoïdes (Llusia et Penuelas, 2000; Ormeno et al. 2007). Parmi les composés phénoliques identifiés dans des extraits aqueux du Pin d'Alep, l'acide vanilique et l'acide ferulique sont connus comme des agents antimitotiques (Sampietro et al. 2006) alors que l'acide benzoïque agit sur la distribution de l'eau par altération des canaux (Kaur et al. 2005). Cette étude montre que la libération des composés allélochimiques dans l'environnement est dépendante de l'âge et l'organe de l'espèce en considération, en effet les jeunes pins présentent une auto-inhibition pour la germination alors que les vieux ayant un effet remarquable sur la croissance des plants. En outre, les extraits d'aiguilles, qui se rapprochent des lixiviats naturels, présentent un effet dose plus importants que les extraits des racines mais seulement sur la germination. Ce phénomène a été déjà observé chez plusieurs espèces tel que *Medicago stavia* L. (Chung et Miller, 1995) ou *Pinus densiflora* Sieb. et Zucc. Pour lesquels les extraits d'aiguilles présentent un effet inhibiteur plus important que ceux des racines sur *Robinia pseudoacacia* L. (Bong-Seop, 1992). Fernandez et al. (2008) ont montré également que la litière semble avoir l'effet inhibiteur le plus important sur la germination, le taux de germination le plus faible (moins de 30%) est observé dans le cas d'un sol couvert de litière provenant de vieux pins.

En effet, la litière semble avoir à côté de son effet phytotoxique, un effet de barrière physique empêchant la germination.

Comme est le cas dans cette étude, certaines autres (Molokovsky et Augusourger, 1992; Peterson et Facelli, 1992) ont montré que la litière est également un facteur à ne pas négliger, car son action est souvent très distincte des organes verts (Facelli et Pickett, 1991 a et b; Tilman, 1993; Chambers, 1995; Suding et Goldberg, 1999; Foster, 1999), elle limite le succès d'émergence pour de nombreuses espèces lorsque les graines sont semées au dessus.

En effet, une litière épaisse (1) limite directement la ressource lumineuse au niveau du sol quantitativement que qualitativement surtout chez les espèces intolérantes à l'ombre (la lumière transmise à travers la litière ayant un rapport rouge/rouge lointain très faible (Vásquez-Yannes et al. 1990). (2) Elle forme une barrière physique à la croissance des plantules à l'accès des graines au sol (Facelli et Pickett, 1991 a et b) (3) Elle modifie la teneur en humidité du sol en réduisant l'infiltration de l'eau et l'évaporation (Facelli et Pickett, 1991). (4) Finalement, la litière peut modifier la décomposition de la matière organique et le cycle des éléments nutritifs du sol (McClaugherty et al. 1985) ainsi qu'augmenter les chances d'exposition à des agents pathogènes et des insectes prédateurs (Itoh, 1995).

Baker et Murray (2010) montrent par exemple dans une expérimentation menée sur *Pinus radiata* et en faisant varier l'épaisseur des couches de litière, qu'une litière de plus en plus épaisse fait diminuer d'une part l'établissement et la survie des jeunes plants de *P. radiata* et d'autre part la biomasse de leur aiguilles et racines. Caccia et Ballaré (1998) montrent également, dans une étude sur la régénération du sapin de Douglas (*Pseudotsuga menziesii* Mirb.) Franco) que l'effet inhibiteur principal de la litière sur l'établissement des semis se manifeste par le fait d'empêcher le contact entre les racines et le sol minéral. En effet aux alentour de 60% des graines, situées au dessus d'une couche de 2 cm de litière qui correspond approximativement à 2 ou 4 cm du niveau du sol minéral, sont soumises à un risque de mortalité sévère.

En outre Caccia et Ballaré (1998) démontre qu'après la dispersion des graines de Sapin de Douglas et en absence de la végétation du sous-bois, le facteur principal limitant l'établissement des semis semble être la litière par contre en présence de la végétation du sous-bois le facteur limitant est la prédation.

I.2.3 Le concept de facilitation

L'idée d'une interaction positive entre individus comme processus à part entière dans le fonctionnement des écosystèmes acquiert peu à peu une place que la compétition avait monopolisée dans la littérature écologique pendant plusieurs décennies. Ce changement de

paradigme s'est opéré depuis une vingtaine d'années (Hunter et Aarssen, 1988; Bertness et Callaway 1994, Brooker et Callaghan 1998, Bruno et al. 2003). Selon Callaway (1995), on parle de facilitation seulement si un des deux individus impliqués dans l'interaction tire profit de l'association sans pour autant nuire à l'autre. La facilitation entre deux ou plusieurs espèces (Brooker et al. 2008, Bruno et al. 2003) permet, en partant d'une niche fondamentale d'étendre cette même niche (Figure 9), elle agit en réduisant les impacts négatifs d'un environnement stressant (Callaway, 1995; Stachowicz, 2001; Bruno et al. 2003; Tirado et Pugnaire, 2005).

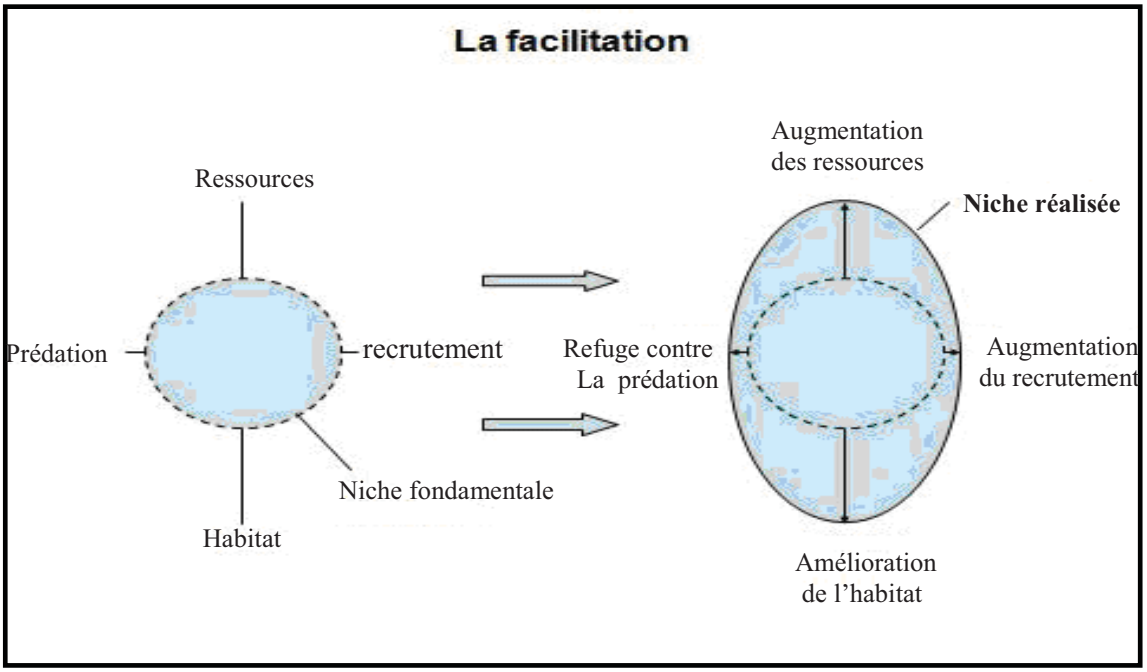


Figure 9: Accroissement de la niche fondamentale sous l'effet de la facilitation (Bruno et al. 2003)

Le terme facilitation comprend une large gamme de mécanismes modifiant le micro-habitat ainsi que la disponibilité des ressources à savoir le maintient de l'humidité du sol (Castro et al. 2004), la diminution du déficit de pression de vapeur d'eau de l'air, un ombrage favorisant l'activité photosynthétique en réduisant la photo-inhibition (Gómez-Aparicio et al. 2005a), l'augmentation de la teneur en nutriments (Franco et Nobel, 1989) et la réduction de la compaction du sol, favorisant un enracinement des plantules en profondeur (Gómez-Aparicio et al. 2005b).

Certaines formes d'interactions positives entre espèces peuvent se faire via d'autres niveaux trophiques, au travers d'une modification de l'action de la pédofaune, de l'action des herbivores ou des pollinisateurs, ou enfin aux dépens d'autres plantes, par exemple en

diminuant la susceptibilité au feu via la réduction de la strate herbacée. A l'heure actuelle, deux types de facilitation sont distingués ; la facilitation directe et la facilitation indirecte. La facilitation est dite **directe** lorsque la plante **nurse** également appelée « **benefactor species** » agit directement sur la plante par amélioration des conditions de l'habitat. Castro et al. (2002) donnent l'exemple d'une étude réalisé en Espagne (Sierra Nevada) sur la survie des semis de deux conifères (*Pinus nigra* et *Pinus sylvestris* L.) sous différents traitements parmi eux : (1) semis plantés sous un couvert arbustif de *Salvia Lavandulifolia,* (2) semis plantés en absence de tout couvert. Les résultats montrent que la survie des plantules de pins est meilleure sous couvert arbustif qu'en absence. Cette différence de survie entre les microhabitats suggère un effet bénéfique multiple des arbustes en été ainsi qu'en hiver. En été, la présence des arbustes peut avoir un effet facilitateur direct lié à l'ombrage réduisant l'évaporation de l'eau du sol et la transpiration (Larcher, 1995; Lambers et al. 1998), par contre, en hiver l'effet bénéfique des arbustes semble être le résultat d'une protection des semis contre le gel du sol.

En fait, l'hypothèse d'un effet bénéfique global de la strate arbustive sur la survie de jeunes arbres est supportée par un nombre grandissant d'études (Plieninger et al. 2010) surtout sous climat méditerranéen. Ces écosystèmes méditerranéens constituent les systèmes idéals mettant en évidence l'importance des mécanismes de facilitation (amélioration des microhabitats et protection de l'herbivorie) dans les communautés végétales en raison des caractéristiques physiques dures de ces milieux. Une sécheresse au cours de l'été limitant la régénération en provoquant la mortalité des semis durant les premiers stades de leur cycle de vie.

D'où l'importance de l'effet du couvert d'arbustes tamponnant les conditions microclimatiques (réduction du rayonnement solaire, température du sol, conservant l'humidité du sol et en augmentant la teneur en nutriments) (García, 2001; Gómez et al. 2001a; Castro et al. 2004; Gómez-Aparicio et al. 2005a). En outre, cette strate arbustive agit contre l'herbivorie en formant des refuges favorisant le succès du recrutement de certaines espèces.

Certaines études ont confirmé l'effet facilitatif décrit ci-dessus sur des espèces de pins, tel que *P. sylvestris* et *P. nigra* (Castro et al. 2004; Gómez-Aparicio et al. 2005a), *P. halepensis* (Gómez-Aparicio et al. 2005a), montrant un pourcentage de survie assez important sous un couvert de *Salvia lavandulifolia*, *Santolina canescens* et *Ulex parviflorus* que dans des espaces ouverts ou la strate arbuste est éliminée ou coupée. Cet effet positif des arbustes sur la survie des semis a été également souligné au nord de l'Amérique dans une forêt de *P. ponderosa* dans un écosystème aride (Keyes et Maguire, 2005) et autres conifères comme

Austrocedrus chilensis dans des forêts en Patagonie (Kitzberger et al. 2000, Letourneau et al. 2004). Autre étude réalisée par Tíscar et al. (2011) ont montré que la régénération naturelle de *P. nigra* est facilitée par un couvert de *Juniperus communis* par contre *Berbis hispanica* et d'autres arbustes pionniers (*Erinacea anthyllis* et *Teucrium poleum*) n'ont enregistré aucun effet. Toutefois ces auteurs montrent qu'un pourcentage de couvert intermédiaire (*Juniperus communiss*) donne le meilleur taux de survie des semis parce qu'un couvert dense peut être à l'origine d'une sécheresse de plus en plus nocive.

La facilitation a été illustrée dans l'article de García et al. (2011) qui s'est focalisé sur une suivie de deux années consécutives de la régénération naturelle de *Pinus pinaster* au centre de l'Espagne. Les auteurs ont montré que l'émergence et la survie des semis est meilleure sous un couvert fermé malgré la nature intolérante à l'ombrage de cette espèce.
De ce fait, le rayonnement solaire semble être le facteur principal définissant la niche de régénération de cette espèce et par conséquent un milieu ouvert caractérisé par des conditions environnementales stressantes empêche la germination et l'émergence.

Dans le même ordre des idées, Fajardo et al. (2006) ont observé que sous climat sec la survie des germinants de *Pinus ponderosa* est améliorée à proximité des arbres adultes créant un ombrage les protégeant de la photinhibition (Valladares et al. 2005) en diminuant la transpiration et le stress thermique.

Outre le couvert arbustif et arboré ; Pearson (1942), Heidmann et al (1982) montrent que la végétation herbacée peut faciliter la régénération naturelle en empêchant la dessiccation et la mortalité des semis causée par une exposition directe à la lumière ou au vent.

L'effet facilatitafif de la végétation du sous-bois sur la régénération est plus remarquable durant les premiers stades du cycle de vie, cet effet devient compétitif à des stades avancés (croissance, augmentation de la taille) ou les demandes en ressources du milieu deviennent de plus en plus importante. Une étude sur le Pin ponderosa (*Pinus ponderosa*) au centre d'Oregon (USA) illustre l'importance de la taille et le stade de vie dans ce type de réaction. Les auteurs Keys et al. (2001) ont mis en évidence un effet facilatitif du couvert des arbustes sur le recrutement et la survie des semis de cette espèce, cependant cette interaction s'est transformée en une compétition aux stades de jeunes plants. Dans le même contexte García-Salmerón (1995), Mesón et Montoya (1993) et Serrada (1995) ont souligné que la végétation préexistante semble être une source de compétition au stade de jeunes plants. Les mêmes

conclusions sont tirées sous un climat méditerranéen ou les arbustes et quelques espèces de graminées ont joué un rôle facilitatif durant les premiers stades d'établissement de certaines espèces ligneuses plantés.

Lorsqu'un troisième individu (végétal ou animal) intervient pour modifier les interactions entre la plante nurse et la cible, on parle alors d'interaction **indirecte** (Corket, 2001; Pagès et al. 2003; Brooker et al. 2007; Anthelme et Michalet, 2009).

D'autres auteurs ont mis en évidence des effets indirects positifs de buissons sur l'installation de ligneux par réduction de la compétition herbacée (Siemann et Rogers, 2003; Kunstler et al. 2006). Par exemple, dans les pelouses, l'ombrage des buissons peut réduire la biomasse herbacée et permet l'installation des plantules des espèces les plus sensibles à la compétition herbacée, comme *Fagus sylvatica* (Kunstler et al. 2006).

Dans des conditions à faible alimentation hydrique, la Ronce, par exemple, empêche le retour des graminées (Dreyfus, 1984) et permet le développement des semis d'essences feuillues (Du Boulay, 1986) elle protège en outre ces derniers contre le gel et le gibier. Prenons aussi le cas de quelques essences ligneuses (Bouleau, Charme, etc.), qui grâce à leur ombrage, contrôlent les espèces herbacées en réduisant leur pouvoir compétiteur et par conséquent elles permettent d'améliorer la forme (rectitude et branchaison) des jeunes arbres qu'elles abritent et, souvent, d'améliorer leur croissance en hauteur (Démolis, 1996; Collet et al. 1998).

Gaudio et al. (2010) ont montré que lors de la création d'une trouée, si l'éclairement arrivant en sous-bois est de 19-25%, l'impact des arbres adultes de *Pinus sylvestris* via une diminution du taux de recouvrement de la callune comparativement à la pleine lumière est plus positif pour les semis de pin que leur impact via une diminution de l'éclairement en sous-bois.

O'Brien et al. (2007) ont montré également dans une étude sur la régénération, qu'une augmentation du couvert arboré améliore indirectement la probabilité de la régénération des semis de *Pinus radiata* en empêchant l'établissement et la croissance des arbustes jouant le rôle d'une végétation compétitrice d'une part ou en modifiant les caractéristiques du microsite tel que les régimes de l'humidité du sol et la température de l'air.

I.2.4 Balance compétition-facilitation

La mise en évidence d'interactions entre plantes est rendue délicate par la superposition d'effets antagonistes. Ainsi, compétition, facilitation et allélopathie se superposent dans le bilan qui peut être fait de l'état ou de la distribution des individus à un moment donné.

Les interactions entre les organismes ont toujours eu lieu dans des milieux ou les processus abiotiques et biotiques sont complexes mais généralement étudiées isolement. Cependant, facilitation et compétition n'agissent pas d'une manière isolée dans la nature, mais par contre au sein de la même communauté et de la même espèce ce qui sera à l'origine des effets complexes et variables.

L'importance de ces deux processus dans la structuration de ces communautés est variable selon l'espace et le temps et soumise à certains facteurs tel que les différents **stades de vie** de la plante (Chapin et al. 1994, Pugnaire et al. 1996), **physiologie** des espèces en interactions (Callaway et Walker, 1997) et **l'intensité du stress abiotique** (Bertness et Callaway, 1994).

Gradient du stress abiotique et balance entre compétition-facilitation :

Bertness et Callaway (1994) ont été les premiers à émettre l'hypothèse que la balance entre compétition et facilitation variait le long des gradients de stress et de perturbation, la facilitation serait le mécanisme dominant dans les communautés fortement stressées/perturbées alors que la compétition dominerait surtout dans les milieux productifs et stables. Certaines études non expérimentales ont indiqué que les effets de la compétition sont plus forts dans les années humides et fraîches alors que ceux facilitatifs sont dominants dans les années sèches et chaudes (Fuentes et al. 1984; De Jong et Klinkhamer, 1988; McClaran et Bartolome, 1989; Belsky, 1994; Pugnaire et Lazaro, 2000).

***Stade de vie et balance entre compétition-facilitation** :*

Les stades de vie (graines, semis, juvéniles, adultes pré-producteurs, adultes producteurs, adultes sénescents) peuvent influencer les interactions entre les espèces végétales. La taille et la densité des plantes augmentent en fonction de l'évolution d'un stade à un autre ce qui leur confère une capacité compétitive importante (Goldsmith, 1978; Keddy and Shipley, 1989). Sous différents milieux, y compris le climat méditerranéen (Fuentes et al. 1984), la balance entre compétition et facilitation est soumise aux différents stades de vie du bienfaiteur et du bénéficiaire. En effet, les effets positifs des plantes nurses sont forts lorsque les bénéficiaires sont jeunes et petits. Lorsque les bénéficiaires sont plus âgés et plus grands, les interactions compétitives peuvent finir par dominer et même causer la mortalité des bienfaiteurs. Kellman et Kading (1992) ont montré que la force des interactions de facilitation dépend de l'âge des plantes nurses. En effet, la densité des semis et des gaulis de *Pinus strobus* et *Pinus resinosa* étaient importantes sous des canopées matures de *Quercus rubra* âgés (>35 ans). Cependant,

cet effet de facilitation a disparu sous des jeunes arbres de *Q. rubra* (>35ans) et aucun établissement de *P. strobus* et *P. resinosa* n'a été observé.

I.2.5 Conclusion

La combinaison complexe entre les interactions négatives (compétition, allélopathie) et positives (facilitation) intervenant entre les plantes est fréquente dans la plupart des communautés et des biomes (Callaway, 1995). Ces interactions peuvent se décrire selon le modèle du Stress Gradient Hypothesis proposé par Bertness et Callaway (1994) selon lequel les interactions sont de nature compétitive dans un milieu ou le stress est faible (typiquement zone tempérée) ou facilitative dans le cas des milieux à stress élevé (milieu méditerranéen).

En effet, l'importance des interactions plante-plante semble varier en fonction de l'hétérogénéité de l'environnement (Hartgerink et Bazzaz, 1984; Kitzberger et al. 2000, Tielbörger et Kadmon, 2000; Beckage et Clark, 2003), l'intensité du stress abiotique (Bertness et Callaway, 1994), stade de vie, taille, la physiologie des espèces en interaction (Callaway et Walker, 1997; Holmgren et al. 1997, Rodríguez-García et al. 2011) ou encore lié à l'herbivorie.

La régénération naturelle est un phénomène imprévisible et très complexe ; sa réussite nécessite la compréhension des différentes interactions qui existent entre l'espèce considérée et son environnement et l'ensemble des êtres vivants qui interagissent avec elle et partagent son espace de vie. Cependant la connaissance de la biologie et de l'autoécologie de l'espèce est aussi primordiale.

Dans la partie suivante, nous identifions de façon détaillée l'espèce « Pin pignon » dans son environnement méditerranéen

I.3 Présentation de l'espèce

I.3.1 Taxonomie

Le Pin pignon ou Pin parasol (*Pinus pinea* L.) appartient à la famille des Pinacea (sous famille des Pinoïdae).

Debazac (1977) divise le genre *Pinus* en deux sous-genres : ***Strobus*** et ***Pinus***.

Le sous-genre *Pinus* est à son tour divisé en 6 sections dont la section ***Pinea*** comprenant uniquement l'espèce ***Pinus pinea*** L. Cet auteur signale que certains caractères comme la graine à coque dure, à aile courte, les trachéides transversales à parois minces et sans ornementation rapprochent cette espèce des pins de la section Panyans. Cependant, les bractées et écailles des cônes ou euphylles décurrentes et les cônes à maturation trisannuelle justifient son classement distinct.

Gaussen (1960), classe ***P. pinea*** avec la sous-section cembroïdes et dans la section ***Panyanoïdes***. Enfin Little et Critchfield (1969) considère cette espèce comme la seule appartenant à la sous-section Pinea (section Ternatae Loud, sous-genre ***Pinus***). La position taxonomique du pin pignon est la suivante (Gaussen et al. 1982 et Ozenda, 1991) :

Embranchement	*:*	*Spermaphytes*
Sous Embranchement	*:*	*Gymnospermes*
Classe	*:*	*Coniféropsidae*
Ordre	*:*	*Coniférales*
Famille	*:*	*Pinaceae*
Genre	*:*	*Pinus*
Espèce	*:*	*pinea*

Néanmoins, il existe une variété de pin pignon appelée *'fragilis'* Duhamel. (Syn. *Pinus pinea* L. var. *fragilis* hort.) qui produit des graines à coque fragile. Les différences entre les graines à coque fragile et celles à coque normale concernent leurs dimensions et leur poids. Les premières sont couvertes d'une poudre noire qu'on peut difficilement enlever (Ammannati, 1989 cité par Agrimi et Ciancio, 1994). Une autre forme ornementale naine, *Pinus pinea* var. *correvoniana* Hornib, a été également signalée par Vidakovic (1991).

Mirov (1967) considère ***P. pinea*** comme une espèce isolée des autres espèces méditerranéennes et difficile à classer vu son incompatibilité au croisement avec tous les autres pins.

I.3.2 Hypothèses sur la phylogénie et l'origine de l'espèce :

Les hypothèses actuellement formulées sur la phylogénèse de *P. pinea* sont nombreuses. Selon Klaus (1989), cette espèce appartiendrait au groupe de Pins méditerranéens au sens strict (les pins des côtes méditerranéennes sont *P. canariensis*, *P. halepensis*, *P. brutia*, *P. pinaster*, etc.) qui sont compris dans le sous-groupement *Diploxylon*, dont *P. pinea* partagerait vraisemblablement l'origine.

Francini (1958), qui a étudié en détails les caractéristiques des premiers stades du développement phénologique, a avancé l'hypothèse selon laquelle *P. pinea* serait une espèce d'origine eurasiatique qui se serait développée au tertiaire dans un climat tempéré chaud et humide et qui aurait migré, ultérieurement, dans la région méditerranéenne où elle est restée pendant tout le quaternaire, s'adaptant sans changer ses caractéristiques essentielles.

I.3.3 Aspects génétiques :

Le pin pignon est une espèce qui présente un faible niveau de diversité génétique. En effet, Austerlitz et coll (1999, cité par Khaldi 2009) ont rapporté que sur 213 espèces forestières étudiées sur le plan de la diversité génétique mesurée à l'aide de la valeur de diversité génétique de Nei (H), le pin pignon est considéré comme étant l'une des espèces qui présentent les plus faibles valeurs de H. Il est classé dans cette catégorie avec d'autres espèces telles que *Pinus radiata*, *Pinus resinosa*, *Pinus torreyana*.

Cette diversité est très loin de celles d'autres espèces forestières telles *Picea glauca*, *Robinia pseudoacacia* et *Pinus sylvestris* qui sont très diversifiées sur le plan génétique.

Bien qu'il existe des différences morphologiques notables au sein des peuplements de pin pignon, tous les travaux de recherche qui ont été menés dans le but de caractériser les différentes provenances ou écotypes, n'ont pas pu démontrer de variabilité génétique pour cette espèce. Une analyse caryotypique comparée entre *Pinus pinea* L. et la variété '*fragilis*' a montré qu'elles ont le même nombre de chromosomes (n=12) et que leurs caryotypes présentent une grande analogie (Macchia, 1973). L'hypothèse que le caractère « coque fragile » est un caractère mendélien simple contrôlé par un couple d'allèles est confirmée (Agrimi et Ciancio, 1994). En effet, l'existence de cette variété serait attribuée à une mutation génétique (Fady et coll. 2004).

De même la voie iso-enzymatique du pin pignon n'a abouti à aucune différenciation par cette voie (Fallour et coll, 1997; cité par Khaldi, 2009).

I.3.4 Aire de répartition

Aire naturelle: l'aire d'origine du Pin pignon n'est pas définissable avec certitude. Il s'estime généralement qu'il est presque impossible de distinguer les stations d'origine des stations d'introduction, en raison de la considérable diffusion de l'espèce dans le temps (Rikili, 1943 ; Francini, 1958).

De ce fait les hypothèses concernant son origine sont nombreuses et variées. Francini (1958), a avancé l'hypothèse selon laquelle *P. pinea* serait une espèce d'origine eurasiatique qui se serait développée au tertiaire dans un climat tempéré chaud et humide et qui aurait migré, ultérieurement, dans la région méditerranéenne où elle est restée pendant tout le quaternaire, en s'y adaptant sans changer ses caractéristiques essentielles.

La répartition géographique du Pin pignon semble être soumise à l'impact humain vu son importance économique. En effet, cette espèce anciennement nommée *Pinus domestica* a été largement plantée pour la production des graines autour de la Méditerranée tout au long des temps historiques par les Grecs, les Romains et les Arabes.

Les forêts de pins pignon ont donc été coupées puis l'arbre a été réintroduit comme plantation et comme espèce nouvelle dans de nombreuses régions côtières. Ceci a fortement modifié sa distribution et a rendu impossible de différencier les zones où il avait poussé naturellement de celles où il avait été planté en tant qu'espèce non autochtone. Les excursions de Feinbrun (1959) et les données paléobotaniques (un cône de pin pignon a été trouvé dans les dépôts du pliocène près de Malaga-Espagne) ont permis de conclure que les populations ibériques, turques sont naturelles (voir Agrimi et Ciancio, 1994).

Rikili (1943) en accord avec Eig (1931), soutient que l'aire d'origine se trouve dans le bassin méditerranéen occidental en particulier dans la Péninsule Ibérique où se trouvent les peuplements naturels les plus étendues, et où il atteint l'altitude la plus élevée au dessus du niveau de la mer. Les pinèdes les plus étendues se trouvent dans les régions les plus chaudes de l'Andalousie, de l'Algarve et du Portugal Occidental, mais aussi dans le plateau montagneux inférieur des deux Castilles. D'importantes pinèdes poussent entre la baie de Cadix et l'embouchure du Guadalquivir.

Toutefois, les rares apparitions du pin pignon en Méditerranée orientale correspondent, le plus souvent, à des introductions relativement récentes (Rikili, 1943).

En Afrique du nord, le pin pignon n'existe pas actuellement à l'état spontané. Toutefois, cette absence ne s'explique pas facilement, étant donné sa diffusion dans la méditerranée

occidentale et la présence en Berbérie de toutes les autres espèces euro-ibériques (Sbay, 2000). Apparemment, il s'y serait développé au cours du tertiaire, à la fin de l'oligocène.

Aire de répartition actuelle : La superficie totale couverte par le Pin pignon dans le monde est estimée à 600 000 ha (75% en Espagne, 9% au Portugal, 8% en Turquie, 7% en Italie, 3% en Tunisie, 0,5% au Maroc et le reste en Grèce, Liban, Algérie et en France).
L'aire de diffusion de *P. pinea* comprend la région méditerranéenne septentrionale, de la péninsule Ibérique à l'Anatolie jusqu'aux côtes méridionales de la mer Noire, où, dans certains secteurs, l'espèce est probablement indigène (Rikli, 1943; Critchfield et Little, 1966). Cette aire est illustrée dans la figure (10).

- ***En Turquie***, les peuplements naturels couvrent de vastes zones près de la mer de Marmara, de la mer Egée, en Turquie méridionale et sud oriental (Anatolie, régions de Kozak et de Smyrne).
- ***En Grèce***, *Pinus pinea* pousse dans les régions suivantes : îles de Crête, les îles Egéennes, les îles loniques et la région de Marathon (Sibthorp et Smith, 1813; Romanas, 1989)
- **En Italie**, l'espèce est répandue surtout le long des côtes, surtout le long du littoral de la Toscane et du Latium.
- **En France**, le Pin pignon constitue des petits peuplements plus ou moins réguliers. Ils sont rarement spontanés. En général, il s'agit de peuplements d'origine sub-spontannée ou artificielle (Perrin, 1954). Les peuplements sont presque purs ou mixtes avec le pin maritime (Palayson, le Muy, Col du Rouet, Vallescure) (Debazac, 1977). On le trouve jusqu'à une altitude de 400-600m (CEMAGREF et O.N. F 1987).
- ***En Espagne***, il occupe la plus grande superficie avec un peu plus de 442.000 ha, dont à peu près 200.000 ha d'origine naturelle. Le Pin pignon, qui se trouve ici dans son aire optimale, ne dépasse pas 1000 m d'altitude. En Andalousie, il pousse au niveau de la mer ; dans les régions centrales il s'approche de sa limite écologique en se mélangeant au pin maritime, tandis qu'en basse altitude, il se mélange au pin d'Alep (Gonzales Vasquez, 1947 cités par Agrimi et Ciancio, 1993).
- ***Au Portugal***, la surface totale du pin pignon est de 70000 ha, dont 60% à peu près poussent dans le département de Setubal (Vacas De Carvalho, 1989) ou les peuplements de pin pignon occupent une surface de 32090 ha (Alpuim, 1989).

L'introduction du pin pignon en Afrique du nord est relativement récente. Certains auteurs n'excluent pas l'hypothèse de sa présence dans le passé à l'état spontané (Pavari, 1955; Feinbrun, 1959).

- ***En Tunisie***, le pin pignon occupe actuellement 20000 ha environ sur les dunes littorales, dans les subéraies dégradées et dans le maquis (Aloui, 1988). Il a été utilisé pour la première fois en 1904 sur les dunes du Rimel (Bizerte) et dès 1930 à Dar chichou (Cap Bon) et Tabarka. Vu sa très grande plasticité vis-à-vis du sol, il est utilisé comme essence principale dans les reboisements de fixation des dunes littorales du Nord-Ouest, Nord et Est de la Tunisie (Tabarka ; Saouania ; Nefza ; Sidi Mechreg ; Kef Abbed Sejenane ; Bechateur ; Oued Damous ; la Corniche ; Rimel ; El Azib ; Ras Djebel, Raf Raf, Ghar El Melh, Cap Bon) et dans des reboisements de production.
- ***En Algérie***, les plantations de Pin pignon ont été réalisées entre 1935 et 1974, à Meurdja, à Baînem et à Meslong. Les reboisements récents sont surtout localisés sur les dunes de Bon Achira, dans l'Est et le Nord-Est de Mostaganem, près de Sidi Lakhdhar, où le Pin pignon est mêlé au Pin d'Alep et à quelques Eucalyptus (Letreuch Belarouci, 1991).
- ***Au Maroc***, les plantations de pin pignon ont été réalisées principalement au nord du pays, le long de la côte. Les reboisements récents sont surtout localisés dans la région de Tanger, Larache et Tétouan (Sbay, 1995).
- ***Au Liban***, on estime que les peuplements sont d'origine artificielle (Post, 1933; Bouvarel, 1953; Berjaoui, 1952).

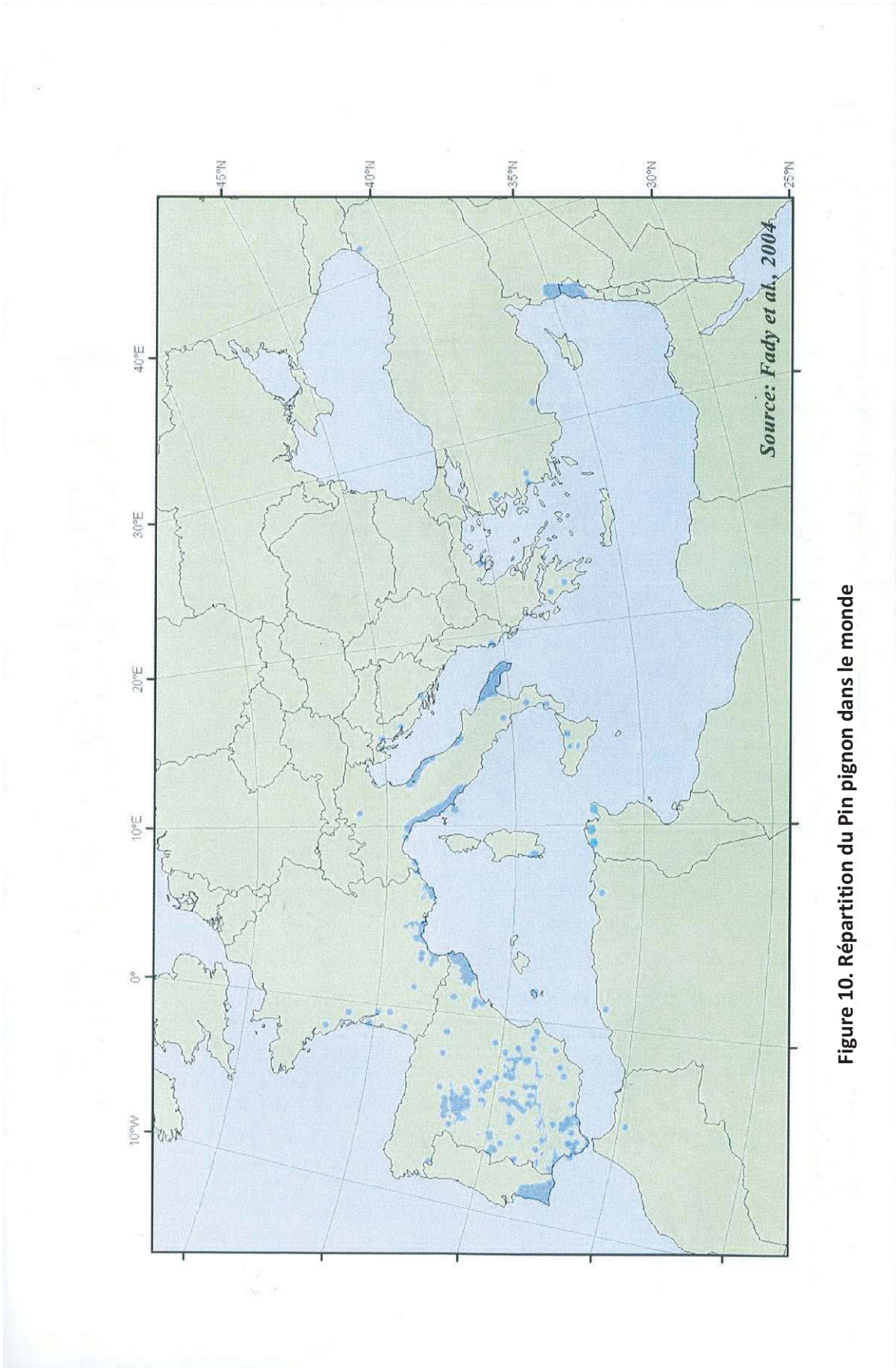


Figure 10. Répartition du Pin pignon dans le monde

I.3.5 Caractères botaniques :

Le Pin pignon est un arbre à port typiquement ‘‘ en parasol ’’. Il peut atteindre une hauteur de 30m et plus de 6m de circonférence (Tornatora, 1887). Son fût est cylindrique, rectiligne et se divise rapidement en branches presque d’égale importance (photo 1). Les arbres perdent les branches les plus basses par élagage naturel.

photo 1: Peuplement de Pin pignon au nord de la Tunisie (2010)

Sa longévité peut atteindre 200 à 250 ans, mais dans quelques régions elle peut dépasser 400 ans comme l’avaient signalé Gonzales Vasquez (1947) et Feinbrun (1959).

La croissance est monocyclique avec les rameaux primaires d’un gris verdâtre.

Le rhytidome, initialement écailleux est brun rouge, devient crevassé et se divise en grandes et longues plaques d’un gris assez clair de couleur rouge cannelle à l’intérieur.

Les aiguilles, d’un vert glauque, réunies sur les rameaux sont généralement fasciculés par deux. Elles sont longues de 10 à 20 cm et épaisses de 1,5 à 2 mm (photo 2). Elles sont flexibles et dentelées, et ont un apex pointu souvent jaunâtre. Elles tombent la 3ème ou la 4ème année.

photo 2: Aiguilles de Pin pignon (2010)

Les bourgeons sont cylindriques, pointus, avec des écailles réfléchies, d'un brun clair, frangées de blanc ; ils ne sont pas résineux (photo 3).

photo 3: Bourgeons mâles de Pin pignon

http://www.lessources-cnb.be/photos/regne-vegetal/spermatophytes/gymnospermes/pinus-pinea-02.jpeg (consulté en 2011)

Le système racinaire du Pin pignon poussant sur des sols sableux comprend d'abord un pivot avec peu de racines latérales ; ces dernières colonisent les couches les plus superficielles du sol en se développant surtout horizontalement. Ces racines latérales se subdivisent plus ou moins dichotomiquement donnant finalement naissance à un ample système d'exploration du sol, complexe et multistratifié (Filigheddu, 1962; Padula, 1968; Profili, 1993).

Les arbres, monoïques, forment des inflorescences cylindriques. L'époque de floraison est comprise entre mai et juin.

Les chatons mâles sont placés à la base des rameaux de l'année. Ce sont des inflorescences cylindriques, jaune verdâtre teinté de brun, formés d'écailles imbriquées, avec de nombreuses étamines, chacune avec deux sacs polliniques; les microsporophyles commencent à se différencier en automne. La période de pollinisation est comprise entre avril et juin avec un maximum au mois de mai, c'est-à-dire beaucoup plus tard que le maximum de pollinisation du pin d'Alep et du pin maritime. Après la dispersion du pollen, les chatons sèchent et tombent.

Les macrosporophylles sont terminaux ou sub-terminaux. Ils prennent la forme d'un cône ligneux dans lequel les écailles qui portent les ovules et les bractées couvrantes sont indépendantes. Les macrosporophylles apparaissent au milieu de l'automne ou au début de l'hiver. Les écailles des inflorescences femelles s'ouvrent en mai.

En avril de la première année, les cônelets sont encore petits (environ 20 mm de long), et pédonculés ; ils ont des écailles à ombilics hérissés non mucronés. La deuxième année, ils atteignent la dimension d'une noix et la troisième année, leur taille définitive.

Les cônes sont solitaires (rarement réunis par 2 ou 3), arrondis, ovoïdo-coniques, de 8 à 14 cm de long, de 7 à 10 cm de large, ils ont des écailles en écusson renflé, à ombilic peu saillant (photo 4).

a) b)

photo 4: Cônes verts (a) et mûrs (b) de Pin pignon

http://www.planfor.fr/achat,pin-parasol,84,FR http://www.gbprovence.com/arbres_des_collines.htm

(Consulté en 2011)

Les graines, grosses à coque ligneuse sont groupées par deux à la base de chacune des écailles (photo 5 et 6). Les graines mûrissent à l'automne de la troisième année, leur production est abondante seulement tous les 3 – 4 ans.

photo 5: Graines de Pin pignon

(http://isaisons.free.fr/pinus%20pinea.htm)

photo 6: Pignon

http://www.suite101.fr/view_image.cfm/117192

(Consulté en 2011)

I.3.6 Ecologie du Pin pignon :

Le Pin pignon est une espèce héliophile par excellence et exige une pleine lumière. Sa diffusion est liée au climat chaud et lumineux des côtes méditerranéennes (Boisseau, 1993).

I.3.6.1 Cadre phytoclimatique

Selon la classification d'Emberger, l'aire de distribution de *Pinus pinea* L. comprend les bioclimats humide et sub-humide des types tempéré et froid (Quézel, 1980). La croissance est moindre dans les bioclimats semi-arides (tel celui de l'Alentejo, du centre et sud-est de l'Algarve) et dans les types froids et très humides des montagnes du nord et du centre du Portugal.

En Espagne, *P. pinea* a une aire disjointe. On le rencontre plus fréquemment dans la sub-région authentiquement méditerranéenne subtropicale et dans la région méditerranéenne subnémorale tempérée très sèche, ces deux sous-types correspondant aux secteurs biogéographiques onubo-algarbiense, manchois et castillan-duriense. Les peuplements sont moins nombreux, mais cependant abondants, dans la sub-région méditerranéenne subnémorale moins sèche et moins froide et dans la zone contiguë némorale subméditerranéenne. *P. pinea* est plus rare dans les régions intermédiaires méditerranéennes et nemoroméditerranéennes. Les facteurs limitants sont essentiellement de nature thermique,

tandis que les stations les plus favorables sont caractérisées par des conditions écologiques intermédiaires (Montero, 1989).

I.3.6.2 Tempérament :

Le Pin pignon est une espèce thermophile, relativement xérophile et héliophile, bien que ses exigences puissent être atténuées dans les peuplements irréguliers (De Philippis, 1957 ; Ciancio et al. 1986). Selon Pavari (1954) la diffusion de *P. pinea* est liée au climat chaud et lumineux des côtes méditerranéennes, dont cette espèce ne s'éloigne pas beaucoup. A l'état isolé, on le trouve aussi, à titre ornemental, dans des climats plus froids.

I.3.6.3 Les précipitations :

Le pin pignon peut se développer dans des régions où les précipitations comprises entre 550 et 1500 mm/an au sens de Gaussen, cité par Labadi (1983). L'excès d'humidité lui est défavorable en particulier sur des sols mal drainés et marécageux. Il peut supporter une période de sécheresse de 3 à 4 mois : l'émission d'un très long pivot aux premiers stades de son développement lui permet d'atteindre l'humidité des couches les plus profondes du sol.

Le houppier intercepte 28% de la pluie qui se subdivise en deux fractions : 97% se répartit très uniformément sur le sol par égouttement à travers le houppier et 3% s'écoulent le long du fût. Cette seconde voie de passage de la pluie à travers le peuplement assure au sol près de la souche une alimentation hydrique supérieure (Rapp et Ibrahim, 1978).

I.3.6.4 Les températures

Le pin pignon est une espèce exigeante quant à la température, il se rencontre dans les limites thermiques correspondant aux valeurs suivantes :

- Température moyenne annuelle de 10 à 18°C ;
- Température moyenne minima (m) du mois le plus froid (-2°C à 7°C) ;
- Température moyenne maxima (M) du mois le plus chaud (27°C à 32°C).

L'espèce est surtout sensible aux minima absolus de température dont l'intensité des effets varie avec la latitude, l'exposition, la distance à la mer, la période à laquelle ils se produisent et l'état physiologique des arbres (Giordano, 1967). L'humidité atmosphérique élevée aggrave, les effets négatifs des basses températures, et elle peut engendrer le rougissement des pousses ainsi que le dessèchement d'une grande surface de la pinède.

I.3.6.5 Les roches et les sols

Le pin pignon affectionne essentiellement les substrats sableux et les roches siliceuses friables. Il apparaît également sur les dolomies et sur les arènes dolomitiques (Quézel, 1980).

En général, il préfère des terrains sableux et frais pouvant contenir jusqu'à 30% de calcaire ce qui explique sa large diffusion sur les dunes littorales et son utilisation dans leur fixation (Poupon, 1970). Djaziri (1971) a constaté qu'en Italie méridionale, cette essence est frugale, supportant les sols calcaires, les sols lourds et même ceux présentant des tâches de pseudogley. Il refuse uniquement les sols marécageux, compacts ou excessivement argileux (Pavari 1931, 1954).

Les caractéristiques physiques du sol revêtent une plus grande importance que les caractéristiques chimiques. Indifférent au pH (compris entre 4 et 9), il supporte jusqu'à 50% de calcaire total et jusqu'à 15% de calcaire actif (CEMAGREF, 1987).

En Tunisie, Dimanche (1988) a préconisé les sols susceptibles d'être boisés en pin pignon.

Trois types de sols ont été décrits par cet auteur dans la région de Kroumirie et Mogods :

- Sol brun érodé sur argile hydromorphe avec pseudogley entre 40 et 80 cm de profondeur.
- Sol brun lessivé, plus au moins érodé, sur argile hydromorphe peu humifère.
- Sol avec présence d'argile vers 50 cm et de pseudogley à 40 à 70 cm, puis marneux colluvions marno-calcaire en profondeur.

L'auteur ajoute que la salinité de l'eau de la nappe phréatique est un facteur limitatif pour l'espèce le long des côtes sableuses. Il peut donner lieu à des conditions de stress hydrique provoquant le dessèchement des tissus foliaires.

I.3.6.6 Utilisations

Le pin pignon est planté généralement pour trois raisons :

Reboisement de protection : il joue un rôle extrêmement important dans la lutte contre l'érosion dans les régions montagneuses et dans la fixation des dunes littorales grâce à son système racinaire généralement très bien développé (Sbay, 2007).

Production ligneuse : dans les stations fertiles le pin pignon peut produire jusqu'à 7,5 m^3/ha/an. Les reboisements de production ligneuse doivent se limiter aux zones bioclimatiques humides et subhumides sur terrains fertiles (Sbay, 2007). Il est comparable aux espèces de pins les plus connus. En effet, les résultats obtenues par Abdallah 1999 in Khouja 2006 à partir des essais de comparaison d'espèces installées en Tunisie, ont révélé des productions intéressantes de l'ordre de 7 ,4 m^3/ha/an et de 8 m^3/ha/an respectivement sous

bioclimat humide et subhumide concurrençant nettement celles obtenues par d'autres espèces reconnues très productives telles que le Pin radiata ou le Pin maritime. En ce qui concerne la production de bois fort, l'accroissement moyen est de 3 à 4m^3/ha.an dans des peuplements du nord de l'Italie (Mercurio, 1989, cité par Djaziri, 1971) et peut atteindre 7 à 8m^3/ha.an dans des conditions écologiques très favorable (Ciancio, 1968, cité par Djaziri, 1971).

En Tunisie, l'accroissement moyen de nombreux peuplements de différents âges et densités varie entre 3.4 et 8m^3/ha.an (Djaziri, 1971).

Du point de vue anatomique, il y a peu de différences entre le bois de *Pinus pinea* L. et celui des autres pins, il ressemble beaucoup au bois de *Pinus pinaster* mais avec des canaux résinifères plus gros (Loulou, 1987).

Production fruitière : Mutke et al. (2005) ont montré qu'actuellement, la valeur de Pin pignon vient essentiellement de sa production de pignes et non pas du bois.

La production en cône se situe en moyenne autour de 2 à 3t/ha/an (Mercurio , 1989, cité par Djaziri 1971). En Tunisie, elle est de 1.4 et 1.9 t/ha/an à Bizerte et Sedjnane respectivement avec des moyennes de 15 kg/ha/an de graines et 3 kg/ha/an d'amandes (Belkhouja, 2001).

En Tunisie, dans les peuplements âgés de 20 à 50 ans, la production de pignes varie de 50 à 250kg/ha (Aloui, 1988).

Selon l'office du développement du Nord-Ouest (2004), le potentiel national de production de pignes pourrait atteindre 160 tonnes de pignes/an, en tablant sur une production moyenne de 200 kg de cônes/ha/an, ce qui équivalent à 40 kg de graines ou encore 8 kg de pignes/ha/an.

Pour un prix moyen de 40 D/kg, la valeur de cette production est évaluée à 3,2 Millions de Dinars, ce qui serait supérieur aux recettes de ventes du bois pour l'ensemble du pays. Ce potentiel n'est jamais atteint, il est réduit à cause des récoltes effectuées en délit, longtemps avant la maturité des cônes.

Selon Mutke et al. (2005), la production en cônes est de l'ordre de 35 000 et plus au moins 170 000 tonnes par an, respectivement en Espagne et dans tout le bassin méditerranéen. D'où une production moyenne en graines avec coque aux alentour de 6 000 tonnes an^{-1} en Espagne variant généralement entre 4 000 et 11 000 tonnes an^{-1} et d'environ 30 000 tonnes an^{-1} à travers le monde.

I.3.7 Biologie du Pin pignon

I.3.7.1 Reproduction

La reproduction débute vers l'âge de 8 à 20 ans selon les peuplements (Veechi, 1980). La fécondation a lieu en avril de la seconde année. La maturité du fruit, sa déhiscence et la chute des graines ont lieu en septembre de la troisième année.

Ainsi il faut noter l'existence, sur la même branche, de cônes des trois générations (Khaldi, 2009). La majorité des pins présente un cycle de reproduction qui couvre trois années civiles (Sarvas 1962, Owens et Molder 1984, Owens et Blake 1986, Fletcher 1992, Philipson 1997). Toutefois, le pin pignon a un cycle de quatre ans, contrairement aux pins noir, maritime et sylvestre. La pollinisation a eu lieu au printemps n+1 mais le développement du tube pollinique et de l'ovule sont interrompus pendant deux ans, si bien que la fécondation et la maturation de l'embryon ne se produisent qu'au cours de l'année n+3 (Owens et Blake, 1986; figure 11).

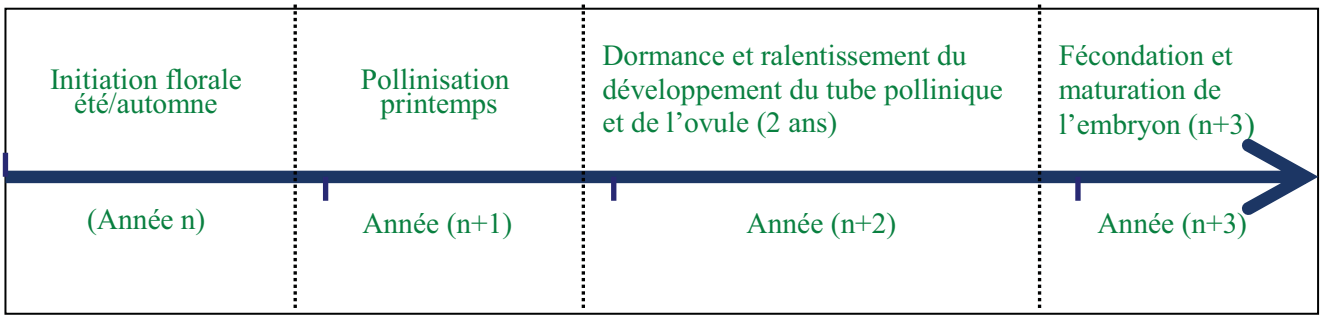


Figure 11: Représentation chronologique du cycle de reproduction du *Pinus pinea* (Owens et al. 2006)

La fructification commence dès l'âge de 15 à 20 ans, mais la production de graines n'est abondante que tous les 3 ou 4 ans seulement (parfois 5 ou 6).

Une corrélation positive a été mise en évidence entre les pluies du bimestre février-mars de la première année, et la production de cônes pendant l'automne de la troisième année. Par contre, la pollinisation du gamétophyte féminin et la production consécutive de cônes ne sont pas particulièrement influencées par la pluviosité pendant la période de floraison (Pozzera, 1959).

Les graines mûrissent pendant l'automne de la troisième année. Les cônes s'ouvrent au printemps suivant et restent plusieurs années sur les rameaux. La production en graines suit une courbe ascendante jusqu'à 90 ans puis décroit sensiblement vers l'âge d'un siècle (Veechi, 1980).

I.3.7.2 Germination

Les premières plantules de Pin pignon apparaissent à la fin septembre, après les premières pluies automnales (figure 12).

Vabre-Durrieu (1956 in Agrimi et Ciancio 1993) classe le Pin pignon parmi les espèces à graines sans dormance.

Le pouvoir germinatif des graines varie entre 70 et 90% et leur longévité est de 4 à 6 mois en moyenne et peut se prolonger plus d'un an lorsqu'elles sont conservées au froid sec.

La levée s'effectue 1 à 5 semaines après l'ensemencement effectué en septembre ou au printemps.

Les températures optimales pour la levée varient de 16 à 19°C, et les températures supérieures à 25°C ou inférieures à 10°C arrêtent le processus de germination. La germination n'a pas lieu en été car, pendant cette saison, les températures moyennes dépassent 20°C, influant sur l'aridité du substrat ; des températures dépassent 25 à 28°C pendant dix jours amènent les graines à un stade de repos qui ne cesse qu'au retour de conditions thermiques favorables. En hiver, la germination est réduite par des températures comprises entre 10 et 15°C.

Une humidité du sol de 15 à 25% assure une bonne germination (Ferrrari, 1950 ; Boncompagni, 1952 Magini, 1955), alors qu'un excès d'humidité la ralentit (Loisel, 1976). L'absorption d'eau par des graines stratifiées à 4°C provoque l'activation des enzymes qui accélèrent la germination. La stratification à basse température provoque une légère activation de la synthèse protéique.

Les conditions de la germination ont toutefois une influence sur la levée. Des études ont montré, par exemple, que des concentrations élevées de CaCO3 (20 à 40%) et un pH bas (4-5) ont défavorablement affecté le pourcentage de germination et l'activité enzymatique respiratoire (Muscolo et coll, 2007, cité par Khaldi, 2009).

Le stress au PEG a également causé des effets nuisibles sur des graines de pin pignon ; l'augmentation du potentiel osmotique a inhibé la germination.

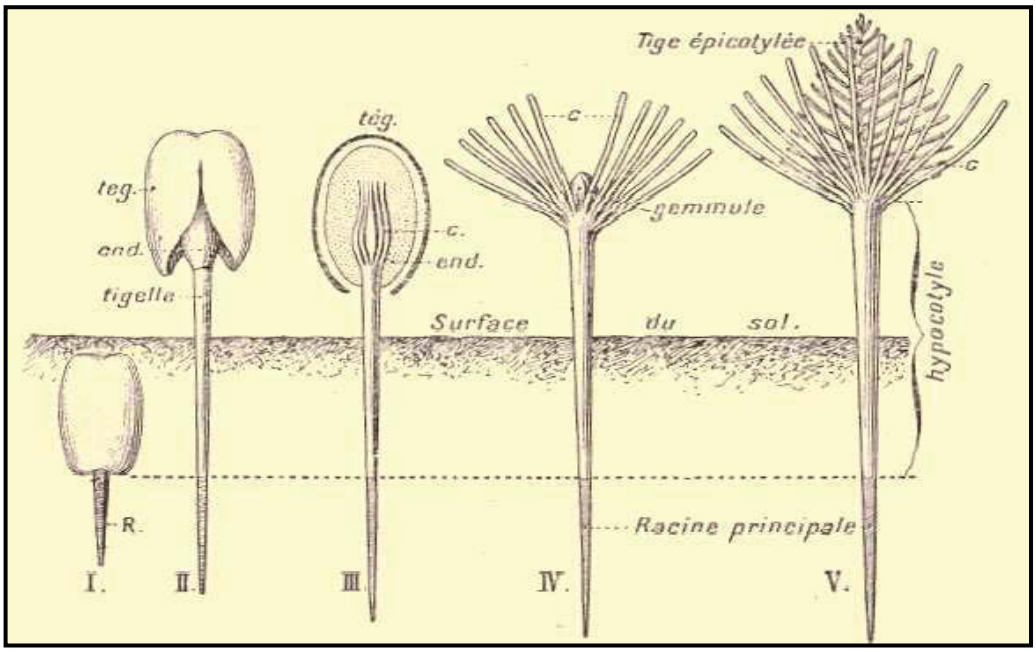


Figure 12: Processus de germination de la graine de Pin pignon

(Source: Encyclopédie Imago Mundi, http//www.cosmovisions.com/gymnospermesDeveloppemen .htm (consulté en 2012))

(I) : pénétration de l'eau par l'ancien micropyle de l'ovule, gonflement et éclatement de ses enveloppes. La radicule placée juste en face de cet orifice (micropyle) le franchit sous forme d'un petit axe qui s'allonge peu à peu verticalement dans le sol. (II) : la tigelle croît en sens inverse et arrive à s'élever au dessus du sol en entraînant avec elle tout le reste de la graine, enveloppes et endosperme. (III) : l'endosperme entourant le cotylédon à la façon d'un petit capuchon qui lui est intimement adjacent, est peu à peu digéré et passe directement dans ces cotylédons assurant la nutrition de la plantule. (IV) : disparition complète de l'endosperme, les cotylédons s'étalent à l'air sous la forme d'une rosette de 10 à 12 feuilles ; tout ce qui reste de la graine (enveloppes et pellicule endospermique) tombe sur le sol. (V) : la tigelle cesse de s'allonger et le bourgeon terminal ou gemmule se développe et assure l'allongement de la tige (la tige hypocotylée provenant du développement de la tigelle et la tige épicotylée engendrée par la gemmule).

(R : radicelles, end : endosperme, tég : téguments, c : cotylédons).

I.3.7.3 Croissance

Le pin pignon développe généralement un verticille par an. Il est très rare qu'il en développe plus à l'instar d'autres pins tels que *Pinus radiata* et *Pinus pinaster* Sol.

L'allongement de la pousse survient principalement au printemps ; la croissance polycyclique est rare chez les arbres adultes et si elle est présente, la deuxième unité de croissance est

toujours plus courte que la première (Mutke et coll, 2003). La 2ème vague de croissance est sous le contrôle des conditions climatiques l'aient permis, notamment la pluviométrie estivale.

Le caractère monocyclique de la croissance de *P. pinea* se traduit par la formation d'un seul cerne ligneux et d'un seul verticille de branches par an : la croissance en diamètre est prédominante en avril, l'allongement des pousses l'est en mai et celui des aiguilles en juin-juillet. L'activité du cambium se maintient pendant 8 mois (Cabanettes et Rapp, 1981).

En Tunisie on a relevé une durée de croissance allant de 90 à 170 jours (Poupon, 1970). La longueur des pousses y compris celle de la flèche, est assez constante dans les ¾ supérieurs du houppier ; par contre, les branches se redressent rapidement au cours de leur croissance car le bourgeon terminal de la flèche n'exerce qu'une faible dominance sur le reste du houppier.

En Italie des études de Castellani (1978-1979) menées dans quelques pinèdes côtières de la Ligurie et du Latium, indiquent que la croissance en diamètre se poursuit pendant toute l'année. Toutefois l'accroissement mensuel moyen montre deux périodes de ralentissement : décembre-février et fin-juillet-août, époques qui correspondent aux basses températures hivernales et aux grandes sécheresses estivales. A l'inverse, il ya deux maxima de croissance : en mai-juin et, surtout, en octobre ; ces époques sont également celles des maxima de précipitations.

Liphschitz et al. (1982, 1986) ont vérifié l'existence, chez le Pin pignon, d'une période d'inactivité hivernale.

I.3.8 Agents pathogènes du Pin pignon :

De nombreux organismes animaux et végétaux vivent dans les pinèdes et certains d'entre eux peuvent provoquer des dommages aux pins pignons s'ils prolifèrent. Cette prolifération est subordonnée à l'existence de conditions climatiques favorables au parasite et parfois à la présence d'hôtes intermédiaires de son cycle.

I.3.8.1 Les insectes

I.3.8.1.1 Thaumetopoea pityocampa Schiff. (Lépidoptère Notodontidae) :

c'est l'insecte le plus répandue sur pourtour méditerranéen. Les dégâts, même s'ils sont graves, ne causent pas la mort de l'arbre. La présence du parasite se manifeste par la couleur

jaune rougeâtre des aiguilles attaquées par les larves au début de l'automne (Agrimi et Ciancio, 1993).

***I.3.8.1.2 Taumetopea wilkinsoni* Tams (Lépidoptère Notodontidae)** : en Israël, on peut observer les dégâts qu'elle provoque surtout dans les jeunes plantations.

***I.3.8.1.3 Pissodes validirostris* Gyll (Coléoptère Curculionidae) :** en Italie et en Espagne, ce coléoptère provoque la destruction des cônes. Il parasite les cônes femelles en les rendant stériles (photo 7).

photo 7: *Pissodes validirostris* Gyll

http://www.insecte.org/forum/viewtopic.php?f=1&t=65220 (consulté 2012)

***I.3.8.1.4 Pissodes notatus* Fab (Coléoptère Curculionidae) :** cet insecte affectionne les jeunes plantations et les arbres dépérissants (photo 8). Les adultes se nourrissent des jeunes rejets. Les larves grandissent dans l'écorce ou dans le canal médullaire des rameaux. La présence de l'insecte est dénoncée par des symptômes non spécifiques : le jaunissement suivi par le soudain brunissement des aiguilles, le manque d'émission des pousses de mai, la fente de l'écorce avec écoulement de résine (Baronio et Butturini, 1988).

photo 8: *Pissodes notatus* Fab

http://nl.wikipedia.org/wiki/Bestand:Pissodes_notatus_3_bialowieza_forest_beentree.jpg (consulté en 2012)

I.3.8.1.5 Dioryctria ssp. (Lépidoptère) :

**Dioryctria mendacella* Stgr. (Lepidoptera : Pyralidae) : c'est un insecte qui s'attaque aux cônes, les cônelets attaqués en début du développement de 2ème année voient leur croissance immédiatement stoppée (photo 9). Leur couleur vire au brunâtre ou noirâtre, et ils se dessèchent. Les cônes attaquées au milieu ou en fin de phase de croissance de 2ème année présentent une couleur partiellement ou entièrement rouge à brun-foncé. Les trous d'entrée et de sortie de la chenille sont également signalés par un important amas de résine mêlé à des déjections à la surface du cônelet (Agrimi et Ciancio, 1993).

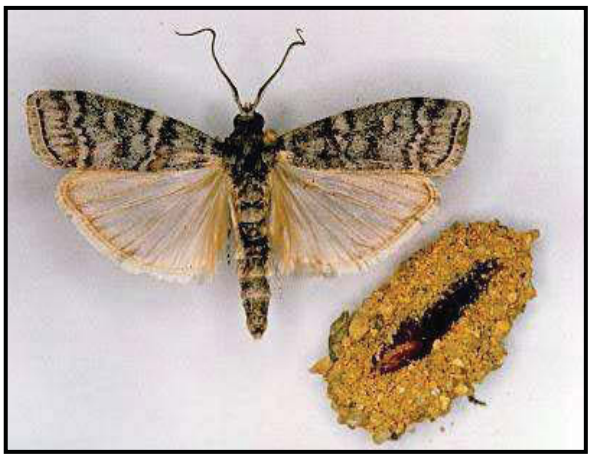


photo 9: *Dioryctria mendacella* Stgr

http://mi-curiosidad.blogspot.fr/2009/12/pissodes-validirostris-y-dioryctria.html (consulté en 2012)

**Dioryctria Pineae* Stgr. (Lepidoptera : Pyralidae) : c'est un ravageur mineur des cônes qui sont caractérisés par des zones rougeâtres plus au moins étendues à la surface et la présence

d'amas jaunâtre à rougeâtre correspondant à de la résine mêlée à des déjections liées entre elles par de la soie (Agrimi et Ciancio, 1993)

***I.3.8.1.6 Ernobius anatolicus* (coléoptère) :** a été signalé au Liban (Hanna 2003) comme étant un agent responsable de dégâts sur cèdre et sur Pin pignon.

***I.3.8.1.7 Lymantria* dispar. :** en Afrique du nord, en plus de leur hôte principal qui est le chêne liège (*Qercus suber* L.), ces chenilles s'attaquent en cas de surpopulation à plusieurs autres essences forestières dont le Pin pignon comme cela a été observé dans la forêt de Ain-Drahem (Ben M'hamed et coll, 2002, photo 10).

photo 10: *Lymantria* dispar.

http://www.animalpicturesarchive.com/view.php?tid=2&did=15433 (consulté en 2012)

***I.3.8.1.8 scolytinae* :** parallèlement, les scolytes sont des ennemis sérieux du Pin pignon. Ils peuvent s'installer sur Pin pignon à l'instar de tous les conifères existants en Tunisie (Ben Jamâa et al. 2000) ; sept espèces de *Scolytinea* ont été récoltées dans les pinèdes Tunisiennes dont principalement : *Tomicus destruens*, *Orthomicus erosus* et *Pityogenes calcaratus*.

I.3.8.2 Les champignons :

***I.3.8.2.1 Melampsora pinitorqua* Rostr.** : elle s'attaque aux jeunes semis de *P. pinea* (Moriondo, 1951). L'infection se manifeste par le desséchement rapide des jeunes pousses puis la mort des semis. Chez les semis les plus développés, au contraire, les pousses tombent ou se déforment.

***I.3.8.2.2 Armillaria mellea (*Vahl. ex Fr.*)* P. Karst (Pourridié, Agaric)** : il s'agit d'un agent de desséchement de *P. pinea* (Agrimi et Ciancio, 1993).

***I.3.8.2.3 Sphaeropsis sapinea (*fr.*)* Diko *et* Sutton:** les principales manifestations pathologiques dues à cette espèce concernent l'altération des cônes, les nécroses de la pousse apicale et des pousses latérales ainsi que la formation de chancres causant une abondante exsudation de résine. L'infection se manifeste généralement sur des arbres adultes, mais fréquente aussi sur les semis. Ce champignon attaque parfois les graines en cours de germination. La fin du printemps s'est révélée être la période la plus favorable à *Sphaeropsis* (Magnani et Verona, 1968).

***I.3.8.2.4 Cronartium flaccidum* (Alb. et Schw.) Winter:** rouille vésiculeuse de l'écorce des pins, apparaît sur les rameaux et sur les fûts avec des vésicules jaunâtres. La susceptibilité de *P. pinea* à ce parasite dans les zones littorales de la Toscane est très élevée. Cependant, il n'existe pas d'indications d'attaques de cette rouille sur *P. pinea* en dehors de l'Italie (Moriondo, 1975).

I.3.9 Pin pignon et incendies :

Les incendies représentent un risque grave pour les pinèdes, notamment pour celles qui sont situées le long du littoral, où la pression anthropique est particulièrement intense. D'après les études existantes, tous les pins européens sont capables de résister au feu, cependant le degré de résistance est variable d'une espèce à une autre. *P. canariensis*, *P. pinaster* et *P. pinea* sont considérées les plus résistantes en comparaison avec *P. halepensis* et *P. radiata* qui survivent qu'à des faibles intensités de feu.

La résistance chez *P. pinea* au feu est expliquée par son écorce épaisse (Ryan et al. 1994) notamment à la base du tronc et sa haute couronne dépourvue de branches basses. La différence avec le pin d'Alep s'explique par le fait que les pins pignons de faible diamètre ont une épaisseur d'écorce à la base du tronc plus importante que celle des pins d'Alep de même diamètre.

Selon Pageaud (1991), pour une période d'exposition au feu bien déterminée, les températures considérées létales pour les aiguilles de *P. halepensis* sont plus faibles en comparaison avec celles détruisant les aiguilles de *P. pinea*.

Une caractéristique unique parmi les pins, jusqu'à 90% de la canopée de *P. pinea* peut être brulée sans tuer les arbres. En effet, pour cette espèce seule la partie du volume foliaire roussi permet de juger de la survie de l'arbre aux stress thermique.

I.4. Objectifs et hypothèses de la thèse

Dans le but d'une meilleure connaissance de la dynamique de la régénération naturelle du Pin pignon (*Pinus pinea*) en Tunisie et l'identification de certains facteurs pouvant avoir des effets sur la réussite de ce phénomène, nous avons élaboré cette étude. Elle s'intéressera à expliciter l'effet de la lumière en interaction avec la végétation du sous-bois et la litière sur l'établissement et la survie des semis de cette espèce.

Ces différents aspects ont été étudiés à la fois *in situ* sur le terrain dans trois forêts du Nord de la Tunisie et en conditions contrôlées dans une expérimentation sous serre en partant des hypothèses suivantes :

* la lumière est essentielle à la régénération du Pin pignon, espèce connue pour sa forte exigence en ce facteur. Notre étude a donc eu comme but la quantification de la lumière dans le sous-bois et l'étude de son effet soit directement sur l'établissement et la survie des jeunes plants ou indirectement via le développement de la végétation du sous-bois (arbustes et herbacées) ou la quantité de litière.

* la litière d'aiguilles de pin inhibe la régénération naturelle en agissant (1) comme une barrière mécanique empêchant l'enracinement des semis et/ou (2) par allélopathie, en diffusant dans le sol des composés chimiques toxiques.

Outre l'effet de la lumière et de la litière sur l'établissement et la survie des semis, nous avons complété notre étude de la régénération par la caractérisation de la structure des peuplements échantillons du point de vue croissance et production fructifère, deux phénomènes contrôlant également les possibilités de régénération naturelle.

Outre d'améliorer globalement nos connaissances scientifiques sur la régénération du pin pignon, nous avons également porté une attention particulière aux retombées techniques en termes de gestion sylvicole.

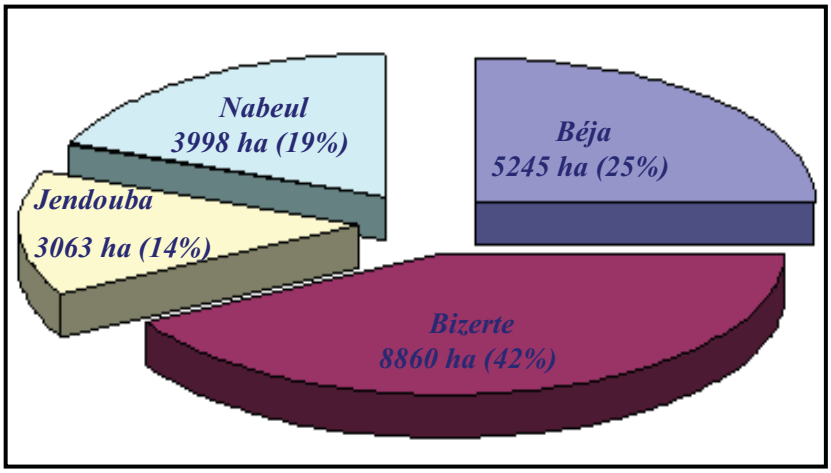
CHAPITRE II : Matériel et Méthodes

CHAPITRE II: Matériel et Méthodes

Dans cette partie je définirai en premier lieu le contexte géographique, climatique et sylvicole qui définit le domaine de validité de l'étude et en deuxième lieu la manière avec laquelle j'ai procédé à mes expérimentations sur terrain ou sous serre, quels paramètres j'ai mesurés et comment.

II.1 Répartition du Pin pignon en Tunisie

L'introduction du Pin pignon en Tunisie a eu lieu pour la première fois en 1904 dans la région de Bizerte et en 1930 sur les côtes du nord-est dans le but de la fixation des dunes littorales (Hasnaoui 2000). Les peuplements de Pin pignon en Tunisie occupent une surface voisine de 21 166 ha localisés dans les gouvernorats du nord (Jendouba, Béja, Bizerte et Nabeul, figure 13), avec 17168 ha (graphique 1) pour les gouvernorats de Béja (5245 ha), Jendouba (3063 ha) et Bizerte (8860 ha) (CNT-DGF-DGRST, 2005) et 3998 ha pour le gouvernorat de Nabeul (Jalel, 2004). Quelques autres peuplements se trouvent en dehors de ces régions avec des petites superficies, telle qu'une plantation de presque 100 ha dans la région de Mahdia (Ghdhabna). Ces peuplements existent à l'état pur ou mélangé avec d'autres essences telles que le chêne liège, l'eucalyptus, le pin d'Alep et le pin maritime.



Graphique 1: Répartition des superficies occupées par le Pin pignon dans les trois gouvernorats de Jendouba, Béja, Bizerte et Nabeul (Source : CNT-DGF-DGRSAT. 2005)

L’ensemble des données utilisées au cours de ce travail provient des placettes-échantillons installées au niveau de trois peuplements de Pin pignon situés au nord de la Tunisie. Il s’agit des forêts domaniales de Mekna (3ème série) à Tabarka, d’Ouchtata (2ème série) faisant parties toutes les deux des dunes littorales de Nefza-Tabarka et finalement de Bechateur à Bizerte (figure14).

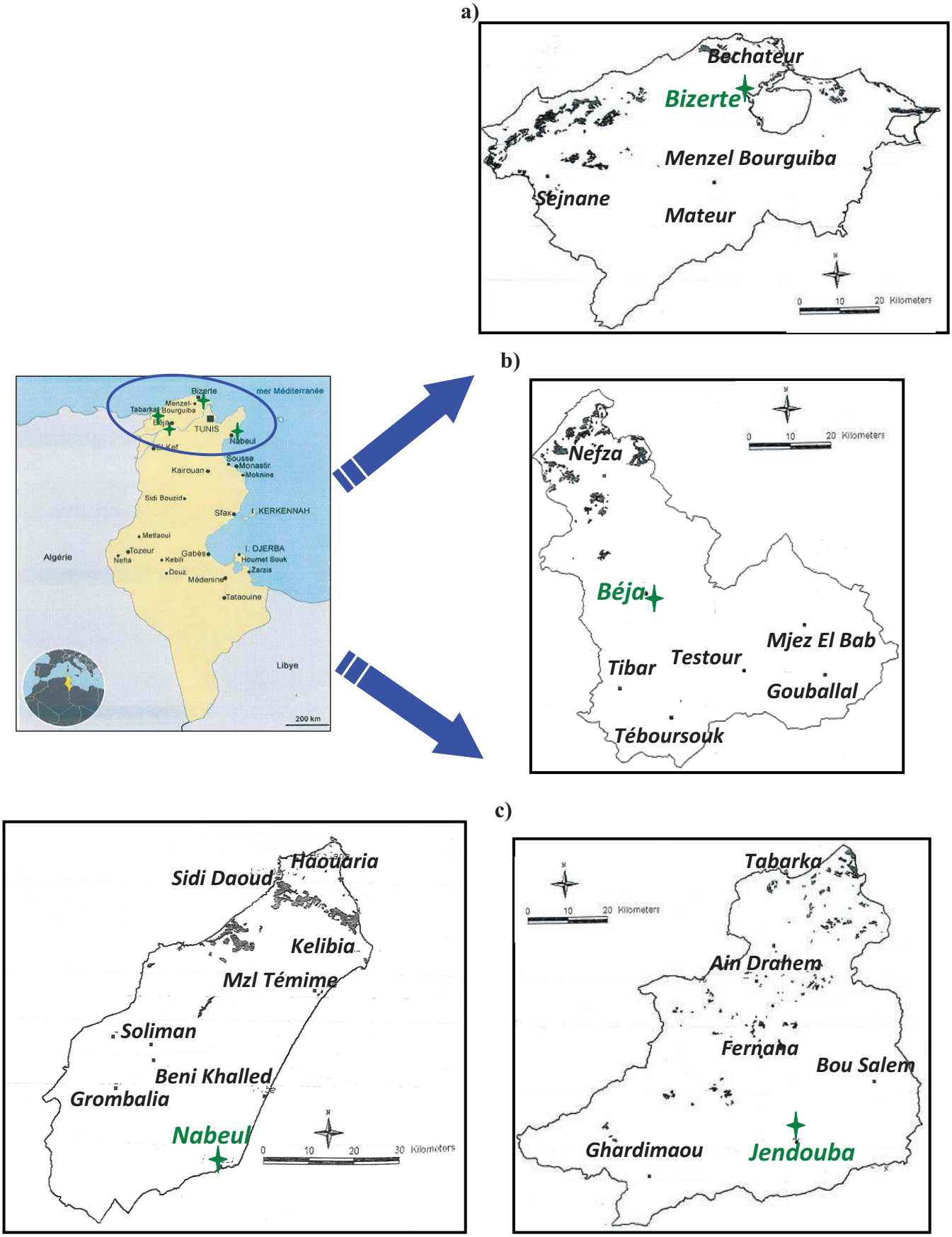


Figure 13 : Aire de répartition des peuplements de Pin pignon en Tunisie (A) et précisément dans les quatre gouvernorats : Bizerte (a), Béja (b), Jendouba (C) et Nabeul (d) (cartes élaborées à partir de l'inventaire DGF, 2005 ; dans Khaldi 2009)

II.2 Sites d'étude

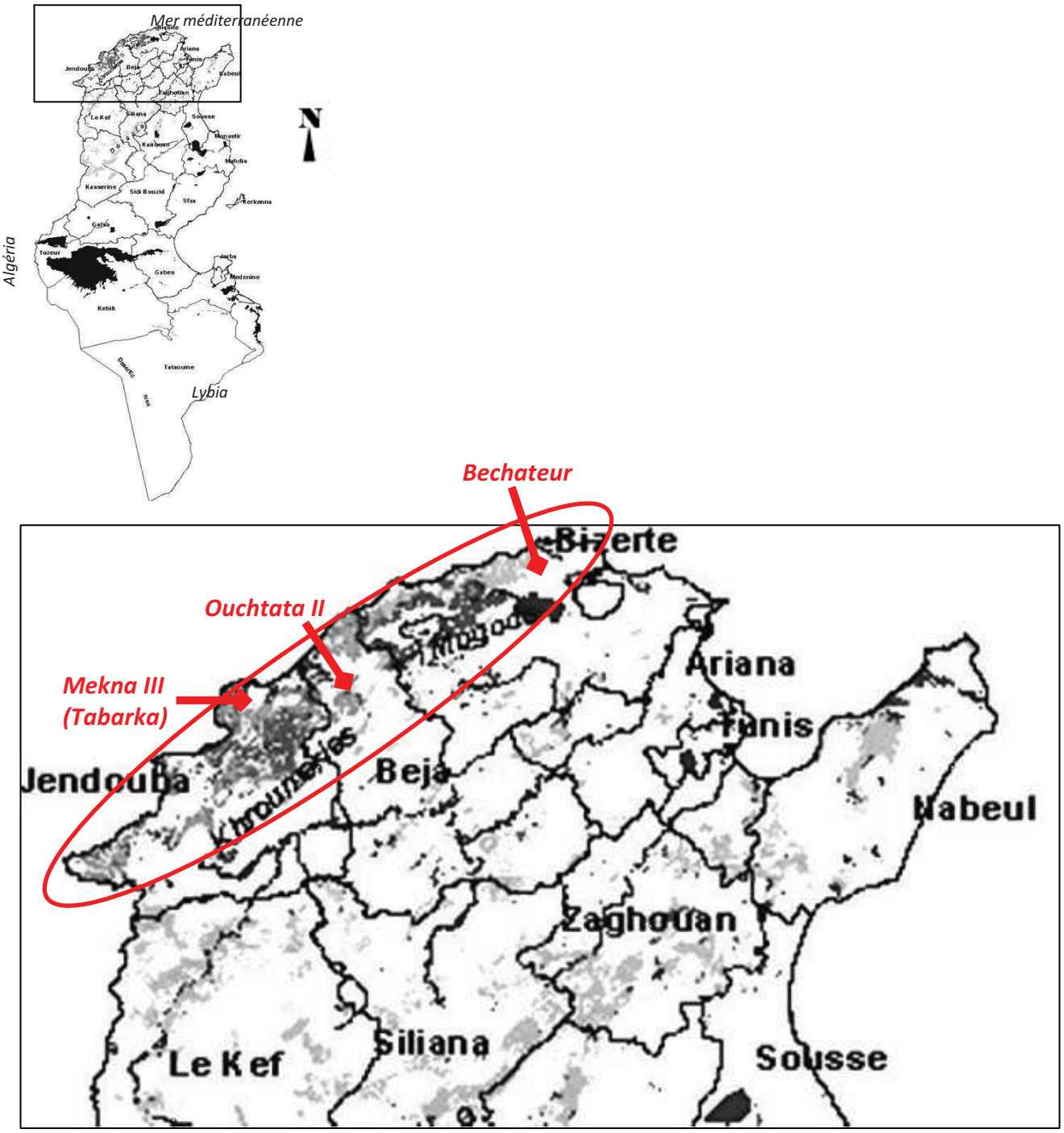


Figure 14: Carte montrant les trois sites d'échantillonnage dans des peuplements de Pin pignon au nord de la Tunisie (Sghaier et al. 2011)

II.2.1 La forêt de Mekna (série 3)

II.2.1.1 Situation géographique

La forêt domaniale de Mekna (3ème série) couvre 2504ha dont 368 ha de pin pignon (photo 11). Elle est située dans le gouvernorat de Jendouba, à cinq kilomètres environ à l'Est de la délégation de Tabarka (36° 57' N, 8° 45'E) et appartenant à l'ensemble des dunes littorales de Nefza-Tabarka. Cette forêt se caractérise par une topographie relativement plane et une exposition Nord-est. Elle présente une pente générale d'orientation SE-NO, qui permet de passer de manière très régulière de 150 m à la côte 0 du rivage sur une distance de 7km, et une altitude moyenne de 12 m. Une grande partie de la surface de la partie centrale de la série se trouve à une côte inférieure à celle des dunes du front de mer, ce qui les met notamment à l'abri de l'influence des vents marins. Il existe de cette manière un rideau de protection naturel très efficace (SCET-TUNISIE-BAFDER, période entre 1983-2006).

photo 1: Peuplements de Pin pignon de la forêt de Mekna III (2010)

II.2.1.2 Climat et sol

L'ensemble de la série reçoit environ 934mm/an de pluie. On remarque une faiblesse relative des pluies au cours du printemps (21,5%), de l'été (1,3%) et leur concentration en automne (33,4%) et en hiver (43 ,7%) avec un maximum aux mois de janvier (162,2 mm) et Décembre (154,5 mm) (tableau 1). La région est soumise à une période de sécheresse de 3 mois (Juin-Juillet et Août) avec un minimum de presque 3 mm au mois de Juillet (Figure 15).

Tableau 1: Moyennes pluviométriques mensuelles et annuelles (Source : INM, période d'étude entre 2006 – 2010)

Mois	Janv.	fév.	mars	avr.	mai	juin	juill.	août	sept.	oct.	nov.	déc.	Pluviométrie annuelle (mm)
Pluviométrie mensuelle moyenne (mm)	162,2	91,7	115,5	43,3	42,4	5,7	3,3	3,3	89	116,3	107	154,5	934,1

L'humidité de l'air est importante à Tabarka : 78% en moyenne annuelle, et plus de 70% en été ; le brouillard y est par contre rare (0,5 j/an), ainsi que la neige (1,5 j/an). Les vents sont dominants et répartis sur toute l'année, de direction sud.

La moyenne annuelle des températures est de 18,8 °C. La moyenne annuelle des minima est de 13,9°C avec Janvier, le mois le plus froid, et la moyenne des maxima est de 23.7°C avec Juillet, le mois le plus chaud (tableau 2). Les journées de calme sont pratiquement inexistantes ; les vents de secteurs S, SE et SW sont largement prédominants.

Tableau 2: Moyennes mensuelles et annuelles des températures (Source : INM, période d'étude 2006 – 2010)

Mois	Janv.	fév.	mars	avr.	mai	juin	juill.	août	sept.	oct.	nov.	déc.	Moyenne annuelle
T° moyenne (°C)	11,9	12,3	13,7	17	20,5	23,3	26,4	26,3	23,7	20,8	16,4	13,2	**18,8**
Moyenne des minima	7,9	8	9	12,3	15,2	17,5	20,4	20,7	18,7	16,1	11,9	9,2	**13,9**
Moyenne des maxima	16	16,6	18,4	21,6	25,8	29	32,4	31,8	28,7	25,6	21	17,2	**23,7**

Selon la carte bioclimatique de la Tunisie (1973) utilisant la classification d'Emberger, cette série appartient à l'étage bioclimatique humide inférieur à variante hivernale douce.

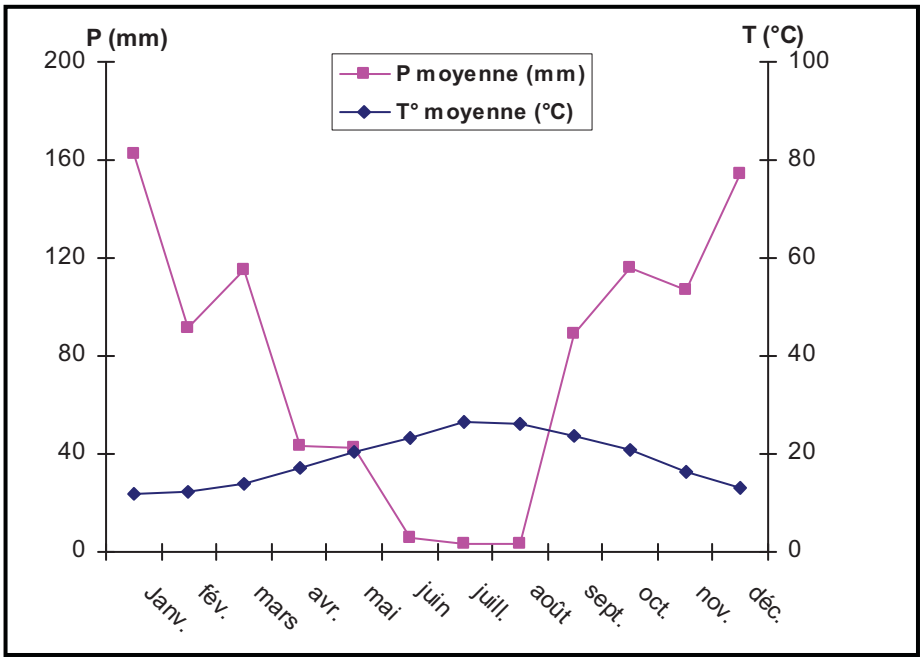


Figure 15: Diagramme ombrothermique de la forêt de Mekna III (Tabarka)

La série est occupée dans sa quasi-totalité par des sols profonds peu évolués d'apport éolien, provenant de l'altération de grès de l'oligocène, formant des longs cordons dunaires, dont la fixation est plus au moins récente : les dunes anciennement fixées occupent la majorité de la série ; celles dont la fixation est plus récentes et les dunes vives se rencontrent au contraire en bordure du littoral et dans l'angle Nord-Est de la forêt.

On rencontre deux types de sols dans la série :

*des sols provenant de l'évolution des sables dunaires, situés essentiellement sur la bande côtière de la série et soumis perpétuellement à l'action du vent, de couleur claire et dépourvus d'horizon superficiel humifère avec un taux de calcaire faible sur tout le profil et un taux de matière organique négligeable.

Avec la colonisation de la végétation naturelle, le profil se modifie. Le premier stade d'évolution correspond à l'apparition en surface d'un mince horizon très humifère, la diffusion de la matière organique sur une profondeur qui ne dépasse pas les 50cm et la structuration des premiers centimètres de sol. Dans un stade d'évolution de la végétation encore plus poussé, avec une abondante strate herbacée, on assiste à une modification de la matière organique qui tend à donner un humus faiblement acide en surface de type mull et la profondeur d'humification tend à devenir importante.

Les caractéristiques principales de cette catégorie de sols sont un rapport C/N élevé, et, parallèlement, une grosse quantité de matière organique dans les zones proches de la surface, une faible minéralisation et une faiblesse générale en calcaire.

*sols hydromorphes, situés à la bordure sud de la série, sont formés sur les alluvions argileuses et correspondantes à une zone de végétation de type ripisylve sub-spontanée. Ils se caractérisent par une texture fine et la présence d'une nappe d'eau permanente à faible profondeur (SCET-TUNISIE-BAFDER, période entre 1983 - 2006).

D'autres types de sol se rencontrent ici et là de la série :

-des affleurements de dunes anciennes et encroûtées;

- des dépressions humides situées entre les cordons dunaires, généralement liées à la présence d'un horizon à gley à faible profondeur.

Des sondages à la tarière ont été réalisés au niveau de la série, pour analyser la richesse du sol sablonneux. Les prélèvements ont été effectués sur les vingt premiers centimètres du sol après avoir éliminé les couches de litières. Compte tenu de la variabilité du couvert végétal, on a procédé à quatre prélèvements : (1) sous P. pignon pur (2) sous P. pignon avec maquis (3) sous P. pignon avec Acacia et (4) sous maquis seul. Les sols sont pauvres avec un taux d'azote total (N) très faible, un rapport C/N particulièrement élevé avec un intervalle de variation de 18 à >100 et un taux de carbone total variant entre 0,38 à 1,7%.

Le taux de carbone total et le rapport C/N sont des indicateurs du statut organique du sol, qui est pauvre. Le pH est basique avec une moyenne de 8,6. La capacité d'échange cationique (CEC) est faible et atteint à peine 2 cmol/kg dû à la texture sableuse su sol (tableau 3).

Tableau 3: Caractéristiques édaphiques de la 3ème série de Mekna III (analyses de sol réalisées par l'INRA d'Arras, France)

Forêt	Végétation	C Organique (g/kg)	N total (g/kg)	pH	CEC (cmol/kg)	Calcaire Total (%)	Calcaire Actif (%)	Mg (cmol/kg)	Ca (cmol/kg)
Mekna III	*P.pinea*	8,2	0,05	8,9	0,62	15	8	0,115	3,78
	P.pinea + Maquis	3,82	0,16	8,5	2,24	3	0	0,044	1,05
	P. pinea + Acacia	17	0,075	8,1	0,58	18	9	0,206	5,14
	Maquis	10,2	0,11	8,9	0,89	10	4	0,156	4,2

*Les faibles valeurs de CEC Metson globale inférieures à la valeur de ca cmol+/kg échangeable dans nos échantillons sont cohérentes à la nature du sol de nos sites (sols sableux, contenant du calcaire et très peu de matière organique).

II.2.1.3 Végétation

De nombreuses espèces ligneuses se trouvent sous la canopée arborée de Pin pignon notamment : *Juniperus oxycedrus* ssp macrocarpa, *Juniperus phoenicea*, *Quercus coccifera*, *Raetama retam*, *Pistacia lentiscus*, *Phillyrea angustifolia*, *Rubia peregrina* avec la présence de quelques poacées (*Hordeum murinum*, *Lagurus ovatus*, *Cynosurus echinatus, Briza maxima et Bromus rubens*) et autres herbacées telles que : *Geranium robertianum*, *Silene colorata*, *Evax pygmaea*, *Trifolium cherleri*, *Stachys hirta*, *Senecio leucanthemifolius, Rumex bucephalophorus*, *Sedum pubescens*, *Stellaria media*.

II.2.2 La forêt d'Ouchtata (série 2)

II.2.2.1 Situation géographique

La forêt des dunes d'Ouchtata II couvre une surface de 4141 ha dont 448 de Pin pignon (photo 12).

Elle est située dans le secteur de Zouarâa, délégation de Nefza (36° 59' N, 9° 03' E), gouvernorat de Béja. Elle fait partie de l'ensemble dunaire de Tabarka-Nefza. La majeure partie de la forêt se trouve sur un terrain peu accidenté, dont la pente varie de 15 à 40% tandis que le reste du périmètre se trouve sur un terrain à pente douce ne dépassant guère 10% avec une altitude moyenne de 100m et une exposition Nord-West (Plan d'Aménagement d' Ouchtata II, période entre 1981 – 1996).

photo 2: Peuplements de Pin pignon de la forêt d'Ouchtata II (2010)

II.2.2.2 Climat et sol

La pluviométrie annuelle est de 1078,5 mm, cinq mois sont particulièrement pluvieux de novembre à mars avec une moyenne mensuelle dépassant 100 mm de pluie et une moyenne maximale en décembre de 178,1 mm. La saison sèche est répartie sur quatre mois (Mai - Juin – Juillet et Aout, figure 16) avec un minimum au mois d'aout de 2,2 mm (tableau 4).

Pour la température, nous avons utilisé les mêmes données pour Mekna III, c'est à dire de Tabarka, considérée la station la plus proche de notre site d'études (tablea 5)

Tableau 4: Moyennes pluviométriques mensuelles et annuelles (Source : INM, période d'étude entre 2006 – 2010)

Mois	Janv.	fév.	mars	avr.	mai	juin	juill.	août	sept.	Oct.	nov.	déc.	Pluviométrie annuelle (mm)
Pluviométrie mensuelle moyenne (mm)	162,5	120,1	156,3	90,9	38,5	8,7	3,4	2,2	92,8	89,4	135,6	178,1	**1078,5**

Tableau 5: Moyennes mensuelles et annuelles des températures (Source : INM, période d'étude entre 2006 – 2010)

Mois	Janv.	fév.	mars	avr.	mai	juin	juill.	août	sept.	oct.	nov.	déc.	Moyenne annuelle
T° moyenne (°C)	11,9	12,3	13,7	17	20,5	23,3	26,4	26,3	23,7	20,8	16,4	13,2	**18,8**
Moyenne des minima	7,9	8	9	12,3	15,2	17,5	20,4	20,7	18,7	16,1	11,9	9,2	**13,9**
Moyenne des maxima	16	16,6	18,4	21,6	25,8	29	32,4	31,8	28,7	25,6	21	17,2	**23,7**

Selon la carte bioclimatique de la Tunisie (1973) utilisant la classification d'Emberger, cette série appartient à l'étage bioclimatique humide inférieur à variante hivernale douce.

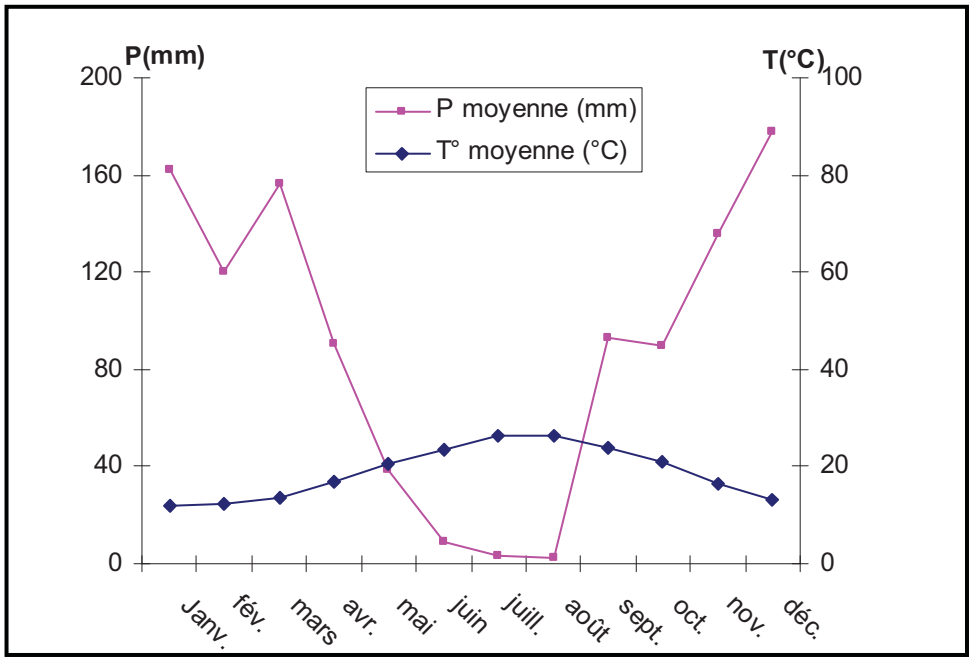


Figure 16: Diagramme ombrothermique de la forêt d'Ouchtata II (Nefza)

Les vents sont particulièrement violents dans la région, ils sont de direction Nord-Ouest et sévissent surtout de décembre à fin Mars.

Les sols de la forêt des dunes d'Ouchtata II relèvent de deux structures géologiques distinctes (Plan d'Aménagement d'Ouchtata II, période entre 1981- 1996) :

*Alluvions argilo-limoneuses, produits d'altération de marnes relevant d'un complexe géologique dont la surrection remonte à l'oligocène et profondément remaniée ensuite par l'érosion. La stratigraphie de ce complexe est de bas en haut la suivante :

-marnes suessonnièennes

-calcaires de l'éocène inférieur

-calcaires de l'éocène moyen

*Dépôts éoliens sableux, se divisant en deux systèmes : soit des dunes anciennes fixées antérieurement et remaniées ensuite par le ruissellement, soit des dunes récentes très mobiles et se déplaçant constamment vers l'Est.

Les marnes suessonniennes constituent le fond de l'Oued Malah et leur imperméabilité explique la présence de nappes superficielles à la base des dunes.

Les dépôts sableux sont caractérisés par une faible teneur en calcaire de 0 à 4%, une granulométrie relativement fine, une très faible fertilité et un manque de cohésion.

La forêt des dunes de Ouchtata II est presque toute entière située sur des sables marins très récents qui se sont accumulés sur des dunes plus anciennes. Il s'avère que les sables de cette forêt sont calcaires, mais vraisemblablement pauvres en calcaire actif, ce qui explique la présence de quelques bouquets de *P. pinaster* et d'*Eucalyptus camaldulensis*.

En résumé, on peut dire que l'évolution des sables après fixation et sous l'action de la végétation, a conduit grâce à une forte pluviométrie, à l'apparition de sols humifères, légers qui seront favorables à l'installation et au développement d'une végétation forestière productive. Toutefois, il y a quelques stations de faible fertilité (stations d'encroûtements calcaires, stations de dépressions humides, stations d'affleurements marneux et stations de dunes récemment fixées). Entre les dunes fixées, se développent des dépressions humides, souvent même partiellement envahies par les eaux en hiver. Elles sont liées à la présence d'un horizon imperméable à faible profondeur.

Les analyses du sol ont révélé un faible taux d'azote total (N), un rapport C/N élevé variant de 12 à >100 et un taux de carbone organique compris entre 0,37 et 3,1 indiquant qu'il s'agit d'un sol pauvre en matière organique. Le pH est basique avec une moyenne de 7.8. La capacité d'échange cationique est généralement faible, ce qui est compatible avec la nature de ce sol sableux pauvre en matière organique, et atteint à peine 2 cmol/kg sauf dans le cas d'association avec l'acacia, où elle est de 21 cmol/kg (tableau 6).

Tableau 6: Caractéristiques édaphiques de la 2ème série de la forêt d'Ouchtata (analyses réalisées par l'INRA d'Arras, France)

Forêt	Végétation	C Organique (g/kg)	N total (g/kg)	pH	CEC (cmol/kg)	Calcaire Total (%)	Calcaire Actif (%)	Mg (cmol/kg)	Ca (cmol/kg)
Ouchtata II	*P.pinea*	9,81	<0,02	8,1	0,65	12	4	0,126	3,89
	P.pinea + Maquis	6,39	0,12	7,4	1,28	6	0	0,0063	2,7
	P. pinea + Acacia	30,7	1,47	7,1	21	4	0	0,753	9,14
	Maquis	3,71	0,296	8,7	2,12	3	0	0,047	0,925

*Les fables valeurs de CEC Metson globale inférieures à la valeur de ca cmol+/kg échangeable dans nos échantillons sont cohérentes à la nature du sol de nos sites (sols sableux, contenant du calcaire et très peu de matière organique).

II.2.2.3 Végétation

La forêt de dunes d'Ouchtata II est une réalisation purement artificielle puisque les plantations en majorité de Pin maritime, Acacias et de Pin pignon ont été effectuées durant la période allant de 1950 – 1975 à une densité moyenne de 2000 plants/ha. Les plantations les plus importantes de Pin pignon ont été effectuées les dernières années pour repeupler les vides.

Le Pin pignon sur les dunes littorales d'Ouchtata II se trouve en association avec certaines espèces ligneuses telles que : *Juniperus oxyc*edrus ssp macrocarpa, *Juniperus phoenicea*, *Retama raetam* var Duriaei, *Pistacia lentiscus*, *Phillyrea angustifolia*, *Asparagus actufolius*, *Calycotome villosa.* Les herbacées sont représentés par quelques poacées (*Hordeum murinum, lagurus ovatus, Cynosurus echinatus, Biza maxima)* ainsi que d'autres herbacées comme *Bellis annua, Biscutella didyma, Seriola aetnensis, Rubia peregnrina, Silene colorata, Paronychia argenta, Torilis nodosa.*

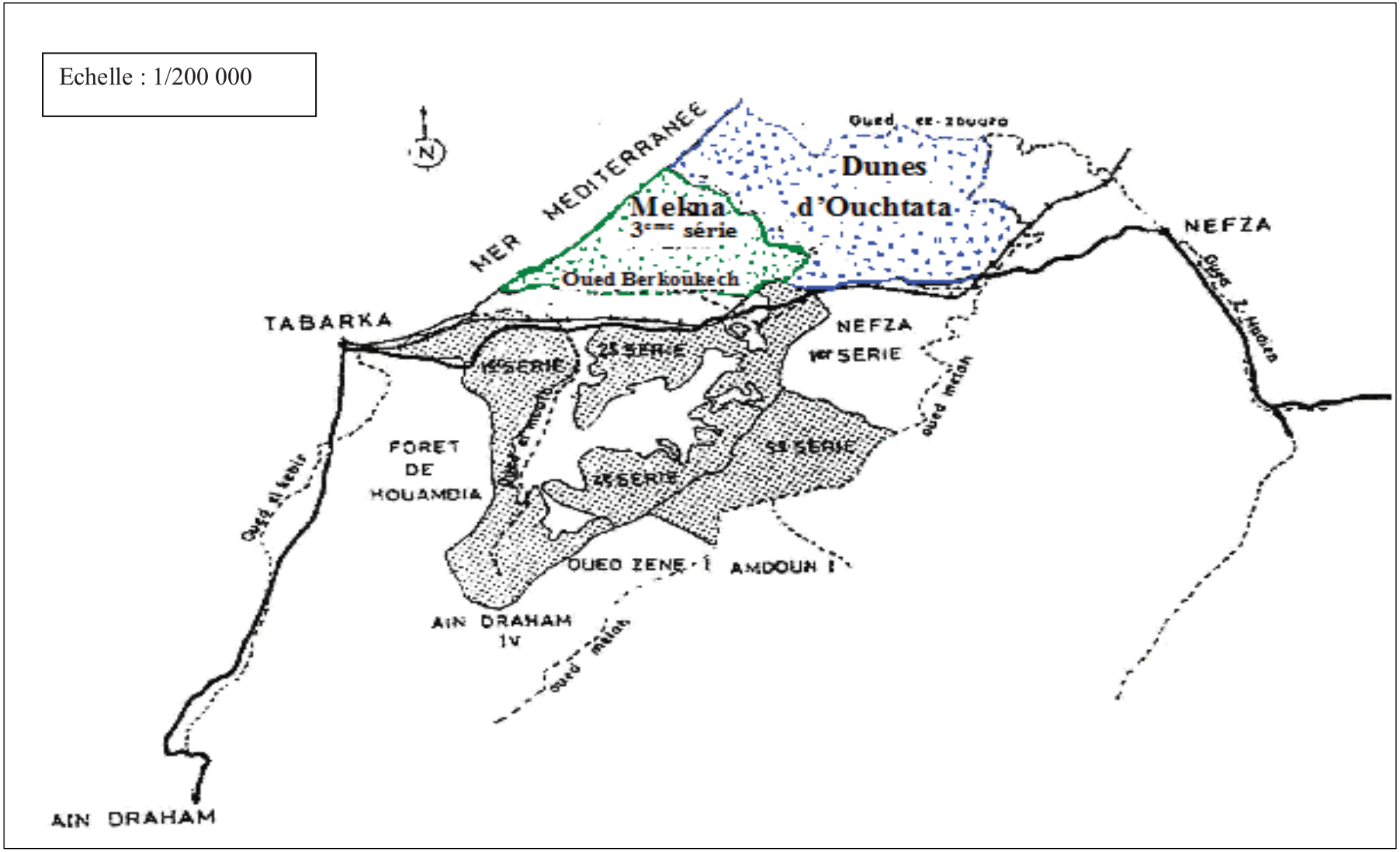


Figure 17 : Carte de localisation des séries, Mekna III et Ouchtata II (d'après SCET-TUNISIE-BAFDER, période entre 1983-2006)

II.2.3 La forêt de Bechateur

II.2.3.1 Situation géographique

La forêt des dunes de Bechateur couvre 2412 ha, avec une superficie de 648 ha pour le Pin pignon (photo 13). Elle est située dans les secteurs (Omda) de Marnissa, délégation de Bizerte (37° 26' N, 9° 89' E), gouvernorat de Bizerte.

Elle se caractérise par une pente forte vers la mer et la moyenne partie de la forêt se trouve sur une pente variant de 25 à 85% et le reste se trouve sur un terrain à pente douce ne dépassant guerre les 10% tandis que l'altitude moyenne de tout le périmètre de la forêt de Bechateur est de 112m et une exposition Nord et Nord-Est (P.A. Bechateur 1980 -1999).

photo 3: Peuplements de Pin pignon de la forêt de Bechateur

II.2.3.2 Climat et sol

Tableau 7: Moyennes pluviométriques mensuelles et annuelles (Source : INM, période entre 2006 – 2010)

Mois	Janv.	fév.	mars	avr.	mai	juin	juill.	août	sept.	oct.	nov.	déc.	Pluviométrie annuelle (mm)
Pluviométrie mensuelle moyenne (mm)	116,4	79,1	104,8	66,3	25,1	5,8	2,4	3,6	58,8	67	89,1	107	**725,3**

Le tableau (7) nous permet de constater que la moyenne annuelle de la pluviométrie calculée sur une période de 5 ans (2006-2010) est de 725,2 mm. Les pluies sont très nettement groupes pendant les mois d'hiver et d'automne, les maxima se situant généralement aux mois de janvier (116,4 mm) et décembre (107 mm). Cette région est soumise à une sécheresse allant de Mai à Aout (figure 18), avec un minimum de pluie en Juillet de 2,4 mm.

Tableau 8: Moyennes mensuelles et annuelles de températures (Source : INM, période entre 2006 – 2010)

Mois	Janv.	fév.	mars	avr.	mai	juin	juill.	août	sept.	oct.	nov.	déc.	Moyenne annuelle
T° moyenne (°C)	11,7	12	13,5	16,5	20,1	23,5	26,6	26,8	24,1	20,7	16,2	12,8	**18,7**
Moyenne des minima	7,3	7,5	8,6	11,6	14,5	17,5	20,6	21	19	15,9	11,4	8,3	**13,6**
Moyenne des maxima	16	16,5	18,4	21,3	25,6	29,4	32,7	32,5	29,3	25,5	20,9	17,2	**23,8**

La température moyenne annuelle enregistrée pour la même période est d'environ 18,7°C. La moyenne annuelle des maxima est de 23,8 °C, avec Juillet, le mois le plus chaud, tandis que la moyenne annuelle des minima est de 13,6 °C, avec Janvier, le mois le plus froid (tableau 7).

Selon la carte bioclimatique de la Tunisie (1973) utilisant la classification d'Emberger, cette série appartient à l'étage bioclimatique sub-humide inférieur à variante hivernale douce.

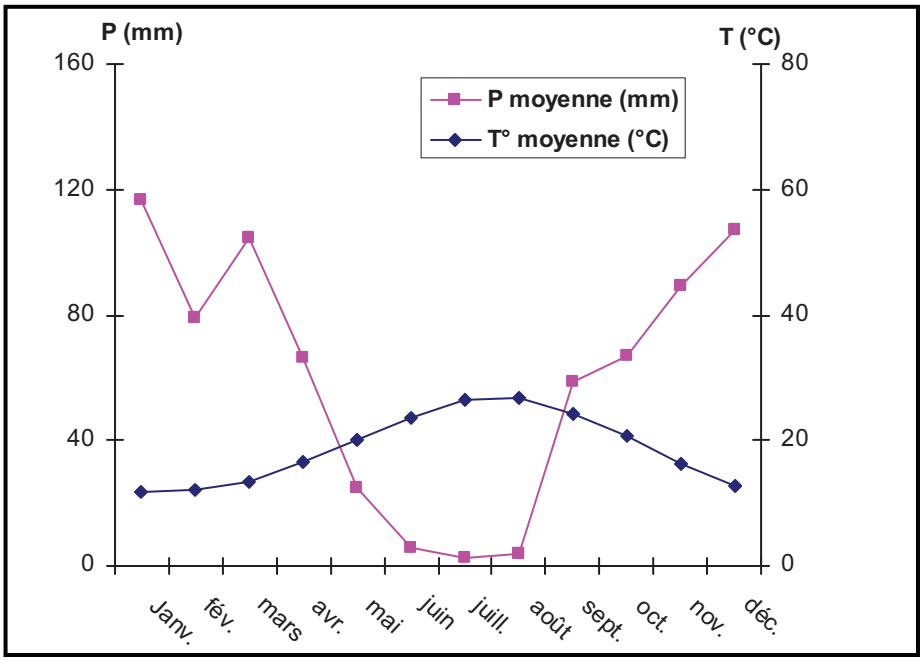


Figure 18: Diagramme ombrothermique de la station de Bechateur (Bizerte)

La forêt des dunes de Bechateur est exposée à des vents dominants du Nord-Est avec une vitesse moyenne annuelle de 2,9 m/s.

La forêt est presque toute entière située sur des sables marins très récents qui se sont accumulés par érosion éolienne sur des dunes plus anciennes, le tout reposant sur une roche calcaire parfois argileuse. Des affleurements rocheux de nature calcaire et gréseuse réapparaissent par endroit. Le sol est couvert d'une litière d'aiguilles mortes et d'autres débris de végétation plus au moins décomposés d'une épaisseur comprise entre 2 et 6 cm, reposait sur un important horizon de 40 à 100 centimètres de profondeur ou plus, formés essentiellement de sable fixé, plus au moins riche en matière organique (Plan d'Aménagement de Bechateur, période entre 1980 - 1999). Les analyses indiquent qu'il s'agit d'un sol pauvre avec des faibles taux d'azote total (N) et de matière organique indiquée par le faible taux de carbone organique total (entre 0,18% et 0,55%) et le rapport C/N situé entre 18 et 26. Le pH est basique avec une moyenne de 7,8. La capacité d'échange cationique (CEC) est très faible avec un maximum de 2,7 cmol/kg.

Tableau 9: Caractéristiques édaphiques de la forêt de Bechateur (analyses réalisées par l'INRA d'Arras, France)

Forêt	Végétation	C Organique (g/kg)	N total (g/kg)	pH	CEC (cmol/kg)	Calcaire Total (%)	Calcaire Actif (%)	Mg (cmol/kg)	Ca (cmol/kg)
Bechateur	*P.pinea*	2,12	0,093	8,2	1,32	3	0	0,048	0,402
	P.pinea + maquis	1,86	0,083	7,4	1,36	4	0	0,035	0,242
	P. pinea + Accacia	2,36	0,093	7	1,11	6	0	0,025	1,7
	Maquis	5,58	0,309	8,5	2,71	3	0	0,072	0,52

*Les faibles valeurs de CEC Metson globale inférieures à la valeur de ca cmol+/kg échangeable dans nos échantillons sont cohérentes à la nature du sol de nos sites (sols sableux, contenant du calcaire et très peu de matière organique).

II.2.3.3 Végétation

Le Pin pignon est l'essence principale après l'acacia. Il a été introduit sur les dunes fixées par les acacias, selon une densité de 2500 plants par hectare. Il est par ailleurs l'essence la plus utilisée pour les plantations récentes effectuées entre les années 1969 et 1977 pour repeupler les vides. Il se trouve en association avec certaines espèces spontanées dont les plus marquées sont : *Juniperus phoenicea*, *Juniperus oxycedrus* ssp macrocarpa, *Pistacia lentiscus*, *Daphne gnidium*, *Rubia périgrina*, *Calicotome villosa*, *Rubus ulmifolius*, *Cistus salvifolïus*, *Myrtus communis*, *Quercus coccifera, Olea europea*.

La strate herbacée est presque absente et si elle existe, elle est composée principalement de quelques pocées (*Briza maxima, Lagurus ovatus, Trifolium cherleri*) et certaines herbacées (*Sielen colorata, Evax pymaea, Geranium robertianum*).

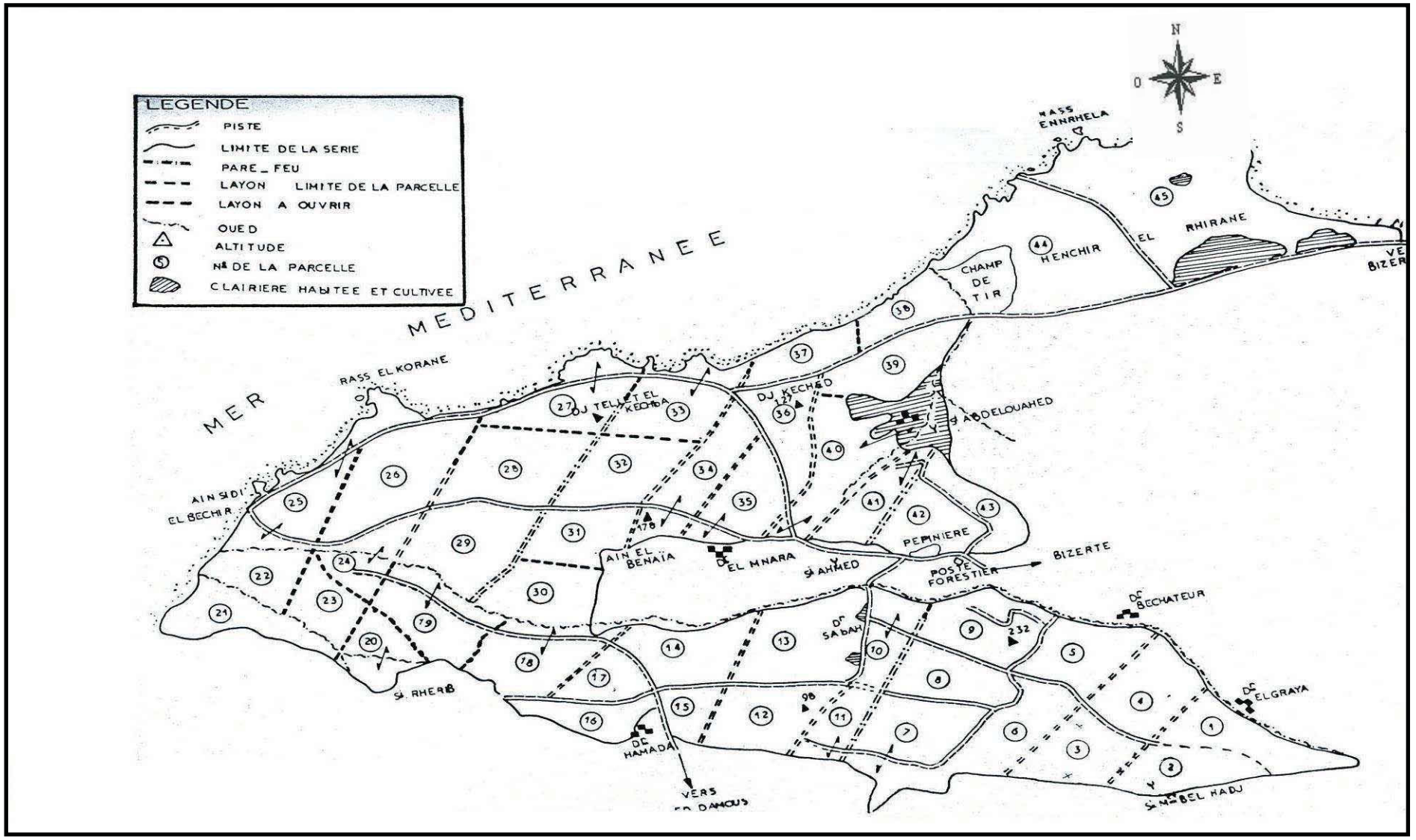


Figure 19 : Carte parcellaire de la forêt de Bechateur (Plan d'Aménagement de Bechateur, période entre 1980-1999)

II.2.4. Aspects phytoécologique

Selon la carte phytoécologique de la Tunisie Septentrionale (Bigot et al. 1965, Floret et al. 1965), les trois stations étudiées appartiennent à la série évolutive du chêne kermès, groupement à :

Quercus cocifera
Scrophularia sambucifolia
Juniperus oxycedrus ssp macrocarpa
Juniperus phoenicea.

Ce groupement colonise les dunes littorales plus au moins fixées et appartient à l'étage de végétation méditerranéen subhumide et à la variante de végétation à hiver doux. Ceci marque une divergence entre les étages et variantes bioclimatiques et les étages et variantes de végétation. Selon Gounot (1967), cette divergence provient du fait que les paramètres climatiques utilisés dans le calcul du Q_2 reposent sur des mesures sous abri météorologique et ne reflètent pas les valeurs subies par les végétaux. Du point de vue floristique, l'absence de *Quercus coccifera* sur la dune d'Ouchtata II indique qu'elle est à un stade de fixation moins avancé en comparaison avec les deux autres dunes (Schoenenberger, 1967).

II.2.5 Gestion et objectifs de production

Les peuplements de Pin pignon dans les trois forêts concernées par notre étude, comme dans le reste des peuplements en Tunisie, ont été conduits en vue d'une fixation des dunes et par la suite vers la production de bois. Au départ, les plantations sont presque toujours extrêmement denses même dans des milieux les moins favorables à leur installation. Les plus fréquentes sont en quinconce, en carré et en rectangle. Les espacements entre les plants varient de 2m × 2m (2500 plants/ha) à 2m × 2.5m (2000 plants/ha) à 2m × 3m (1667 plants/ha) ou 3m × 3m (1111 plants/ha) selon l'objectif de la plantation (protection, production du bois).

Actuellement, la quasi-totalité des plantations de Pin pignon en Tunisie se font à une densité de 1667 plants/ha (2m × 3m). Parmi les inconvénients des fortes densités observés, une production fructifère insignifiante et un effet de lisière très développé. Sur les branches latérales exposées à la lumière, le nombre de cônes est plus élevé que du côté intérieur où la concurrence est plus importante. Il est bien connu chez le Pin pignon que les cônes femelles se développent sur les pousses de lumière, elles mêmes situées sur les parties de la cime les

mieux éclairées. En effet, dans une forêt claire on trouve uniquement des pousses de lumière; cependant dans des peuplement denses (cas de la plupart de nos placettes-échantillons) chaque arbre ne peut porter des pousses de lumière que sur une petite partie de la cime, la plus difficilement accessible d'ailleurs. Les plus abondantes sont surtout des pousses d'ombre portant des cônes mâles.

Bien que la production fruitière de Pin pignon devienne de plus en plus prépondérante, et sa valeur économique dépasse de plus en plus la production ligneuse (Scarascia-Mugnozza et coll, 2000), le schéma sylvicole comportant des coupes d'éclaircie et d'élagages depuis les premières plantations n'a pas subi de modifications importantes en vue d'une amélioration de cette production. Malgré les interventions sur les différentes forêts, la densité des peuplements reste loin d'être orientée vers un optimum améliorant la production fructifère. Dans nos peuplements, des coupes d'éclaircie ont eu lieu avant notre passage, dont l'objectif était une amélioration qualitative du bois et d'autres ont eu lieu après notre échantillonnage. Cependant, il semble qu'il n'y a pas des interventions concernant le travail du sol et de litière (scarification et crochetage).

Il est toutefois à signaler que le texte de législation régissent la gestion sylvicole est loin d'être respecté pour les trois forêts de Pin pignon puisque l'on note une forte pression humaine qui se manifeste de deux manières :

***Parcours de troupeaux**

***Existence de clairières habitées et cultivées à l'intérieur des limites forestières et collecte illicite des cônes**

Les trois forêts sont caractérisées par la présence d'une faune souvent abondante représentée par le perdreau, le sanglier et le lièvre. A certaines époques, les migrateurs sont aussi abondants comme la caille, la bécasse et les tourterelles.

II.3. Echantillonnage et installation des placettes

Pour répondre aux questions écologiques posées en introduction, nous avons constitué un plan d'échantillonnage basé sur les données sylvicoles et les cartes parcellaires des peuplements de Pin pignon existant dans les procès-verbaux d'aménagement des 3 forêts citées précédemment.

Une visite prospective dans l'ensemble des trois sites d'études a précédé notre échantillonnage. Cette visite nous a permis d'identifier les différentes parcelles déjà existantes sur terrain en nous basant sur les cartes des peuplements de Pin pignon et leur description à l'échelle des procès verbaux d'aménagement. Ceci nous a permis d'avoir une idée sur les différentes classes d'âge et de densité existantes qui sont plus au moins variables.

Notre plan d'échantillonnage a été donc dirigé sur le principe de faire varier la densité, l'âge et le couvert arbustif d'une placette-échantillon à l'autre en parcourant les différentes parcelles du peuplement afin de pouvoir estimer une caractéristique de la population dans son ensemble.

Nous avons procédé ainsi à une opération qui s'appelle '**cheminement**', qui consiste à repérer sur terrain les centres des placettes choisies en progressant dans une direction qui nous permet d'avoir une certaine hétérogénéité en passant d'une parcelle à une autre (figure 20).

Etant donné les densités observées dans les peuplements de Pin pignon, nous avons opté pour des placettes rectangulaires de 500m² de taille (20m × 25m) en se basant sur des travaux de recherche réalisés par Prodan, cité par Pardé (1961) et montrant que la superficie optimale à donner aux placettes de sondage varie de 5 à 10 ares. Selon Pardé (1961), les placettes carrées ou rectangulaires seraient plus facilement délimitées que les autres. Dans notre cas, et pour une même taille de placette, la densité observée varie suivant les sylvicultures appliquées et les seconds passages de reboisement.

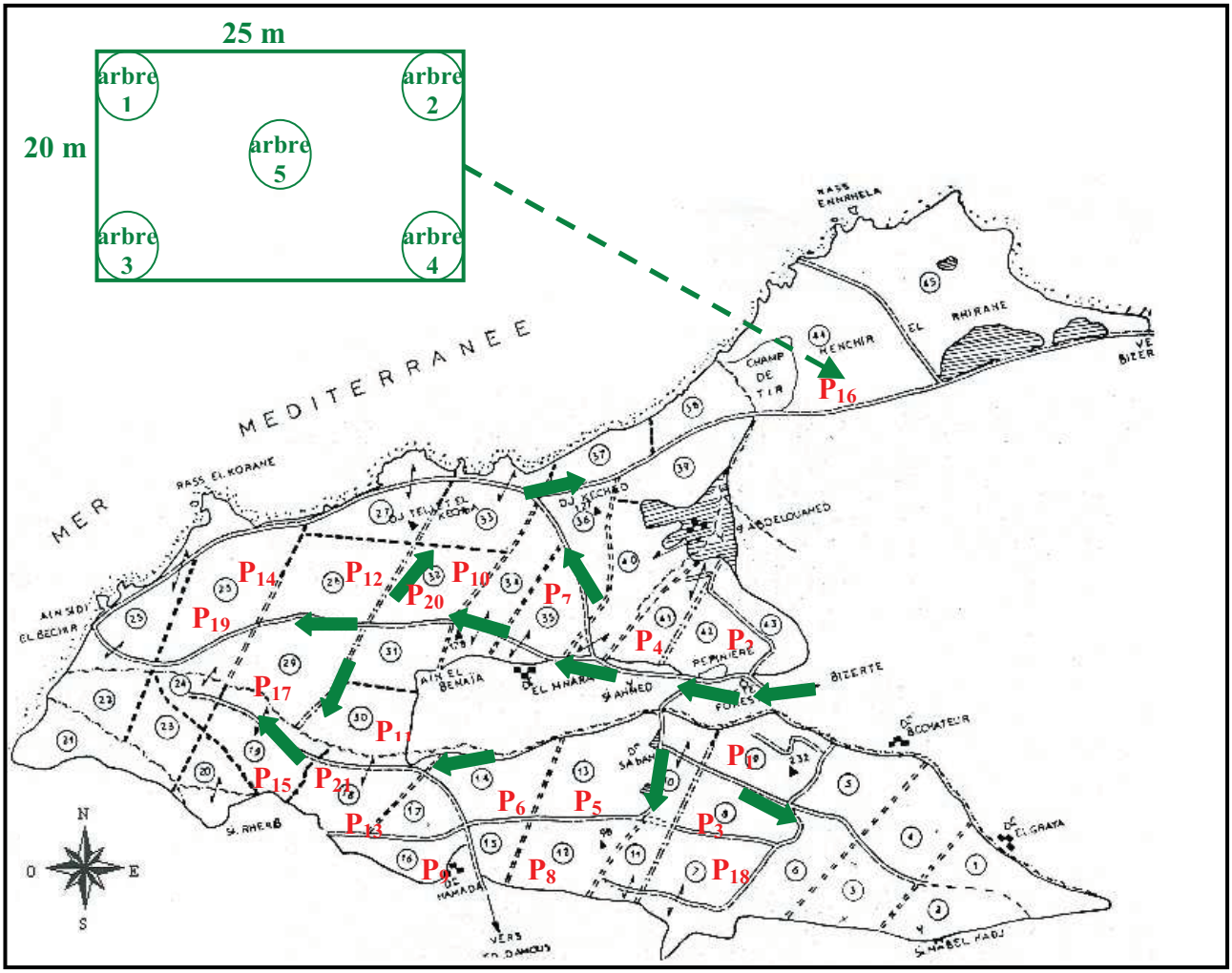


Figure20: Représentation de l'installation des placettes échantillons au niveau des parcelles existantes dans des peuplements de Pin pignon, exemple de la forêt de Bechateur (Pn : numéro de la placette-échantillon, ⬭ numéro des parcelles de peuplements existantes, la flèche représente le transect)

II.3.1 Choix des descripteurs

Le plan de collecte des données a porté sur des renseignements de situation générale (coordonnées GPS, exposition…) et des mesures de certaines variables dendrométriquesà l'échelle individuelle de l'arbre.

II.3.1.1 Descripteurs dendrométriques

Les mesures effectuées ont porté sur cinq arbres-échantillons, représentatifs autant que possible de l'ensemble des arbres de la placette et choisis systématiquement aussi : l'arbre le plus proche du centre et ceux les plus proches des quatre coins de la placette ; ils sont finalement marquées individuellement afin de les repérer.

-Age

Partant de la ramification monocyclique du Pin pignon, l'âge des arbres sur pied a été estimé par comptage des verticilles de branches, y compris ceux de branches mortes situées à la base du tronc.

-Hauteur totale des arbres

La hauteur d'arbre sur pied a été mesurée grâce à des perches emboîtables en fibre de verre, permettant de mesurer des hauteurs allant jusqu'à 20m (photo 14).

photo 4: Mesure de la hauteur des arbres (2008)

-Diamètre moyen du houppier

photo 5: Mesure du diamètre de houppier (2008)

Le houppier représente la position « sociale » de l'arbre dans le peuplement et le potentiel de croissance, relativement aux autres arbres (Deleuze, 1996).

Chaque diamètre de houppier a été mesuré deux fois dans les directions Est-ouest et Nord-sud en utilisant un mètre-ruban tendu entre deux perches extensibles et délimitant la base de la couronne dans une direction parallèle au tronc de l'arbre (photo 15). Le diamètre moyen du houppier est la demi-somme de ces deux mesures.

-Diamètre à 1.30m et à la base du tronc

La mesure du diamètre à hauteur de poitrine « diameter at breast height » ou DBH à porté sur tous les arbres de chaque placette et non sur les cinq choisis au-paravent.

Il a été mesuré grâce à un compas de POLLANSCHŰTZ, appareil qui se compose d'une règle graduée en cm et en mm et de deux bras parallèles, l'un fixe et l'autre coulissant (photo 16).

L'inventaire obtenu grâce aux mesures de DBH des arbres contenus dans chaque placette, nous a permis de tracer l'histogramme de leurs effectifs répartis en classes de DBH de 5cm. Le DBH moyen a été calculé à partir de la formule suivante :

$$\overline{D} = \frac{1}{N} \sum_{i=1}^{N} D_i$$

$\overline{D}$: DBH moyen ; N : le nombre total d'individus ; D_i : DBH de l'individu i

photo 6: Mesure du diamètre à 1.30m (2008)

-Surface terrière

La surface terrière est la section transversale du tronc à 1.30m de hauteur pour un seul arbre.

$$G(m^2) = 10^{-4}\pi\left[\frac{D_i^2(cm)}{4}\right]$$ (Duplat et Perotte, 1983)

D_i : DBH de l'individu i

Pour un peuplement, c'est la somme des surfaces terrières de tous les arbres qui le composent. Cette grandeur notée G, s'exprime en m^2ha^{-1}.

$$G(m^2 ha^{-1}) = 10^{-4}\sum_{i=1}^{N} G_i$$

G_i : surface terrière de l'individu i

-Projection du houppier et taux de recouvrement des Pins pignons

Dans chaque placette-échantillon, la surface moyenne de projection des houppiers au sol (SPH) a été calculée à partir de celles des cinq arbres choisis dans cette unité d'échantillonnage suivant la formule ci-dessous :

$$\overline{SPH}(m^2/arbre) = \frac{1}{5}\pi\sum_{1}^{5}\frac{DH^2}{4} = \frac{\pi}{20}\sum_{1}^{5}DH^2$$

Où DH représente le diamètre moyen du houppier de chacun des 5 arbres-échantillons (en m). Le taux de recouvrement (R) de la strate arborée de chaque placette ou ombrage (Tansley, 1935) a été évalué en tenant compte de son effectif (N_p) et exprimé en pourcents de sa superficie, selon la relation :

$$R(\%) = \overline{SPH} \times N_p \times \frac{100}{500}$$

$\overline{SPH}$ = projection du houppier (m^2/arbre)

-Densité d'arbres par placette-échantillon

Le nombre de tiges sur pied à été compté au niveau de chaque placette

II.3.1.2 Descripteurs écologiques

a) La lumière

Généralités sur la lumière et méthodes de mesure

Selon Smith et al (2007), la lumière est l'un des principaux facteurs écologiques responsable de la dynamique forestière. La lumière est, tour à tour, interceptée ou transmise par les différentes strates végétales, en interaction les unes avec les autres : couvert des arbres adultes, sous-étage ligneux, végétation de la strate herbacée incluant les semis d'arbres (Balandier et al. 2008). De ce fait, la lumière joue un rôle essentiel dans la dynamique du sous-étage puisque le degré d'ouverture de la strate arborescente conditionne le taux de lumière disponible au niveau des strates arbustives et herbacées.

Sa qualité et sa quantité sont donc modifiées au fur et à mesure de sa traversée de la canopée. Les effets saisonniers ou les conditions météorologiques (journée ensoleillée ou totalement nuageuse) ne sont pas moindres.

Dans des situations de couvert fermé, la lumière reçue par la régénération est principalement de la lumière **diffuse** même par journée fortement ensoleillée avec quelques périodes d'éclairement **direct** à travers les petites trouées ; elle est fortement limitée et variable temporellement et spatialement (Gendron, Messier et Comeau, 2001).

Il s'agissait de mesurer la lumière disponible pour les semis de Pin pignon après qu'une fraction ait été interceptée par les arbres adultes. Deux méthodes peuvent assurer la mesure de la lumière, une méthode directe utilisant les capteurs et une deuxième méthode dite indirecte, « **la photographie hémisphérique** ».

Vu le nombre de placettes à étudier, le temps disponible et les moyens financiers, le choix de la photographie hémisphérique a été retenu pour sa rapidité et son coût relativement faible.

Les mesures par photographies hémisphériques

Les photographies hémisphériques sont des photographies dont le centre représente le Zénith et les bords représentent l'horizon (photo 17). Elles sont réalisées avec un appareil doté d'un objectif 'fish eye' ou œil de poisson dont le champ visuel est de 180°. L'appareil photo utilisé dans notre étude est un appareil photo Nikon F70 doté d'un objectif fish-eye Sigma 8 mml : 4DG EX (photo 17).

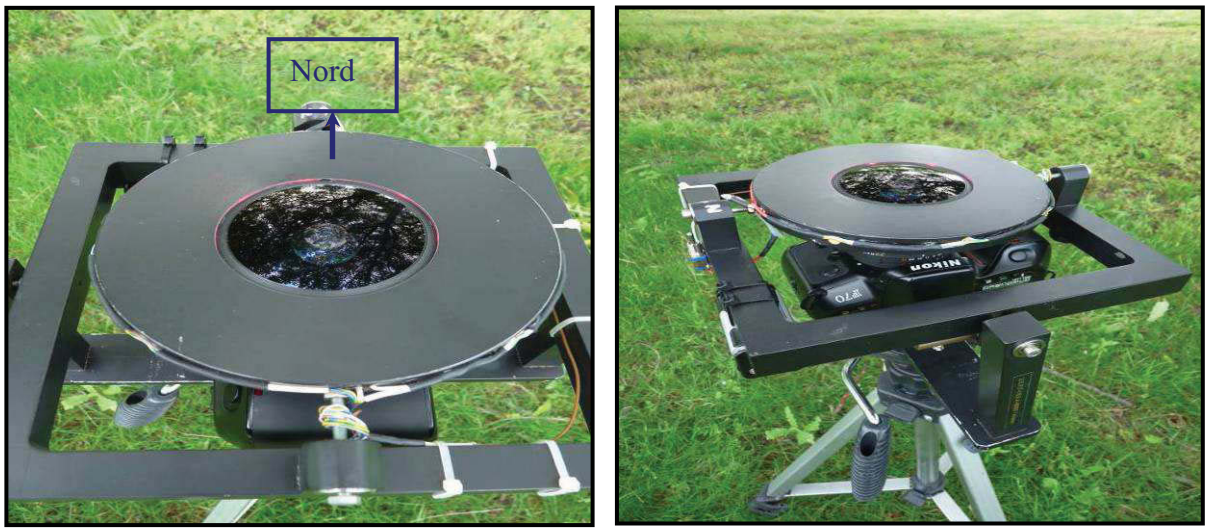


photo 7: Appareil photo Nikon F70 pour prise des photographies hémisphériques

Elles présentent ainsi la vue de tous les objets contenus dans l'hémisphère centré sur l'axe de l'objectif, donc la voûte céleste si l'appareil vise à la verticale.

L'appareil était positionné au dessus du point de mesure, à 1,5 m du sol, mis à l'horizontale et orienté vers le nord magnétique. Les photographies ont été prises dans des conditions météorologiques particulières, un ciel avec une luminosité aussi uniforme que possible et sans rayonnement direct. Ces conditions sont réalisées soit par temps à ciel couvert uniformément, soit à l'aube ou au crépuscule lorsque le soleil est en dessous de l'horizon. Cinq photographies étaient prises par placette et réparties selon l'hétérogénéité du couvert (présence de troués ou pas) (figure 21).

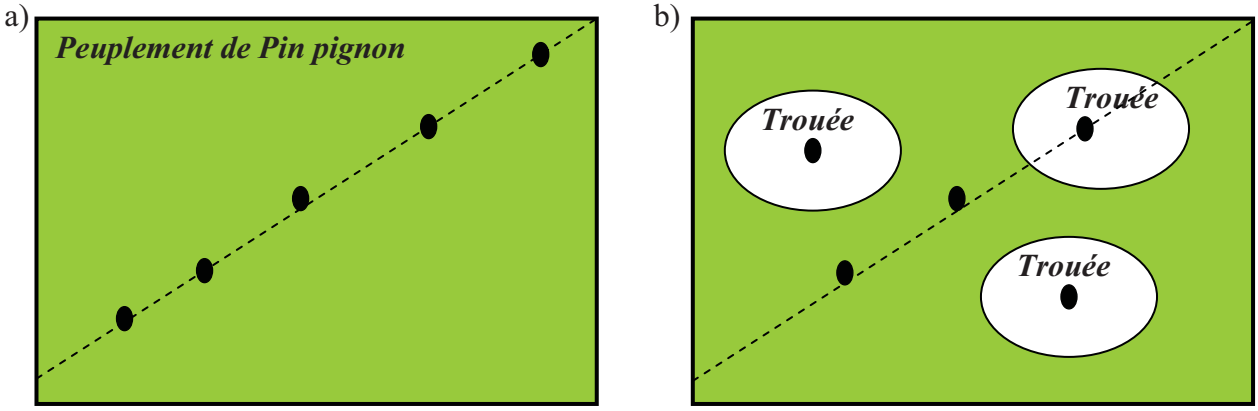


Figure 21: Schéma de l'installation des points de mesure de la lumière dans les placettes-échantillons : couvert de Pin pignon homogène (a) et couvert avec trouée (b).

La fraction des trous (gap fraction) peut être utilisée pour évaluer la quantité d'éclairement disponible dans le sous-bois ; c'est le rapport sur la photographie entre les pixels de ciel et ceux correspondant au couvert végétal. Pour cela, un seuillage des photographies couleurs originales grâce au logiciel PiafPhothem (UMR PIAF, INRA, France) permet de réduire le nombre de couleurs à deux : le noir qui correspond à la végétation et le blanc qui correspond au ciel (photo 18) (Den Dulk, 1989).

Les photographies ont finalement été analysées avec le logiciel PiafLA (Adam et al. 2008) afin d'obtenir le pourcentage de lumière arrivant au sol sous forme d'éclairement relatif diffus et direct sur une période allant du 15 Septembre au 15 Octobre et du 15 mars au 15 Avril, période correspondant à la germination des graines de notre espèce. L'éclairement direct a été calculé en traçant la course solaire sur la photographie avec un pas de temps de 10 mn pour les deux périodes considérées, alors que la lumière diffuse a été calculée en divisant le ciel selon le principe de la tortue en 16 écailles de même angle solide en appliquant la distribution du couvert standard (SOC) (Den Dulk, 1989) (photo 19).

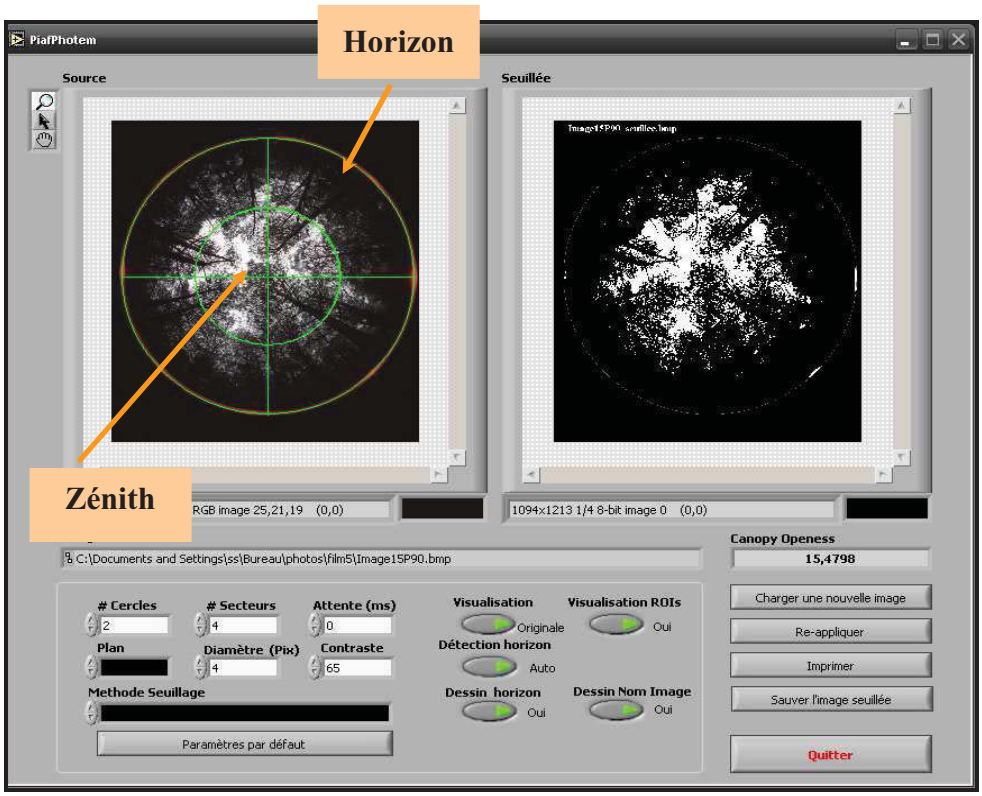


photo 8: Exemple de photographie hémisphérique originale et après seuillage grâce au logiciel PiafPhotem.

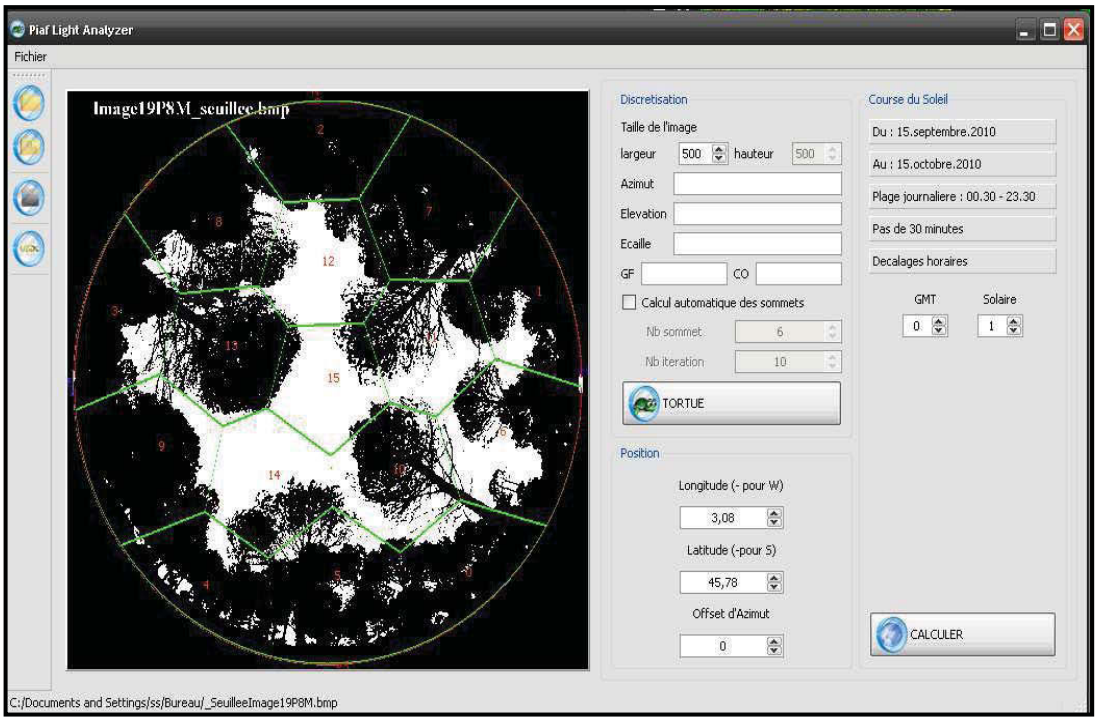


photo 9: Photographie seuillée découpée en 16 écailles

Deux précautions sont à prendre au moment de la prise de vue : la première est de vérifier l'horizontalité de l'appareil, raison pour laquelle l'appareil photo est fixé sur un trépied sur lequel sont vissés orthogonalement deux niveaux à bulle. La seconde précaution consiste à identifier le nord afin de pouvoir ensuite orienter la photographie. Pour cela les abords directs de l'objectif de notre appareil sont équipés d'un système de diodes.

Il est à noter que la technique des photographies hémisphériques reste beaucoup moins chère et beaucoup moins lourde à mettre en œuvre que les mesures directes et ayant la faveur d'estimer l'éclairement sur des périodes de temps et non de manière ponctuelle. Néanmoins, elle représente un aspect délicat concernant l'étape de seuillage qui nécessite une certaine expertise.

b) Biomasse du sous-bois

Dans le but d'évaluer la biomasse sèche des espèces dominantes dans les strates arbustive et herbacée au niveau de chaque placette, nous avons procédé tout d'abord à une estimation visuelle de leur taux de recouvrement, représenté par la projection verticale de la totalité du feuillage sur le sol.

***Strate arbustive :** La biomasse de l'espèce dominante a été déterminée de deux manières différentes (photo 20) :

- pour les arbres de taille supérieure à 1 m, un individu de taille moyenne est choisi, sa longueur ainsi que sa largeur sont mesurées. L'arbre est abattu et le poids total est ainsi déterminé.
- Pour les individus de taille inférieure à 1 m, une micro-placette (1m×2m) est installée au niveau de chaque placette-échantillon, l'espèce dominante est coupée au ras du sol et son poids total est déterminé.

Exemple d'Arbuste en forme d'arbre *(Pistacia lentiscus)*

Exemple d'Arbuste en forme de touffes

photo 10: Répartition de la strate arbustive en arbres ou en touffes (Mekna III, automne 2010)

La biomasse de l'espèce dominante a été calculée comme suit :

**individus de taille≥1m*

$$\text{Biomasse aérienne/placette (kg Ms/500m²)} = \frac{Poids\,\sec(kg) \times R(\%) \times 500m^2}{L \times l(m^2) \times 100}$$

$$\longrightarrow \text{Biomasse aérienne (kg/ha)} = \frac{Biomasse\ \ aérienne\ (kg/500m^2) \times 10000m^2}{500m^2}$$

**individus de taille<1m*

$$\text{Biomasse aérienne/placette (kg Ms/500m²)} = \frac{Poids\,\sec(kg) \times R(\%) \times 500m^2}{2m^2 \times 100}$$

L (Longueur), **l** (largeur) de l'arbre échantillon

R : taux de recouvrement de l'espèce dominante au niveau de la placette-échantillon

(500m²) : surface totale de la placette-échantillon

*__*le reste de la végétation du sous-bois*__

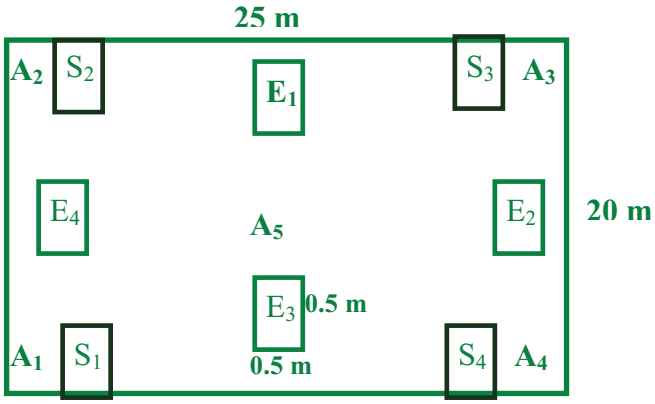


Figure 22: Dispositif d'installation des microplacettes carrées (0.5m*0.5m), quatre entre (E) et quatre sous (S) arbres (A) pour récolter des herbacées (espèces dominantes) et de la litière séparément

Au niveau de chaque placette-échantillon, nous avons sélectionnée huit micro-placettes carrées de 0,5m×0,5m sous les quatre arbres-échantillons périphériques et entre les arbres (figure 22). L'espèce dominante pour les Poacées ainsi que pour les autres herbacées est récoltée et le poids frais de chacune est déterminé. Pour la litière, nous avons procédé de la même manière que les Poacées et les autres herbacées.

Tous les échantillons (des individus du sous-bois) collectés (arbustes, herbacées, graminées) ainsi que la litière sont transportés par la suite au laboratoire afin de déterminer le poids de la matière sèche après les avoir mis à l'étuve pendant 48h sous une température de 88°C.

La biomasse totale par placette pour les Poacées et les autres herbacées est calculée comme suit :

$$\text{Biomasse aérienne (kg Ms/500m²)} = \frac{Poids\ \sec(kg) \times R(\%) \times 500m^2}{2m^2 \times 100}$$

$$\longrightarrow \text{Biomasse aérienne (Kg Ms/ha)} = \frac{Biomasse\ \ aérienne\ (kg/500m^2) \times 10000m^2}{500m^2}$$

R : taux de recouvrement de l'espèce dominante au niveau de la placette-échantillon

(2m²) : surface totale de la micro-placette-échantillon

Pour la litière :

$$\text{Biomasse de la litière (kg Ms/placette)} = \frac{Poids\,\text{sec}(kg) \times 500m^2}{2m^2}$$

$$\longrightarrow \text{(kg Ms/ha)} \quad = \frac{Poids\,\text{sec}(kg) \times 10000m^2}{2m^2}$$

c) Régénération naturelle

Tous les semis et les jeunes plants de Pin pignon en vie ont été comptés dans chaque placette-échantillon. Leur âge a été estimé par comptage du nombre de verticilles de rameaux (un verticille par an). Les semis morts ne sont pas pris en considération (Photo 21).

Afin d'appuyer l'hypothèse d'un effet de la litière comme barrière physique entravant la germination des graines de Pin pignon, nous avons procédé à une expérience complémentaire sur terrain. Nous avons varié son épaisseur suivant trois modalités [(1) témoin : litière épaisse (2) éliminer la moitié de l'épaisseur (3) sol nu]. Cette expérience a eu lieu en Octobre 2010 et le dénombrement des semis s'est fait en Mai.

(a) **(b)**

photo 11: Régénération naturelle de Pin pignon, a) semis, b) jeunes plants (Novembre 2010)

d) Fructification :

Deux constatations ont conditionné notre échantillonnage :

*La première est que la fructification des arbres forestiers est assez irrégulière d'une année à l'autre. Généralement, une année de forte production est suivie d'une ou de plusieurs années où la fructification est médiocre ou nulle. Pour beaucoup de conifères, l'intervalle entre deux années à graines est de trois à quatre ans (Morandini, 1961).

*La seconde est la récolte illicite et précoce des cônes de Pin pignon qui a présenté une contrainte majeure à laquelle nous nous sommes confrontés du fait de la quasi-impossibilité de récolter des cônes mûrs en automne d'une part et d'autre part la difficulté d'assurer une mise en défens des peuplements de Pin pignon.

Par conséquent, nous avons été amenés à faire la collecte des cônes âgés de 2 et 3 ans, facilement reconnaissables par leur taille et leur couleur. L'avantage de considérer ces cônes non mûrs réside dans le fait qu'ils ne soient pas encore récoltés et qu'ils permettent de refléter la production fructifère de manière plus fiable (nombre de cônes/arbre) alors que pour les cônes de 3 ans notre choix a été orienté vers les arbres les moins accessibles qui gardent encore la majorité de leurs cônes.

Le choix des arbres a été fait en se référant aux classes de DBH enregistrés au niveau des placettes-échantillons ; au total 97 arbres ont été choisis à partir de la classe 10-15 cm.

Pour chaque arbre, nous avons tenu compte de certains paramètres :

- Diamètre du tronc à 1,30m (DBH)
- Diamètre et hauteur du houppier, permettant le calcul du volume de houppier et qui dépend aussi du coefficient de forme : (sphérique $V = \left[\frac{4\pi}{3} \times R^3 = \frac{\pi}{6} \times D^3 \right]$, cylindrique $\left[V = \pi \times R^2 \times H \right]$, conique $\left[V = \frac{\pi}{3} \times R^2 \times H \right]$ où R est le rayon, D le diamètre du houppier et H la hauteur).
- l'âge qui a été déterminé par prélèvement de carottes et lecture des cernes (INRA, Clermont-Ferrand)
- Position sociale de l'arbre (dominante, co-dominante et dominée)

Les cônes sont récoltés manuellement au niveau de chaque arbre, comptés et séparés suivant leur état sanitaire (photo 22 a).

Pour les cônes de 3ème année, trois de taille différentes sont choisis (petit, moyen et grand, photo 22 b) et transportés au laboratoire, leur longueur et largeur ont été mesurées grâce à un pied à coulisse (Johensen et al. 2003). Les cônes ont été par la suite trempés dans l'eau chaude et enfin séchés à l'étuve pendant 16 heures à une température de 60°C afin de les ouvrir et compter par la suite les graines et les peser (photo 22 c).

a)

b)

c)

photo 12: Collecte manuelle des cônes de Pin pignon (a et b), extraction des graines (c) (Mekna III, July-August 2011)

Les cônes non sains ont été envoyés à l'INRA d'Orléans afin d'identifier les insectes causant les dégâts (collaboration de Alain Roques)

photo 13: Cônes de Pin pignon attaqués (février 2011)

II.4. Germination sous-serre

Les expérimentations de terrain sont réalistes mais les facteurs du milieu y sont peu contrôlés; c'est pourquoi une approche expérimentale complémentaire a été mise en place sous serre pour tester certaines hypothèses concernant les facteurs contrôlant les premiers stades de la régénération naturelle du Pin pignon (germination et émergence) : les effets de la lumière et de la litière. Les objectifs de ce dispositif étaient d'étudier (1) l'impact de trois niveaux croissants de lumière sur la germination et l'émergence des graines de Pin pignon, (2) l'impact de la litière (barrière mécanique et/ou allélopathique) pour les mêmes processus.

En Avril 2010, trois modalités expérimentales ont été mises en place dans la serre de l'INRA de Clermont-Ferrand et ont été suivies pendant 5 mois. Ces trois modalités présentent trois intensités de lumière différentes 3%, 16% et 58% de l'incident (photo 24 a). Au niveau de chacune nous avons utilisé des graines de trois provenances (forêts de Mekna III, Ouchtata II et Bechateur), trois lits de germination (sol nu, sol avec une couche de litière de 2cm et le troisième avec des extraits d'aiguilles de Pin pignon (photo 24 b). Les extraits d'aiguilles ont été préparés à partir des échantillons de litière sèche provenant de chaque forêt à raison de 100g. Chaque échantillon a été trempé dans l'azote liquide (N2) et écrasé dans un pilon et par la suite imbibé dans l'eau déminéralisée pendant 48h à une température ambiante (18 – 20°C). Les extraits ont été filtrés et placés au réfrigérateur jusqu'à utilisation (photo 25).

Durant l'expérimentation, nous avons procédé à un arrosage tous les deux jours où chaque pot reçoit 15 ml d'eau pour deux modalités (couches de litière et sol nu) et le reste 15 ml d'extrais d'aiguilles. Des mesures de température et de l'humidité de l'air ont été enregistrées grâce à des enregistreurs (Hobo, H08-003-02) placés au dessus des pots dans chaque modalité (photo 26).

Les méthodes de mesures utilisées au cours de cette expérimentation sont détaillées dans l'article 2 consacré à cette étude.

a)

b)

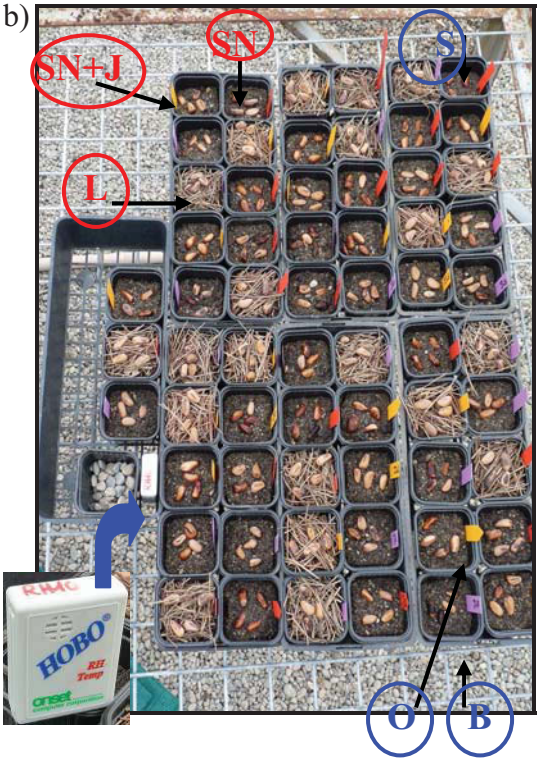


photo 14: Installation des modalités expérimentales sous-serre avec les différentes répétitions a {modalités de lumière (A : 3%, B : 16% et C : 58%)} et b {lits de germination : L (litière), SN (sol nu) et SN+J (sol nu avec extrait d'aiguilles) ainsi que trois provenances M : Mekna III, O : Ouchtata II et B : Bechateur) (INRA-PIAF, 2010)

photo 15: Préparation du jus de litière pour arrosage des graines (INRA-PIAF, avril 2010)

a)

3% de lumière (juin 2010)

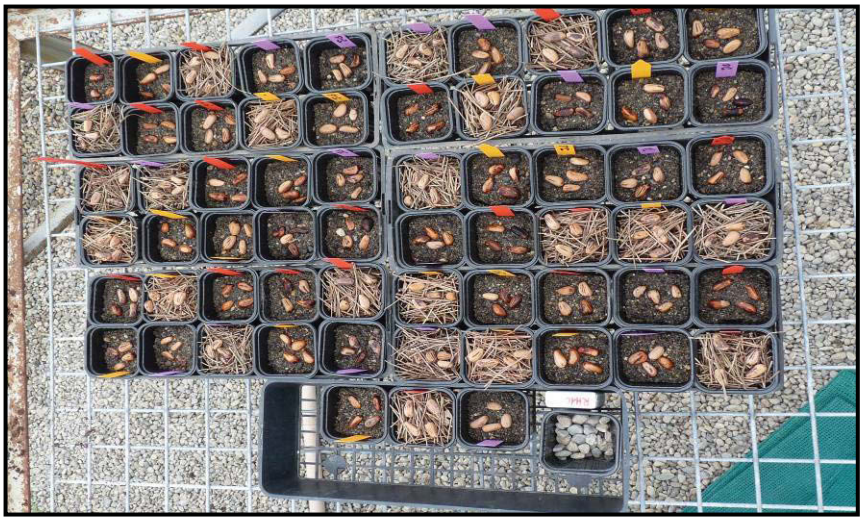
3% de lumière (aout 2010)

b)

16% de lumière (juin 2010)

16% de lumière (aout 2010)

c)



58% de lumière
(juin-aout 2010)

photo 16: Réponses de la germination des graines de *P. pinea* aux différents régimes de lumière, 3% (a), 16 % (b) et 58% c) ainsi qu'aux modalités de litière (juin-aout 2010).

II.5. Analyses statistiques

Les données ont été analysées grâce au logiciel Statgraphics Centurion XV (Stat Point, Inc., Virginia. USA).

Les relations décrivant la croissance des arbres de pin pignon, en se basant sur les différents paramètres dendrométriques mesurés pour chaque site (Age, DBH, H_t, SPH, G…), ainsi que la fructification en fonctions des caractéristiques des arbres (volume du houppier, nombre de cône, nombre de graines, poids des cônes) ont été établies grâce à des régressions. L'analyse des résidus d'ajustement et le test de signification des coefficients de régression (au seuil de 95%) ont été testés à l'aide de la statistique de Durbin-Watson (DW).
Le modèle d'ajustement le mieux adapté aux données a été choisi en se référant à certains critères : un meilleur coefficient de détermination (R^2) ou un meilleur coefficient de corrélation (r) entre la valeur mesurée et la valeur prédite et en appliquant le principe de parcimonie (le modèle retenu est celui ayant le moins de variables explicatives pour un même R^2).

La réponse des semis de pin pignon aux différentes variables est dépendante de leur âge, c'est la raison pour laquelle les analyses ont été effectuées séparément:

*semis de 1 an pour tester les conditions contrôlant leur levée

*les plantules de plus d'un an afin d'analyser les facteurs contrôlant leur survie et leur croissance ultérieure.

Les différentes variables ont d'abord été soumises à une analyse de corrélation de rangs de Spearman afin de déterminer les principaux liens entre elles. Comme les variables ne sont pas totalement indépendantes, des corrélations partielles ont été utilisées pour mesurer le lien entre deux variables en prenant en compte le lien avec les autres variables.
Les variables dépendantes sont transformées en logarithme naturel lorsque cela est nécessaire pour corriger la distribution non aléatoire des résidus. Des régressions ont été utilisées pour relier la densité des semis de 1 an à la biomasse de la litière, le pourcentage de transmis et l'âge des peuplements. Toutefois, une telle analyse a été impossible pour les plantules de plus d'un an en raison du grand nombre de parcelles sans semis.

Pour identifier les variables contrôlant la germination et l'établissement des semis sous serre, une analyse de variance (ANOVA) a été utilisée pour tester les effets de l'origine des graines

(les trois forêts), les différentes intensités de lumière et les modalités du lit de germination et leur interaction sur le pourcentage de germination ainsi que de mortalité.
Une deuxième ANOVA a été utilisée pour tester l'effet de trois conditions de litière (sol nu, couche de litière moyennement dense, couche de litière épaisse) au niveau des trois sites. Les conditions de litière ont été utilisées comme effet fixe et le site comme un effet aléatoire.
La normalité de la distribution des variables a été testée en vérifiant le caractère aléatoire des résidus et l'homogénéité des variances par le test de Levene. En cas ou la normalité n'est pas vérifiée, les variables sont transformées en logarithme naturel et un test non paramétrique de comparaison de Kruskal-Wallis est utilisé basé sur les rangs pour mettre en évidence les différences significatives.

Pour mettre en évidence les facteurs limitants pour la germination des graines de pin pignon sous serre, des relations entre la température, l'humidité de l'air et le taux de germination ont été testées en utilisant un test non paramétrique des rangs de Spearman de corrélation (rs).

L'effet des différentes classes de transmis sur la variation de la végétation du sous-bois a également été déterminé grâce à un test non paramétrique de comparaison de Kruskal-Wallis suivi d'un test de Mann-Whitney basé sur la médiane.

Dans beaucoup d'analyses l'effet du site a été testé sans avoir aucune influence significative ($p=0,22$) de sorte que les analyses subséquentes ont été effectuées en mettant en commun les données des 3 sites.

CHAPITRE III : Résultats

CHAPITRE III : Résultats

Ce chapitre sera présenté en quatre sous-chapitres :

- le premier (A) donne une description dendrométrique des trois forêts, illustrée par des relations entre les différents paramètres mesurés.

- le second (B), a été présenté oralement lors du colloque « Agropine » en Espagne et fera l'objet d'une publication dans la revue CIHEAM (options méditerranéennes) ; elle quantifie la fructification du Pin pignon dans la forêt de Mekna III) pour des contraintes de temps et de moyens. Bien qu'incomplet, ce chapitre donne une idée des potentialités de production en graines et donc de régénération naturelle du pin pignon en Tunisie et met en évidence le rôle de certaines maladies à l'origine de pertes de cônes et de graines.

- le troisième (C) est présenté sous la forme d'un article en cours de rédaction et rapporte les résultats d'une expérimentation réalisée sous serre visant à caractériser l'émergence et la survie des semis de pin dans leurs tous premiers stades. Deux facteurs sont contrôlés, la lumière (3, 16 et 58%) et le lit accueillant les graines (sol nu ; sol avec litière ; sol arrosé d'un extrait d'aiguilles de Pin pignon). Ce travail montre que la lumière n'est peut-être pas le facteur limitant durant les premiers stades de vie des semis de Pin pignon et confirme l'effet négatif de la litière mais comme barrière physique plutôt que via des substances chimiques inhibitrices.

- le quatrième (D), également rédigé sous la forme d'un article (dans le journal *Forestry*, sous presse), quantifie *in situ* l'influence de trois facteurs (lumière, végétation du sous-bois et litière) et leurs interactions sur la régénération du Pin pignon. Les résultats fournissent une piste de gestion possible afin d'améliorer la régénération de cette espèce (principalement des opérations de scarification et des coupes d'éclaircie et éventuellement le contrôle des arbustes). Cependant ils demandent une quantification supplémentaire de certains facteurs pouvant agir sur la régénération tels que la sécheresse et le surpâturage.

III.A: Caractéristiques dendrométriques des placettes-échantillons de Pin pignon

III.A.1 Distribution des diamètres des arbres :

Le tableau (9) donne la distribution des arbres-échantillons en classes de DBH de 5 cm dans les forêts de Mekna III, Ouchtata II et Bechateur. Les DBH s'échelonnent entre 6,5 et 61 cm (Mekna III) avec un DBH moyen ($\overline{D}$) de 29,6 cm, de 5 à 57 cm avec un $\overline{D}$ de 26,4 cm (Ouchtata II) et finalement entre 5 et 47 cm avec un $\overline{D}$ de 20,2 cm à Bechateur.

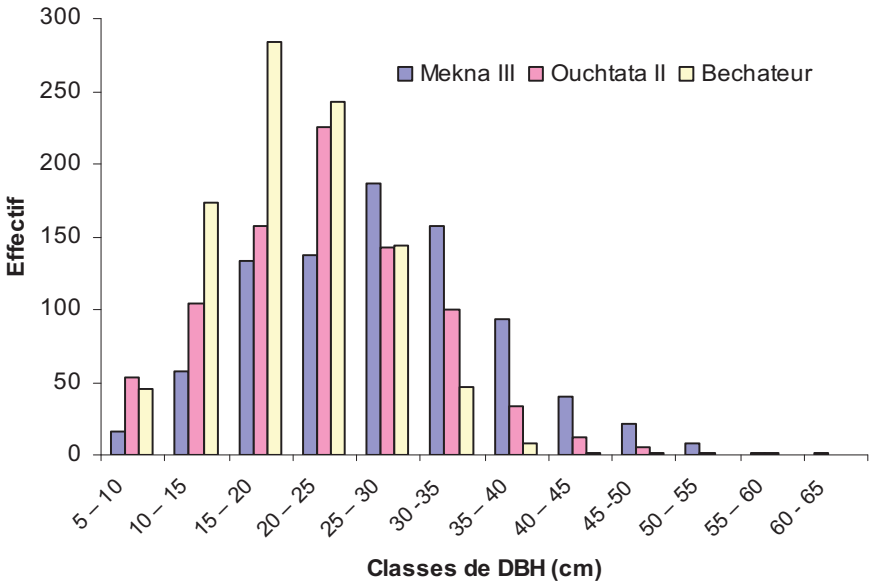


Figure 23. Histogramme des diamètres du tronc à 1.30m (DBH) des pins pignons dans les placettes-échantillons des forêts de Mekna (III), Ouchtata (II) et Bechateur sur les dunes littorales au nord de la Tunisie.

La figure (23) qui représente l'histogramme des effectifs montre que les arbres échantillons sont dominés par les deux classes de DBH 15 – 20 cm et 20 – 25 cm) pour les deux forêts de Ouchtata II et Bechateur, alors que les classes dominantes pour Mekna III sont 25 – 30 cm et 30 -35 cm. La fréquence des arbres par classe de diamètre fait ressortir que 37.8% des tiges échantillons présentent un diamètre supérieur à 30 cm au niveau de la forêt de Mekna III, 18,3% à Ouchtata II contre seulement 6% à Bechateur. En effet, les arbres aux diamètres supérieurs à 30 cm sont peu représentés au niveau de la forêt de Bechateur.

Le tableau (11) représente la densité d'arbre par placette et les valeurs moyennes d'âge (A, ans), de hauteur totale (H_t, m), de diamètre à 1,30 m de poitrine (DBH, cm), surface terrière (G, m²/arbre) et de recouvrement (C%) des Pins pignons. Tous ces résultats montrent que la forêt de Mekna III, plus âgée en moyenne, possède des paramètres dendrométriques (A, DBH,

G et Ht) plus forts que ceux de la forêt d'Ouchtata II et Bechateur à l'exception du recouvrement de la strate arborée (83%, tableau 10) en raison de sa plus faible densité (23 arbres par placette, tableau 10). Le calcul de la surface terrière moyenne des trois peuplements de pin pignon donne des surfaces terrières de 25,6 m^2 ha^{-1} (Mekna III), 24,8 m^2 ha^{-1} (Ouchtata II) et 31,7 m^2ha^{-1} (Bechateur).

Tableau 10. Caractéristiques dendrométriques des forêts de Mekna III, Ouchtata II et Bechateur sur dunes littorales au nord de la Tunisie

Peuplement / Paramètres dendrométriques	Mekna (III)		Ouchtata (II)		Bechateur	
Nombre d'arbres/placette	23 ± 17,6	(b)	29,3 ± 19,9	(b)	43,1 ± 15,4	(a)
Age moyen (ans)	35 ± 7	(a)	29 ± 4	(b)	28 ± 4	(b)
Hauteur moyenne (m)	12,8 ± 3,7	(a)	12 ± 2,8	(a)	9 ± 2,4	(b)
DBH moyen (cm)	29,6 ± 10,3	(a)	26,4 ± 8,	(b)	20,2 ± 6,7	(c)
Surface terrière (m^2/arbre)	0,06 ± 0,05	(a)	0,04 ± 0,03	(b)	0,03 ± 0,02	(c)
Recouvrement moyen des pins pignons (%)	83 ± 39,5	(b)	101,2 ± 50,4	(b)	140,8 ± 43,1	(a)

Signification des lettres : différences significatives à 5%

III.A.2. Relations entre les différents paramètres dendrométriques

Les graphes des figures (24 et 25) illustrent les relations entre le diamètre à 1,30m (DBH, cm) ainsi que le diamètre à la base (Db, cm) avec l'âge (A, année) des arbres échantillons de pins pignons dans les trois forêts Mekna III (M (III)), Ouchtata II (O(II)) et Bechateur (B).

Les régressions sont de type non linéaire hautement significatives ($p<0,0001$). Les équations sont les suivantes :

M (III): DBH = (0,6*Age) + (0,1*Age) ^2 $R^2=0,63$ (1)

O (II): DBH= (0, 27*Age) + (0, 15*Age) ^2 $R^2=0,5$ (2)

B: DBH= (-0, 02*Age) + (0, 16*Age) ^2 $R^2=0,58$ (3)

M (III): D_b= (0, 9*Age) + (0, 09*Age) ^2 $R^2=0,57$ (4)

O (II): D_b= (0, 5*Age) + (0,145*Age) ^2 $R^2=0,48$ (5)

B: D_b= (0, 25*Age) + (0, 15*Age) ^2 $R^2=0,57$ (6)

Ces relations donnent un DBH maximal de 48,8 cm à Mekna III, correspondant à un âge maximal de 46 ans et des DBH minimaux de 12,1 et 8,9 cm correspondant à des âges de 18 et

19 ans respectivement à Ouchtata II et Bechateur dont les peuplements sont plus jeunes (fig. 24).

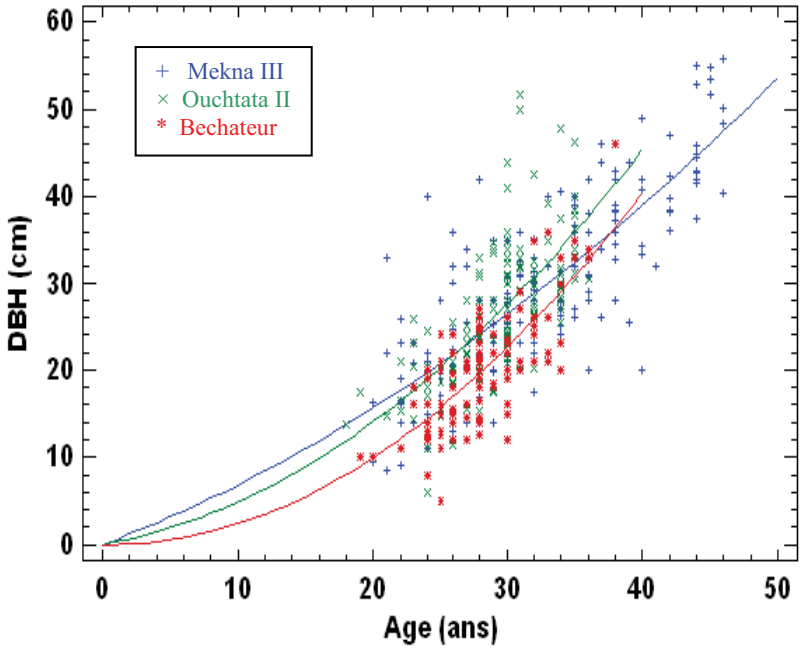


Figure 24. Relation entre le diamètre du tronc à 1,30m (DBH, en cm) et l'âge des arbres-échantillons de Pin pignon des forêts de Mekna (III), Ouchtata (II) et Bechateur sur les dunes littorales du nord de la Tunisie

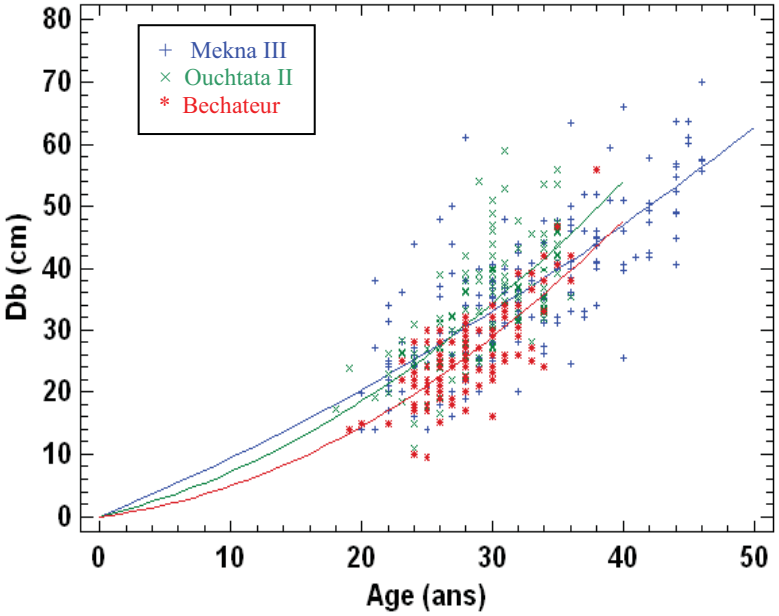


Figure 25. Relation entre le diamètre à la base (Db, en cm) et l'âge des arbres-échantillons de Pin pignon des forêts de Mekna (III), Ouchtata (II) et Bechateur sur les dunes littorales du nord de la Tunisie.

La relation entre la hauteur totale (H_t, m) et l'âge (A, année) de l'ensemble des individus mesurés dans chaque forêt s'ajuste par une fonction non linéaire hautement significative ($p<0,0001$). Les équations sont les suivantes :

M (III): H= (0, 31*Age) + (0, 05*Age) ^2 $R^2=0,71$ (7)

O (II): H= (0, 29*Age) + (0, 06*Age) ^2 $R^2=0,51$ (8)

B: H= (0, 12*Age) + (0, 08*Age) ^2 $R^2=0,54$ (9)

Ces équations donnent une hauteur de 19,5 m à Mekna III pour un âge maximal de 46 ans contre une hauteur de 15,5 m (36 ans) et 13,8 m (38 ans) respectivement à Ouchtata II et Bechateur.

Les arbres de la forêt d'Ouchtata II ont au départ une croissance plus faible que ceux de Mekna III mais avec l'âge la croissance semble s'accélérer. En effet, les arbres d'Ouchtata II semblent avoir la croissance la plus forte, cependant, ceux de Bechateur gardent la croissance la plus faible.

Il existe une relation hautement significative ($p<0,0001$) entre la hauteur totale des arbres (H_t) et leur DBH (figure 27). Les équations de régression obtenues pour les trois forêts sont de type non linéaire.

M (III): H= (2*DBH) ^0, 63 $R^2=0,56$ (10)

O (II): H= (5, 1*DBH) ^0, 54 $R^2=0,51$ (11)

B : H= (1,4*DBH)^0,62 $R^2=0,53$ (12)

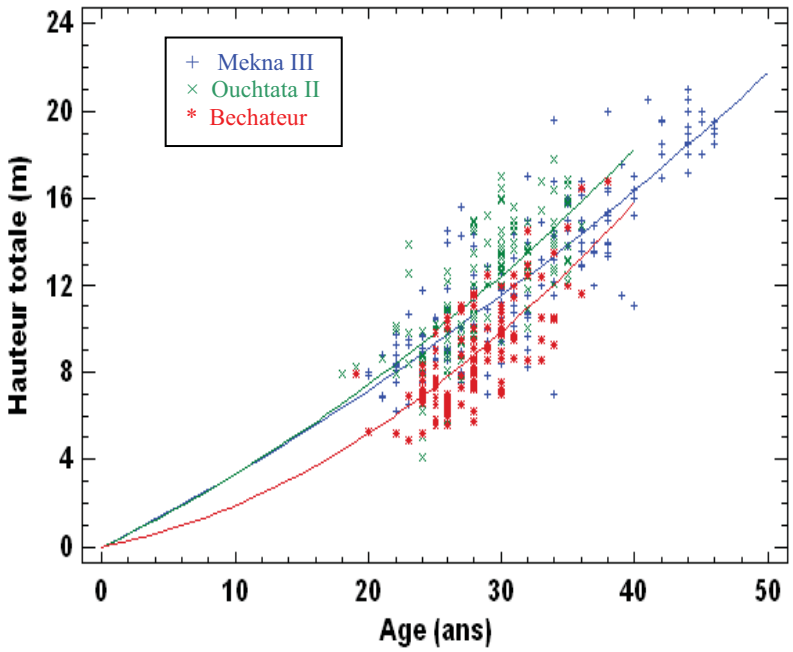


Figure 26. Relation entre la hauteur totale (H en m) et l'âge des arbres-échantillons de Pin pignon des forêts de Mekna (III), Ouchtata (II) et Bechateur sur les dunes littorales du nord de la Tunisie

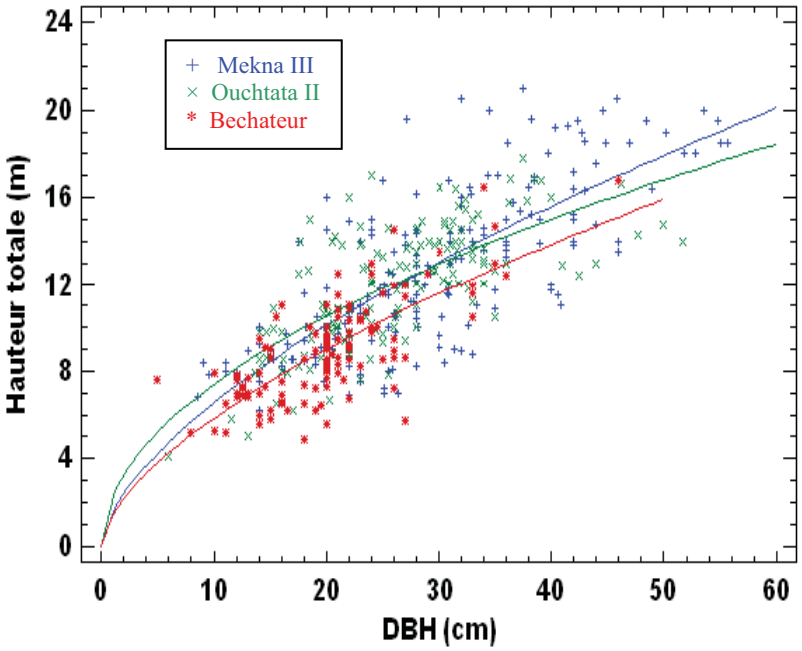


Figure 27. Relation entre la hauteur totale (m) et le DBH (cm) des arbres-échantillons de Pin pignon des forêts de Mekna (III), Ouchtata (II) et Bechateur sur les dunes littorales du nord de la Tunisie

Les mensurations effectuées sur les 441 arbres échantillons dans les trois peuplements ont permis de constater que la plupart des arbres atteignent des tailles de diamètres comprises entre 10 et 35 cm à des âges allant de 20 à 40 ans (figure 24). Dans cette fourchette d'âge la

plupart des tiges enregistrent une hauteur totale variant entre 5m (Bechateur pour un âge de 20 ans) et 17,8 m à Ouchtata II pour un âge de 40 ans (figure 26).

Les sujets dépassant une taille de 35 cm de diamètre et 16 m de hauteur sont plus abondants dans la forêt de Mekna III (tableau 9, figure 24 et figure 26) alors qu'ils sont peu présents dans les forêts de Ouchtata II et rares à absents à Bechateur.

Etant donné, que les trois peuplements présentent des âges moyens différents et une variabilité de l'évolution de la densité, nous avons choisi de comparer la croissance annuelle radiale et en hauteur, calculées à partir de la fonction dérivée des équations de régression établies entre âge (A), hauteur totale (Ht) et diamètre à hauteur de poitrine (DBH), à trois âges différents : 10, 25 et 50 ans.

Tableau. 11. Croissance annuelle radiale et en hauteur à trois âges différents des trois peuplements de Pin pignon à Mekna (III), Ouchtata II et Bechateur

	croissance annuelle					
	croissance radiale (mm/an)			croissance en hauteur (cm/an)		
	10 ans	25 ans	50 ans	10 ans	25 ans	50 ans
Mekna (III)	4	5,5	8	35	42	55
Ouchtata (II)	3,6	7	12,6	36	47	65
Bechateur	2,5	6,3	12,7	25	44	76

A l'examen des courbes et des valeurs de croissance annuelle, on constate que la croissance annuelle du diamètre du tronc à 1,30m demeure moins importante à un âge inférieur à 20 ans au niveau de la forêt de Bechateur par rapport aux deux autres Mekna III et Ouchtata II alors qu'au delà d'un âge de 20 ans cette croissance s'accentue au niveau de Bechateur et Ouchtata II pouvant atteindre 12,7 et 12,6 mm/an respectivement à 50 ans. Ceci est également vrai pour la croissance annuelle en hauteur qui atteint 76 et 65 cm/ an à Bechateur et Ouchtata II respectivement, contre seulement 55 cm/an à Mekna III.

La relation entre la surface de projection du houppier (SPH, m²) et le DBH (cm) des peuplements est traduite par des relations de type non linéaire hautement significatives $p<0.0001$) d'équations:

M (III) : SPH= (0, 19*DBH) + (0, 14*DBH) ^2 R^2=0,64 (13)

O (II) : SPH= (0, 35*DBH) + (0, 12*DBH) ^2 R^2=0,60 (14)

B : SPH= (0,34*DBH) + (0,15*DBH) ^2 R^2=0,67 (15)

La surface de projection du houppier maximale atteinte à Mekna III est de 71,4 m²/arbre pour un DBH de 55,7 cm et un âge de 46 ans avec une moyenne de 24,8 m²/arbre. Les valeurs minimales sont de 2,26 m²/arbre (pour un DBH de 5cm et un âge de 25 ans) et 2,62m²/arbre (pour un DBH de 6 cm et un âge de 24 ans) avec des moyennes de 17 m²/arbre et 20,2 m²/arbre enregistrées respectivement à Bechateur et Ouchtata II (figure 28). Pour un DBH donné, les arbres des deux forêts Mekna III et Ouchtata II atteignent des SPH qui sont proches alors que la forêt de Bechateur montre des valeurs supérieures.

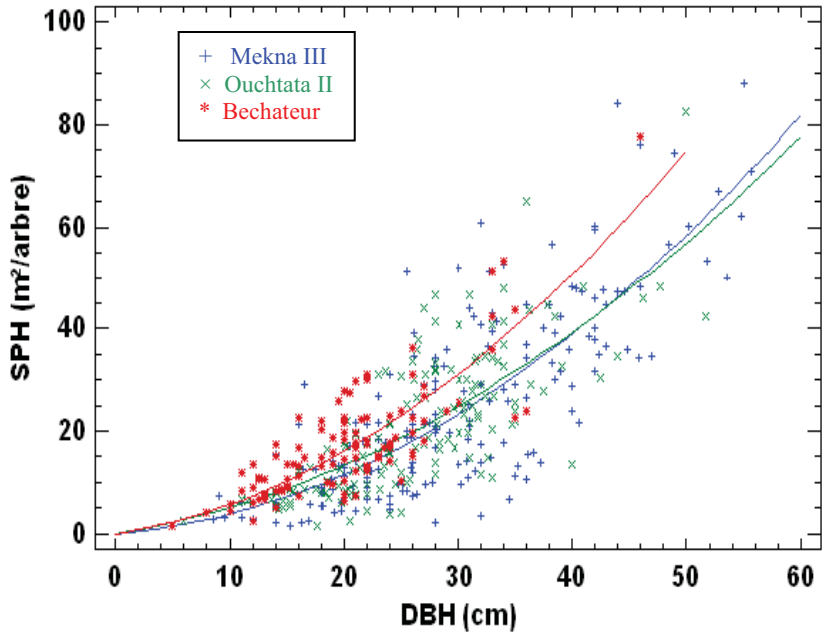


Figure 28. Relation entre la projection mesurée du houppier et le DBH des arbres-échantillons des forêts de Mekna (III), Ouchtata (II) et Bechateur sur les dunes littorales du nord de la Tunisie

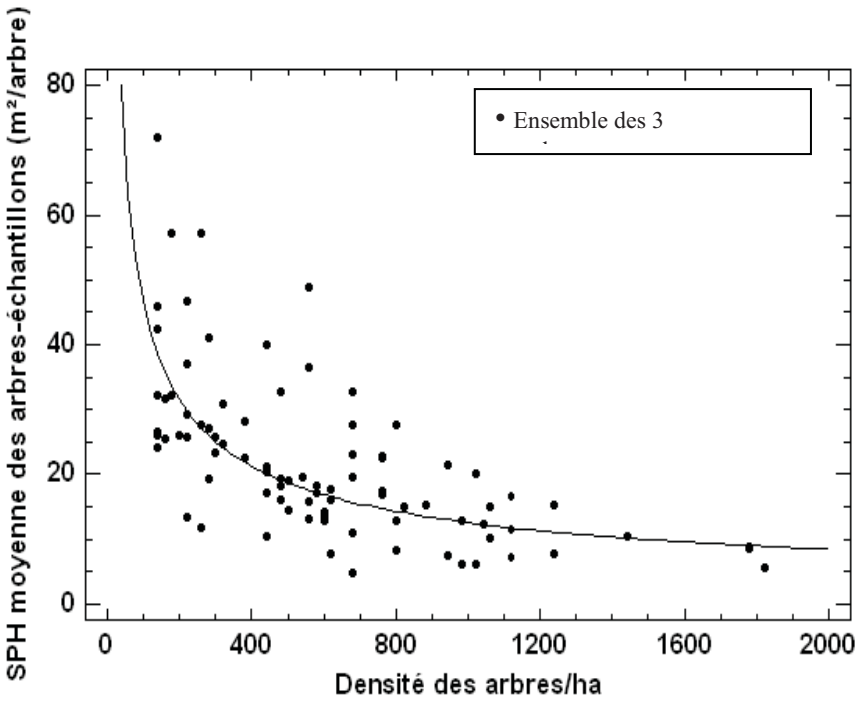


Figure 29. Relation entre la projection moyenne mesurée du houppier et la densité des arbres par hectare des forêts de Mekna (III), Ouchtata (II) et Bechateur sur les dunes littorales du nord de la Tunisie

La relation entre surface de projection moyenne du houppier et la densité des arbres (figure 29) par hectare pour les trois forêts combinées est exprimée par une régression non linéaire hautement significative ($p<0.0001$).

$$\overline{SPH} = \exp(6{,}48 - 0.57 * \text{Log}(N)) \qquad R^2 = 0.49 \qquad (16)$$

Avec (N : Densité des arbres/ha)

L'application de cette relation donne une surface moyenne de projection de houppier comprise entre 9 m²/arbre pour une densité de 91 arbres/placette et 39 m²/arbre pour 7 arbres/placette.

III.B: Influence des attributs des peuplements et de la sylviculture sur les productions en cônes et graines dans une forêt de *P. pinea* au nord de la Tunisie.

Article 1: Influence of stand attributes and sylviculture on cone and seed productions in forests of *Pinus pinea* L. in north of Tunisia

Présentation orale au colloque international Agropine (International Meeting on Mediterranean Stone Pine for Agroforestry) : « Effet de la structure du peuplement et des pratiques sylvicoles sur la production des cônes et des graines dans une forêt artificielle de *Pinus pinea* au nord de la Tunisie », B. Adili, P. Balandier, M. H. El Aouni. 17-19/11/2011, Valladolid, Spain. Accepté après révisions dans la revue « CIHEAM » options méditerranéennes et resoumis le 15 septembre 2012.

Résumé

La production de cônes et de graines a été étudiée dans un peuplement de Pin pignon de la forêt de Mekna (III) au nord de la Tunisie en fonction de certains paramètres des arbres et du peuplement (âge, taille du houppier, densité et situation sociale de l'arbre).

Les cônes ont été collectés pendant l'hiver 2011 sur un échantillon de 10% des arbres des différentes classes de diamètre du tronc des placettes-échantillons. Ils ont été comptés et classés selon leur âge (deux ou trois ans) ainsi que leur état, sain ou endommagé. Trois cônes de taille différente (petite, moyenne et grande) par arbre ont été pesés et ramenés au laboratoire. Les graines ont été extraites, leur nombre et leur poids ont été déterminés, et les graines pleines et vides ont également été enregistrées.

Les résultats montrent que la production des cônes augmente avec la dimension, notamment du houppier, l'âge, et l'état social de l'arbre. La quantité de graines, pleines ou vides, dépend du poids du cône. Différents insectes réduisent significativement la production de cônes et de graines. La production des cônes dans la forêt de Mekna (III) est très faible pour l'année considérée.

Des problèmes pourraient survenir à partir de cette carence dans l'avenir, non seulement pour le marché de pignons destinées à la consommation, mais aussi pour la régénération du peuplement et la conservation de l'espèce à une échelle à plus long terme.

Influence of stand, tree attributes and silviculture on cone and seed productions in forests of *Pinus pinea* L. in northern Tunisia

ADILI BOUTHEINA[1, 2], MOHAMED HEDI EL AOUNI[1], PHILIPPE BALANDIER[3, 4]

[1]Faculty of Sciences of Bizerte, Zarzona, 7021 (Tunisia)

[2]INRGREF, B.P 10, Ariana 2080 (Tunisia)

[3]Irstea, UR EFNO, F-45290 Nogent-sur-Vernisson, France (France)

[4]INRA, UMR547 PIAF, F-63100 Clermont-Ferrand (France)

SUMMARY

The present work studied if cone and seed productions were related to tree and stand parameters (age, crown size, stand density and tree social status) in stone pine (*Pinus pinea* L.) stands in Mekna forest (III), Northern Tunisia. The cones were collected in summer 2011 on 10% of the trees sampled in the different trunk diameter classes. They were counted, weighted and classified according to their age (two or three-year-old) and healthy or damaged.

Three cones (three-year-old) with different sizes (small, medium and large) per sampled tree were harvested and brought to the laboratory. Seeds were extracted from the cones and their number and total weight per cone were determined. Filled or empty seeds were recorded.

The findings showed that cone and seed productions are conditioned by tree size, especially crown volume, age and social status. The number of filled or empty seeds depends on the cone weight. Data showed that cone and consequently seed productions in Mekna III were low to extremely low for the considered year. Problems could arise from this deficiency in the future, not only for nut market but also for stand regeneration and species conservation on a long term scale.

Key words: cone production, seed number, Stone pine, Mekna forest (III), Stand attributes

Résumé : Influence des caractéristiques du peuplement, des arbres et des pratiques sylvicoles sur la production de cônes et de graines dans une forêt de Pin pignon au nord de la Tunisie

La production de cônes et de graines a été étudiée dans un peuplement de Pin pignon de la forêt de Mekna III au nord de la Tunisie en fonction de certains paramètres des arbres et du peuplement (âge, taille du houppier, densité et situation sociale de l'arbre).
Les cônes ont été collectés pendant l'été 2011 sur un échantillon de 10% des arbres des différentes classes de diamètre du tronc des placettes-échantillons. Ils ont été comptés et classés selon leur âge (deux ou trois ans) ainsi que leur état, sain ou endommagé. Trois cônes de taille différente (petite, moyenne et grande) par arbre ont été pesés et ramenés au laboratoire. Les graines ont été extraites, leur nombre et leur poids ont été déterminés, et les graines pleines et vides ont également été enregistrées.

Les résultats montrent que la production des cônes est conditionnée par la dimension, notamment du houppier, l'âge, et l'état social de l'arbre. La quantité de graines, pleines ou vides, dépend du poids du cône. Les données montrent que la production des cônes dans la forêt de Mekna III est très faible pour l'année considérée.

Des problèmes pourraient survenir à partir de cette carence dans l'avenir, non seulement pour le marché de pignons destinées à la consommation, mais aussi pour la régénération du peuplement et la conservation de l'espèce à une échelle à plus long terme.

Mots clés : production de cônes – nombre de graines – Pin parasol – forêt de Mekna III – caractéristiques dendrométrique

I - Introduction

The stone pine, *Pinus pinea* L., is a tree species found around the Mediterranean basin. It has been successfully introduced in Tunisia at the beginning of the 20th century along the Mediterranean coast line to consolidate the littoral dunes of Bizerte in the north and along the north east coast in the region of Cap Bon (Hasnaoui, 2000). The success of these first plantations incited the foresters to use this species to stabilize the littoral dunes of the northwest too. Today *Pinus pinea* covers an area of 21,165 ha (El Khorchani, 2010) and becomes one of the most valuable species in Tunisian reforestation programs, not only for wood production, but also because it is much appreciated for its nuts, widely used in a lot of traditional dishes, such as cakes.

Natural regeneration is difficult to achieve in Tunisia. The yield of cones and the amount of available seeds together with other limiting factors such as livestock and overgrazing often result in the failure of natural regeneration in stone pine stands. Cone yield and seed amount also show great year to year variability, which leads to low masting capacities during long intervals. Therefore a better understanding of the factors controlling cone and seed productions may be key information to provide guidelines for managers to improve both nut production and natural regeneration.

In this study, we report data achieved on the *Pinus pinea* forest of Mekna III, North Tunisia. The aim was to study the effect of tree and stand parameters (tree ages, crown volume, stem density, tree social status, pests) as hypothetic key attributes on cone and seed productions.

II - Materials and methods

1. Study area

The study was carried out in the northwest of Tunisia, on coastal dunes of Tabarka (36°57'N, 8°45'E), in the Mekna (III) forest. The climate is Mediterranean with mild winters and long summer dry periods lasting between five and six months. Mean annual temperature is 18.8 °C. Average annual rainfall is 934 mm. The area is relatively flat and characterized by a sandy soil with low organic matter, small quantities of sandstone, and a pH above 8. Stone pine constitutes approximately 418 ha of pure or mixed stands.

2. Cone and seed data collection

Two- and three-year-old cones were harvested in late July and 2011. Cones were collected from 97 trees (approximately 10% of trees), sampled in different trunk diameter at breast height (DBH) classes ranging between 10 cm and 65cm. Tree measurements included DBH, crown height, crown diameter and social status of the tree (i.e. dominated, co-dominant or dominant). The age of the trees was estimated by coring the tree and subsequent ring measurements. Stand tree density and basal area were also calculated.

All cones were manually harvested from each tree, counted, weighted and separated as either healthy or damaged. Three cones (only three-year-old ones) with different sizes (small, medium and large) per tree were chosen and brought to the laboratory. Their length and width were measured (Johnson et al. 2003) with a calliper. Afterwards, the cones were soaked in hot tap water and finally heated in an oven at 60°C for 16 hours to open them. All cones were completely dissected and seeds were extracted. Seeds were counted, weighted and distinguished into filled or empty using the float method (Boydac et al, 2003; Dangasuk and Panetsos, 2004).

II – Results

1. Stands attributes

Pinus pinea stands in Mekna forest (III) presented great differences in their characteristics (Table 1). Tree age was approximately the same in a given stand but varied from 17 to 62 years at the forest scale with a mean value of 36.8. The mean diameter (DBH) was 30 cm and ranged from 6 to 61 cm, whereas the mean height (H) of the stand was 12.8 m and ranged from 6 to 21 m. Stand density also showed variability, between 140 and 1,820 trees per hectare.

Table 1. Stand characteristics (means ± SD of the thirty seven sampled plots)

	Mean	Min	Max
Tree diameter(cm)	29.6±10.3	6	61
Tree height (m)	12.8±3.7	6	21
Stand density (n/ha)	462±352	140	1.820
Tree age (years)	36.8±11.6	17	62

2. Cone production

Pinus pinea exhibited low cone production. Two-year-old cones averaged 5.6 per tree and three-year-old cones showed an average number of 7 per tree (Table 2). Three-year-old cone weight ranged between 59.8 and 388.8 g with a mean value of 201.7 g (Table 2).

Table 2. Cone and seed productions of *Pinus pinea* stands in Mekna forest (III) (mean value ± standard deviation)

Two-year-old cone number	Three-year-old cone number	Number of filled seed per cone	Percentage of empty seeds (%)	Three year-old cone weight (g)	Total seed weight per cone	Total seed number per cone	Percentage of trees without cones (%)
5.6±6.0	7.0±8.1	52.5±14.4	19.3±6.2	201.7±78.4	57.5±22.5	65.2±18.4	7.2

Number of two and three-year-old cones was positively and linearly correlated with tree crown volume (R^2=0.94 and R^2=0.90, respectively; p<0.0001; Fig.1). The high crown volume of 613 m^3 showed 30 two-year-old cones and 44 three-year-old cones, whereas a small crown volume of 1.5 m^3 resulted in an absence of cone.

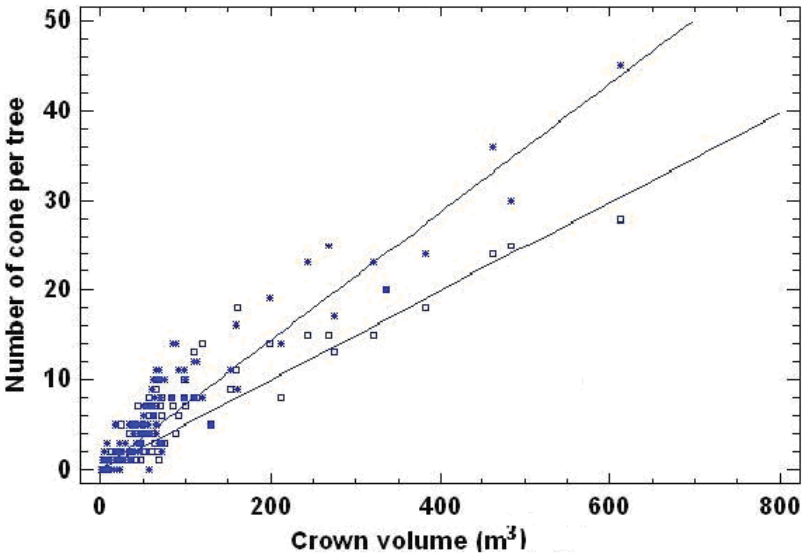


Fig. 1. Cone number relative to crown volume of *Pinus pinea* trees in Mekna (III) forest

[▫: two-year-old cones, number of two-year-old cones per tree = (0.05*crown volume)

[*: three-year-old cones, number of three-year-old cones per tree = (0.07*crown volume)

The age was a worse predictor for cone number than crown volume (for the two- and three-year-old cones R^2=0.69 and R^2=0.84, respectively; p<0.0001).

The number of cones significantly decreased with increasing stand density (R^2=0.95; p<0.0001). The maximum number of cones found for a density of 140 trees per hectare was 30 and 44 for two- and three-year-old cones, respectively, whereas for a density of 1,820 trees per ha no cone was produced at all. Overall, 7% of trees had no cone.

Crown volume, age and stem density are variables correlated among each other. Results showed a positive correlation between crown volume and age (r=0.31; p<0.01) and a significant negative correlation between stem density and crown volume (r=-0.94, p<0.0001). Tree social status had a significant effect on the cone number (p<0.0001) with the biggest or dominant trees producing more cones than co-dominated and dominated trees.

3. Seed production

The seed number within the cone was positively and highly correlated with the mean dry weight of the cone (R^2=99.9%, p<0.0001; Fig.2). Larger cones contained more filled seeds. The number of filled seed per cone was 52.5 in mean and ranged from 65.5 to 97.7.Overall mean of empty seeds in this study was 19.3% (Table 2) ranging from 2 to 34%.

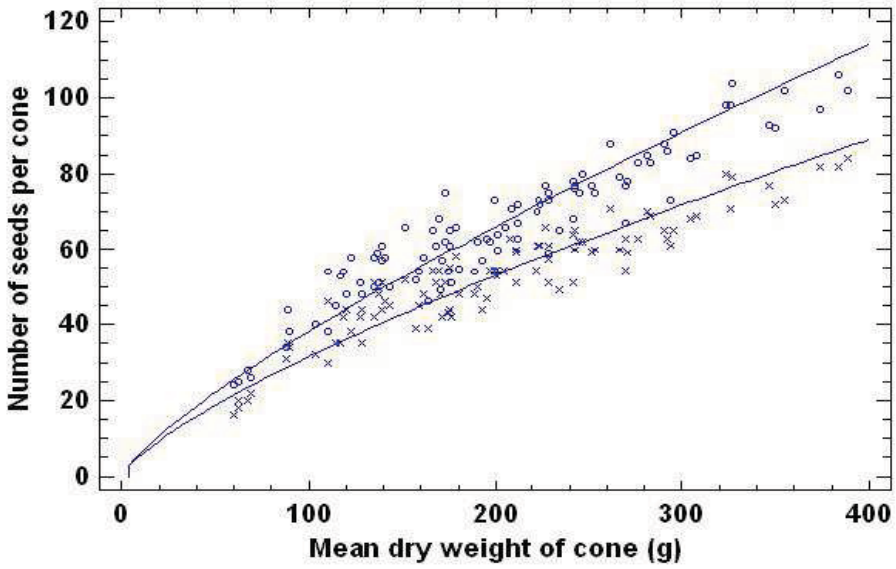


Fig. 2. Number of seeds per three-year-old cone relative to average cone dry weight

[o: total seeds, Number of total seeds per cone = exp(0.790*ln(mean dry weight of cone)]

[X: only filled seeds, Number of filled seeds per cone = exp(0.749*ln(mean dry weight of cone)]

Our results showed the presence of damages in the sampled two-year-old cones such as a brown colour and small and larger circular wholes. The mean proportion of two-year-old cones attacked by insects was 34.0 % in mean for a tree and ranged from 0 to 100%. Infested cones were suspected to have been attacked by *Dioryctria mendacella*, probably *Pissodes validirostris* and Anobidae (genius *Ernobius*) but we need to confirm this hypothesis (Alain Roques, personal communication).

IV - Discussion

The results highlighted that the biggest trees, with an important crown volume, and being in stands with low tree density produced more cones than smaller trees. Therefore crown volume could be the main factor influencing cone production in the Mediterranean stone pine. At least crown volume seems to have more importance in the determinism of cone production than tree age or tree density. However we have to recognize that we were not

able to sample young trees in stands having a low tree density. These results are in the line of those of Gonçalves and Pommerening (2011) who showed a good correlation between crown diameters and coning. Indeed, the largest production was attained when dominant trees were particularly frequent. Calama et al (2008) also stated that the lower the density, the bigger is the number of dominant trees and the higher the site quality the larger is the average cone yield. Calama et al (2011) explained as well the spatial variability of cone production between trees and between plots of stone pine like in our study by the presence of large, dominant trees growing in lightly stocked stands with the highest site quality. They reported for *Pinus pinea* forests on the Spanish Northern Plateau a considerable proportion of trees with no cone production. This result is in contrast to Gonçalves and Pommerening (2011) who reports only three trees in the plots of Alcácer do Sal region without cone. Our results showed 7 trees without cones on a total of 97 samples trees (7.2% trees with no cone).

The seed number per cone was variable and mainly explained by the mean weight of cones. Thus larger and heavier cones contain a higher number or filled seeds. These findings are in accordance with those obtained by Calama and Montero (2005). Correlation between filled seeds and total number of seeds has been identified in our study and in several forest studies since Bramlett and Hutchinson (1964). When the trees are stressed, such as in the case of a high tree density in the stand, their reproductive capacities seem to be reduced, with low cone production, and consequently a lower number of filled seeds and many empty seeds.

Dioryctria mendacella, Pissodes Validostris and coleopters (*Anobiidae*, genius *Ernobius*) seemed to be responsible of many cones attacks but it is necessary to analyse new attacked cones to confirm the presence of these species.

Data showed that cone production by *Pinus pinea* in the Mekna forest was very low and so was consequently the seed production, too. In addition, seeds from the Mekna forest were characterized by a low germination rate (48.5 %, Adili et al., unpublished) in comparison with other studies, such as the site of Strofylia (78 to 98.3%, Ganatsas et al. 2008). Consequently it seems unable to secure species regeneration. In this case appropriate silvicultural practices including pruning and thinning (reduce tree density to increase crown volume) are needed in order to ameliorate cone and seed productions and thus regeneration process.

V-Conclusions

Cone and seed productions of *Pinus pinea* in the Mekna (III) forest, north Tunisia, depend on:

* the size of the tree and its health;

* the number and weight of the cones as factors influencing seed production;

* *Dioryctria mendacella* as a major damaging agent for two-year-old cone*;*

As a result seed and cone productions in the Mekna III forest are low and seem unable to secure species regeneration and nut production.

Acknowledgements

The authors thank staff from the National Center of Research (INRGREF) and Forest Administration in Mekna III (Tabarka) for access to field sites inventory data and laboratory work. We also thank André Marquier (INRA, Clermont-Ferrand) for his valuable technical help (rings measurements) and Alain Roques (INRA Orléans) for his help to identify species responsible of many cones attacks.

References

Boydak, M, Dirik, H, Tilki, F, and Calikoglu M, 2003. Effects of water stress on germination in six provenances of *Pinus brutia* seeds from different bioclimatic zones in Turkey. In: *Turk J Agric For*, (27). pp. 91-97.

Bramlett, D L, and Hutchinson J G, 1964. *Estimating sound seed per cone in shortleaf pine*. Note SE-18. USDA Forest Service. 4p.

Calama, R, and Montero, G, 2005. Cone and seed production from stone pine (*Pinus pinea* L.) stands in Central Range (Spain). In: *Eur J For Res*, (126).pp. 23-35.

Calama, R, Gordo, J, Mutke, S and Montero, G, 2008. An empirical ecological-type model for predicting stone pine (*Pinus pinea* L.) cone production in the Northern Plateau (Spain). In: *For Ecol Manage*, (255).pp. 660-673.

Calama, R, Mutke, S, Tomé, J, Gordo, J, Montero, G and Tomé, M, 2011. Modelling spatial and temporal variability in a zero-inflated variable: the case of stone pine (*Pinus pinea* L.) cone production. In: *Ecol Model*, (222).pp. 606-618.

Dangasuk, O G, and Panetsos, K P, 2004. Altitudinal and longitudinal variations in *Pinus brutia* (Ten.) of Crete Island, Greece; some needle, cone and seed traits under natural habitats. In: *New For*, (2). pp. 269-284.

El Khorchani, A, 2010. The *Pinus pinea*. Forests in Tunisia. AGORA, International Scientific Workshop for Young Researchers, Tunisia (Hammamet).

Ganatsas, P, Tsakaldimi, M and Thanos, C, 2008. Seed and cone diversity and seed germination of *Pinus pinea* in Strofylia site of the Natura 2000 Network. In: *Biodivers Conserv*, (17). pp. 2427-2439.

Gonçalves, A and Pommerening, A, 2011. Spatial dynamics of cone production in Mediterranean climates: A case study of *Pinus pinea* L. in Portugal. In: *For Ecol Manage*, (266).pp. 83-93.

Hasnaoui, F, 2000. *Sciage et séchage du Pin pignon : propriétés physiques et mécaniques*. In: mémoire de PFE, INAT, Tunisie. 73p. + annexes.

Johnson, M, Vander Wall, S B and Borchert, M 2003. A comparative analysis of seed and cone characteristics and seed-dispersal strategies of three pines in the subsection *Sabinianae*. In*: Plant Ecol*, (168). pp. 69-84.

Complément d'article

La relation entre la densité (nombre d'arbre/ha) et le nombre total de cônes par arbre (Fig. 33) est ajustée par une régression hautement significative ($p<0.0001$) dont l'équation est la suivante :

$N_t = (1019/\text{Densité})^{\wedge}2$ $R^2 = 0.95$ (17)

avec N_t : nombre total de cône par arbre

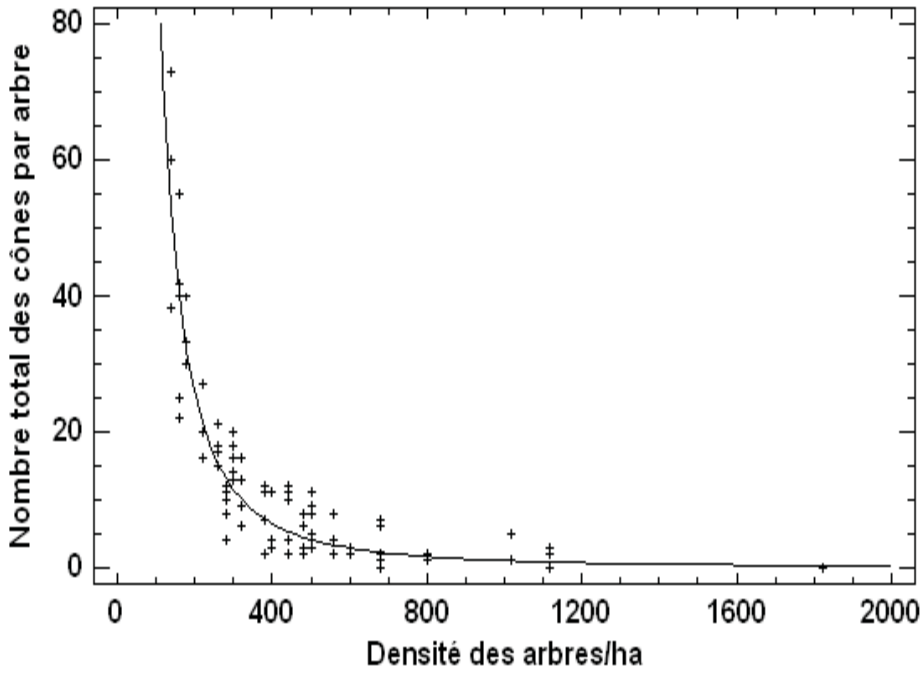


Fig 30. Relation entre la densité du peuplement et le nombre total des cônes (1 et 2 ans) par arbre échantillon des pins pignon de la forêt de Mekna (III), nord de la Tunisie.

Le nombre de cônes varie ainsi entre 0.3 cônes pour la plus forte densité enregistrée (1820 arbres ha^{-1}) et 53 cônes pour la plus faible densité (140 arbres ha^{-1}).

Les volumes de houppier des arbres-échantillons des peuplements de Pin pignon de la forêt de Mekna (III) ont été répartis en 4 classes d'effectifs égaux allant de 0 à 770m^3. Les données des arbres-échantillons (âge, DBH, densité du peuplement, production en cônes) nous ont permis de calculer des moyennes avec des écart-type pour chaque classe (tableau 3). La classe 4 (87.4 – 770) est caractérisée par les semenciers les plus vieux par rapport aux autres classes avec un DBH de 44.8 cm et un âge de 44 ans ainsi que la meilleure production en cônes de 30.3/arbre. A l'opposé, la classe 1 (0 – 23.3) regroupe les valeurs minimales (DBH : 20.4 cm, âge : 33 ans) et la faible production de 1.6 cônes/arbre (tableau 14).

Tableau 12. Caractéristiques et production en cônes des arbres-échantillons du peuplement de Pin pignon dans la forêt de Mekna (III). (Des lettres minuscules distinctes indiquent des différences significatives à α=0.05 entre classes pour chaque paramètre étudié)

Classes du volume de houppier (m^3/arbre)	Nombre moyen de cônes total/arbre	Densité moyenne (arbre/ha)	Age moyen (ans)	DBH moyen (cm)
0 – 23.3	1,6 ± 1,3 (d)	950 ± 435 (a)	33,4 ± 11,7 (b)	20,4 ± 7,3 (d)
23.4 – 55.3	5,5 ± 2,8 (c)	524 ± 136,6 (a)	33,2 ± 11,6 (b)	28,2 ± 8,8 (c)
55.4 – 87.3	11,7± 3,8 (b)	355 ± 87,9 (b)	37,2 ± 11,4 (b)	35,2 ± 8,2 (b)
87.4 - 770	30,3± 15,8 (a)	200 ± 50,2 (c)	43,8 ± 8,6 (a)	44,8 ± 8,4 (a)

Tableau 13. Rendement à l'hectare en cônes et en graines de pin pignon par classe de densité. (Des lettres minuscules distinctes indiquent des différences significatives à α=0.05 entre classes pour le rendement en cône et graine)

	Classes de densité (arbres/ha)			
	130 - 260	260 - 400	400 - 590	590 - 1820
Nombre moyen de cône de 2ème année/ha	2390 (a)	1367 (b)	1143 (bc)	690 (c)
Nombre moyen de cône de 3ème année/ha	3127 (a)	2104 (b)	1855 (c)	893 (d)
Rendement moyen de cônes (kg/ha)	775 (a)	415 (b)	397 (bc)	150 (c)
Rendement moyen en graines (kg/ha)	220 (a)	121 (b)	106 (bc)	43 (c)

Etant donnée l'effet important de la densité des arbres sur la variation du nombre de cône (fig.ure 30), quatre classes de densité ont été déterminées allant de 130 à 1820 arbres/ha (tableau 13). La production en cônes est variable d'une classe à une autre avec un maximum pour la plus faible densité (3127 cônes de 3ème année/ha, 2390 cônes de 2ème année) ; ceci est également vrai pour le rendement en cônes et en graines en terme de poids donnant respectivement un maximum de 775kg/ha et 220kg/ha (tableau 13).

La forêt de Mekna (III) présente, d'après les 97 arbres-échantillons, un nombre moyen de cône de 1964 / ha auquel correspond un rendement de 426,2 kg/ha et un rendement en graines de 121 kg/ha.

III.C: Des exigences en lumière revisitées : *Pinus pinea*, une espèce intolérante à l'ombre, y germe mieux (Article 2)

Article 2

« Light requirements revisited: the shade intolerant *P. pinea* species better germinates in shade », Boutheina ADILI, Mohamed Hédi EL AOUNI, André MARQUIER, Philippe BALANDIER

(En cours de rédaction)

Résumé

La germination des graines et la survie des semis sont des étapes cruciales pour la régénération forestière. Plusieurs facteurs interagissent ensemble produisant soit des effets positifs, soit négatifs, sur la germination et l'établissement des semis. Le rôle de chaque facteur doit être élucidé pour une meilleure gestion et renouvellement du peuplement ainsi que la conception des opérations sylvicoles.

La germination de *P. pinea* (pin parasol), une espèce réputée intolérante à l'ombrage, a été étudiée dans une expérimentation en conditions contrôlées sous serre à partir de graines de trois forêts du nord de la Tunisie.

Trois régimes de lumière ont été appliqués 3%, 16% et 58% de lumière incidente, combinés avec trois modalités de lit de semence, sol nu, sol couvert avec des aiguilles de litière et du sol arrosé avec un extrait d'aiguilles. La germination des graines et les premiers stades de développement des semis ont été suivis pendant 5 mois.

Les meilleurs taux de germination sont enregistrés sous 3% et 16% de la lumière incidente mais une meilleure survie ultérieure des semis a eu lieu sous une lumière de 16%. La limitation de la germination n'est pas directement reliée à la lumière, mais plutôt à la température et l'humidité qui sont en liaison avec cette dernière.

Le taux de germination est élevé sur sol nu, alors que la présence de la litière supprime l'émergence des semis en formant une barrière physique. L'arrosage avec un extrait de litière n'a pas d'effet sur la germination et l'établissement des semis, suggérant que l'allélopathie due à des composés phénoliques n'a pas joué un effet important dans l'émergence du Pin parasol.

Light requirements revisited: the shade intolerant *P. pinea* species better germinates in shade

Boutheina ADILI[1,2,*], Mohamed Hédi EL AOUNI[1], André MARQUIER[3], Philippe BALANDIER[4]

[1]Faculty of Sciences of Bizerte, Zarzouna, 7021, Tunisia
[2]INRGREF, B.P 10, Ariana 2080 –Tunisia
[3]INRA, UMR547 PIAF, F-63100 Clermont-Ferrand, France
[4]Irstea, UR EFNO, F-45290 Nogent-sur-Vernisson, France
Corresponding author:
Tel: 00 33 4 73 62 43 66, Fax: 00 33 4 73 62 44 54
Email: pinpignonbathboutha@yahoo.fr

ABSTRACT

Tree seed germination and early seedling survival are critical stages for forest regeneration. Many factors interact to produce positive or negative effects on germination and seedling establishment. The role of each factor has to be elucidated to achieve better management of stand renewal and design of silvicultural operations. The germination behaviour of *Pinus pinea* (stone pine), a species reputed to be shade-intolerant, was studied under controlled conditions in a pot experiment in a greenhouse with three different seed provenances of north Tunisia. Three light regimes were applied; 3%, 16% and 58% of incident light, combined with three seedbed modalities; bare soil, soil covered with needle litter and soil watered with needle extract. Seed germination and early seedling development were monitored for five months. 3% and 16% of incident light resulted in maximum germination rate, but better subsequent seedling survival occurred under 16% light. Germination limitation was not directly related to light, but rather to temperature and humidity linked to the light regime. Germination rate was high in bare soil, but litter suppressed emergence by imposing a mechanical barrier. Response to litter extracts did not influence seed germination or seedling establishment, suggesting that allelopathy due to phenolic compounds played no significant role in stone pine emergence.

The better germination in shade for seeds of a light-demanding species gives new insights on forest light requirements.

Key words: light, litter, microclimate, *Pinus pinea*, seed germination, seedling survival

1 INTRODUCTION

Germination is considered as the most sensitive stage in a plant's life cycle (Ashraf *et* al. 2003). Wrong timing or location of germination may be fatal to individual plants and so adversely impact population recruitment (Harper 1977; Silvertown and Charlesworth 2001). Various environmental factors can determine seed germination, but the essential and often cited ones are an appropriate combination of temperature, moisture, light (Mayer and Poljakoff-Mayber 1989; Bewley and Black 1994) and (or) litter (Jensen and gutekunst 2003; Janeček and Jan Lepš 2005).

In Mediterranean environments, germination is often restricted to short periods in the wetter spring or autumn, and is unlikely to occur during dry summer (Garcia-Fayos *et* al. 2000; Quilichini and Debussche 2000). This may be especially critical for some Mediterranean species whose seeds do not display dormancy. Thus the stone pine (*Pinus pinea* L.) is considered to be a species easily propagated by seeds (Ganatsas and Tsakaldini, 2007) with no dormancy (Vabre-Durrieu 1956), yet failure of natural regeneration has been observed for many decades in this species.

The reasons for this effect have not yet been identified (Moussouris and Regato 1999): little is known about the influence of environmental conditions on seed germination and early growth of *P. pinea* (Baskin and Baskin 1998). Previous studies (Skordilis and Thanos 1997; Escudero *et* al. 2002) reported a high variability in seed germination of *P. pinea* related to environmental conditions and variations in populations. *P. pinea* is considered a life-long strongly light-demanding species (Moulopoulos 1962), but few data are available on specific light requirements for germination and early seedling growth. Published results reported an increase of light requirements with individual size, even for shade tolerant sp., whereas light requirements for the germination process in shade intolerant sp. have not been extensively examined. Data on temperature and soil moisture are also sparse. Agrimi and Ciancio (1993) gave a temperature optimum for germination between 16 °C and 19 °C for *P. pinea*. Temperatures higher than 25 °C and lower than 10 °C stop the germination process. Maximum germination of *P. pinea* occurs at 15% to 25% soil moisture (Ferrari, 1950; Boncompagni 1952; Magini 1955), and a soil moisture excess can delay germination (Loisel 1976).

The litter layer can prevent germination by lowering the intensity and quality of sunlight reaching the soil, and by forming a mechanical barrier to the access of seeds to the

soil and the emergence of seedlings (Facelli and Pickett 1991). In some cases, it may also limit germination and establishment of seedlings through allelopathic effects (Del Moral and Cates 1971; Rice 1984; Crawley 1986; Karssen and Hilhorst 1992; Friedman 1995; Fernández et al. 2006; Van Andel 2006).

From a practical point of view, the conservation of *P. pinea* stands, which are of ecological, aesthetic and economic value is a major objective of current management strategies in Tunisia (Ganatsas and Tsakaldimi 2007). Better knowledge of factors controlling the germination of this species can therefore help to understand, predict and control the regeneration and dynamics of stone pine forests.

The objective of this study was to analyse the influence of different light intensities and seedbed modalities on seed germination and early development of *P. pinea*. Our working hypotheses were:

i) Light should have a significant effect on germination, *P. pinea* being considered a strongly light-demanding species
ii) Litter should have a suppressive effect on seed germination, by forming a physical barrier or through the action of allelochemical compounds.

We tested these two hypotheses in a controlled experiment set up in a greenhouse. Seed germination was tested under three levels of light set by shade nets and with different seedbeds; bare soil, litter or extract of needle litter.

2 MATERIALS AND METHODS

2.1 Collection of seeds and needle litter

Pinus pinea cones were collected in September 2010 by hand from Mekna III (Tabarka 36°57'N – 8°45'E), Ouchtata (36°59'N – 9°03'E) and Bechateur (37°16'N – 9°52'E) coastal forests located in the north of Tunisia. Seeds were released by heating the cones at 60 °C for 30 min to 1 h to open them. Seed viability was tested beforehand in a growth chamber (Sanyo versatile environmental test chamber). Tests were performed in 14 cm-diameter Petri dishes on two layers of wet filter paper. For each site (Mekna III, Ouchtata and Bechateur) a Petri dish with 50 seeds was used. Temperature and relative humidity were kept constant at 18 °C and 75%, respectively, with a photoperiod of 12 h light and 12 h darkness, and illumination at 115 µmol m^{-2} s^{-1} from white fluorescent tubes. Seed viability (expressed as the percentage of seeds that sent out a radicle) was about 38% in Mekna III, 32% in Bechateur and 24% in Ouchtata.

Litter was harvested in May 2010 in several 2 m² quadrats randomly distributed in each site. The litter was air dried and stored in bags until used.

2.2 Experimental design

To evaluate the role of light, litter and seedbed conditions on seed germination, we conducted an experiment under greenhouse conditions at the INRA station of Clermont-Ferrand (45° N, 3° E), France. The experiment was set up in April 2010 in a factorial design comprising three light regimes, three seed provenances and three types of seedbed; we used seven replicates for each treatment. Seeds were randomly selected without using the float method (to distinguish between damaged or empty) to simulate natural field conditions in forest. A replicate corresponded to a pot where we sowed four seeds; thus a total of 189 pots (756 seeds) were used (3 light regimes × 3 seedbed modalities × 3 provenances × 7 replicates × 4 seeds). Each pot had a volume of 304 cm^3 and was filled with a mixture of 2/3 river sand and 1/3 clay-loam with peat.

Three light regimes were created separately in the same greenhouse. The first was covered with a double-layered green shading net to reduce the light intensity; the second was covered with a single layer and the third was left uncovered. In each light regime, the amount of photosynthetically active radiation was measured with a light sensor (SOLEMS, model PAR/CBE80). Measurements were made over a 72 h period. Transmittance was then calculated as a percentage of incident light impinging on the greenhouse, and was 3%, 16% and 58%, respectively for each modality. The transmittance for the uncovered modality was not 100%, as the greenhouse structure intercepted a significant amount of light. We used a spectrophotometer (Ocean Optic) to check that the spectral properties of the light were not modified by the shading net.

The three seedbed modalities comprised bare soil, soil covered with a litter layer 2 cm thick and soil watered with a litter extract. Litter extracts were prepared from 100 g pooled samples from dry litter for each forest separately. The litter was placed in 1000 ml of deionised water (100 g/1000 ml) and shaken for 48 h (Jäderlund et al. 1996). The extracts were filtered and the solution was kept refrigerated until used. The seeds were placed on the surface of the soil or the litter and not buried, to mimic natural conditions where seeds fall on the soil or litter surface.

Throughout the experiment, the pots with litter and bare soil received 15 ml of water and the others received 15 ml of extract every 2 days. Air temperature and air humidity were monitored every 15 minutes by a sensor (HOBO, H08-003-02) placed above the pots in each modality.

2.3 Measurements

Germination was recorded every day and was considered complete for a seed lot when no additional seeds germinated. The criterion for germination was protrusion of the radicle through the seed coat (Skordilis and Thanos 1995; Ranaldi *et* al. 2003; Raccuia *et* al. 2004). Seeds exhibiting abnormal germination were excluded from germination counts. Germination percentage was calculated as the ratio of the number of germinated seeds at a given time to the total number of seeds sown (ISTA 1993). To evaluate the effect of light intensity and seedbed modalities on seedling growth, all seedlings emerging from germinated seeds from each pot were measured monthly for shoot height to the nearest centimetre. Mortality (only of germinated seeds) was also noted. Observations ceased in September 2010.

2.4 Statistical analyses

Data was analysed using Statgraphics Centurion XV (StatPoint, Inc., Virginia, USA). ANOVA was used to examine the influence of the different seed origins, light intensities and seedbed modalities and their interaction on the percentage of germination and mortality. Only the interaction between light and seedbed was found significant ($p = 0.03$) and was due to the absence of germination under 58% of light (see below). Factors are therefore considered separately in Results. Distributions were tested for normality by the randomness of residues and the homogeneity of variances by Levene's test. Percentages were log-transformed to meet normality criteria. When normality could not be met, percentages of germination or mortality underwent the non-parametric Kruskal-Wallis comparison tests based on ranks to identify the significant differences.

The relationships between air temperature, air humidity and seed germination rates were tested using the non-parametric Spearman's rank correlation test (r_s). The sum over the germination period of temperatures up to 20 C (temperature threshold given in the literature above which germination is adversely affected) and corresponding sum of relative humidity were used.

3 RESULTS

3.1 Effect of seed provenances

The final percentage of germination of *P. pinea* seeds originating from the three forests (Mekna, Ouchata and Bechateur) showed small differences between all treatments and did not differ significantly ($p > 0.05$), all treatments confounded.

3.2 Effect of light conditions on seed germination

First seed germination occurred 14 days after sowing in treatments with 3% and 16% of light, whereas seeds under 58% of light took 37 days after sowing to start germination (Fig. 1). The final percentage of germination was low in all cases and ranged from 0.4 % to 26.6 %, indicating that the three sampled *P. pinea* stands produced seeds of low germination capacity, as confirmed by the viability test (see Materials and Methods). Seeds exposed to 58% of light exhibited the lowest percentage of germination (0.4%), whereas seeds exposed to 3% and 16% of light gave 26.6% and 20.3%, respectively (Fig. 1). The cumulative germination percentage under 58% of light differed significantly ($p = 0.016$) with those under 3% and 16%, whereas the germination percentage did not differ significantly ($P > 0.05$) between 3% and 16% of light. Germination was complete within 116 days for 3% and 110 days for 16% of light treatments, after which no late seed emergence was observed in any case.

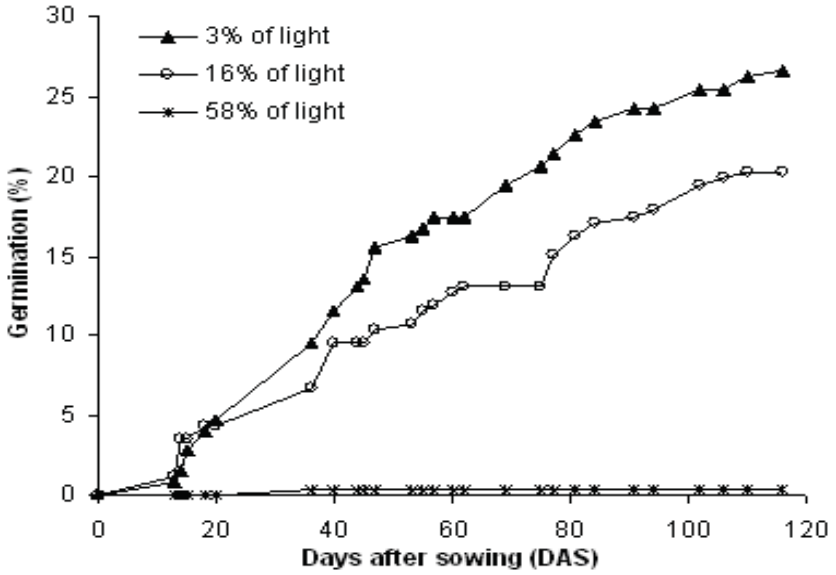


Fig 1. Cumulated germination percentages for *Pinus pinea* seeds sown under three light regimes in a greenhouse (all seedbeds and seed origins pooled).

3.3 Effect of seedbed treatments on seed germination

Germination was completely inhibited in pots with seeds sown on 2 cm of litter, whereas seeds sown on bare soil without litter or watered with needles extracts showed 41.5% and 25.5% germination, respectively (Fig. 2). The two treatments without litter (soil watered with deionised water and soil receiving needle extracts) did not differ significantly from each other ($p > 0.05$) but differed significantly from soil covered by needle litter ($p = 0.0084$).

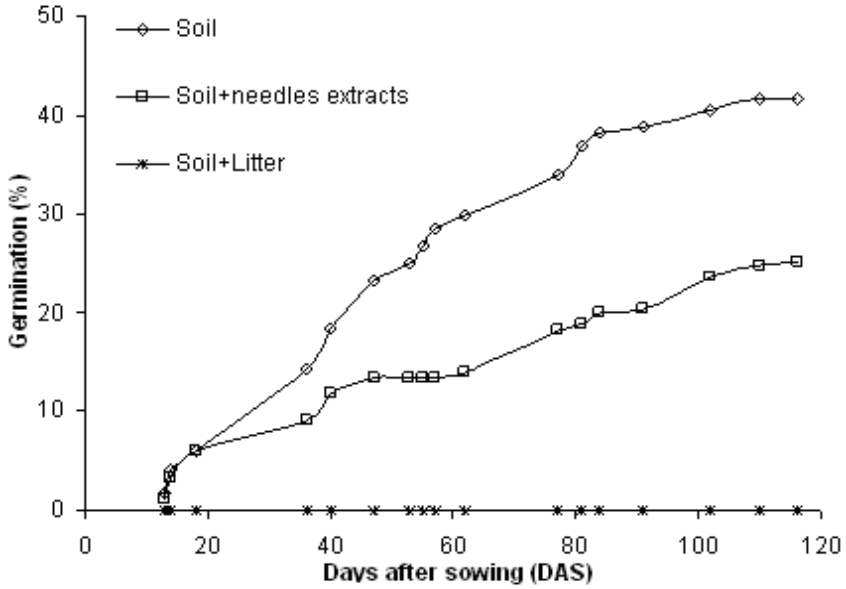


Fig 2. Cumulated germination percentages for *Pinus pinea* sown in pots with various soil treatments in a greenhouse experiment (all light regimes and seed origins pooled).

3.4 Effect of temperature and humidity on seed germination

The minimum temperature recorded in the greenhouse was between 9 °C (under 3% and 16% light) and 9.4 °C (under 58% light) and the maximum between 35 °C and 42.5 °C under 3% and 16% light, respectively, and higher than 50 °C under 58% light. The sum over the germination period of temperatures up to 20 °C positively affected the germination percentage ($r_s = 0.82$, Table 1) as did the sum of relative humidity RH (%) corresponding to temperature up to 20 °C ($r_s = 0.84$), whereas seed germination was negatively correlated to the sum of all temperatures higher than 20 °C ($r_s = -0.66$) as well as the sum of the relative humidity corresponding to these temperatures ($r_s = -0.6$). This is because temperatures up to 20 °C also promoted a better relative humidity than temperatures higher than 20 °C. Significant negative correlations between light and $\sum T° \leq 20°C$ air temperature ($r_s = -0.76$) and $\sum RH$ relative humidity (for T≤20°C) ($r_s = -0.73$) were also found (Table 1).

Table 1. Results of the Spearman's rank correlation test (r_s and p-values) between germination rate of *P. pinea*, light, sum of temperatures ≤20 °C and >20 °C, and relative humidity corresponding to the periods where $T \leq 20$°C and $T > 20$°C

Variables	(r_s)	p
Germination (%) * ∑temperatures (≤20°C)	0.82	0.0067
Germination (%) * ∑relative humidities (for $T \leq 20$ °C)	0.85	0.0051
∑Temperature(≤20 °C) * ∑ relative humidities (for $T \leq 20$ °C)	0.92	0.0022
Germination (%) * ∑temperatures (>20°C)	−0.66	0.026
Germination (%) * ∑relative humidities (for $T > 20$ °C)	−0.60	0.037
Light (%) * ∑temperatures(≤20°C)	−0.77	0.0108
Light (%) * ∑ relative humidities (for $T \leq 20$ °C)	−0.74	0.0142

3.5 Seedling mortality

P. pinea showed higher final mortality rate under 3% of full light (all seed origins and seedbed modalities pooled) than under 16% of full light (25.4% and 3.2%, respectively, Fig. 3). Analysis of variance on seedling mortality revealed a strongly positive effect of increasing light intensity on *P. pinea* survival ($p < 0.001$). No significant effect of seedbed type was found on the mortality of *P. pinea* seedlings ($p > 0.05$). In the first three months, height growth of *P. pinea* seedlings did not show any significant differences between 3% and 16% of full light, and reached an average of 6.5 cm. In the following months, seedlings under 3% of full light died whereas seedlings under 16% of full light continued to increase regularly in height. No significant effect of type of seedbed, bare soil watered with water or bare soil watered with needle extract, was found on seedling growth ($p = 0.3$).

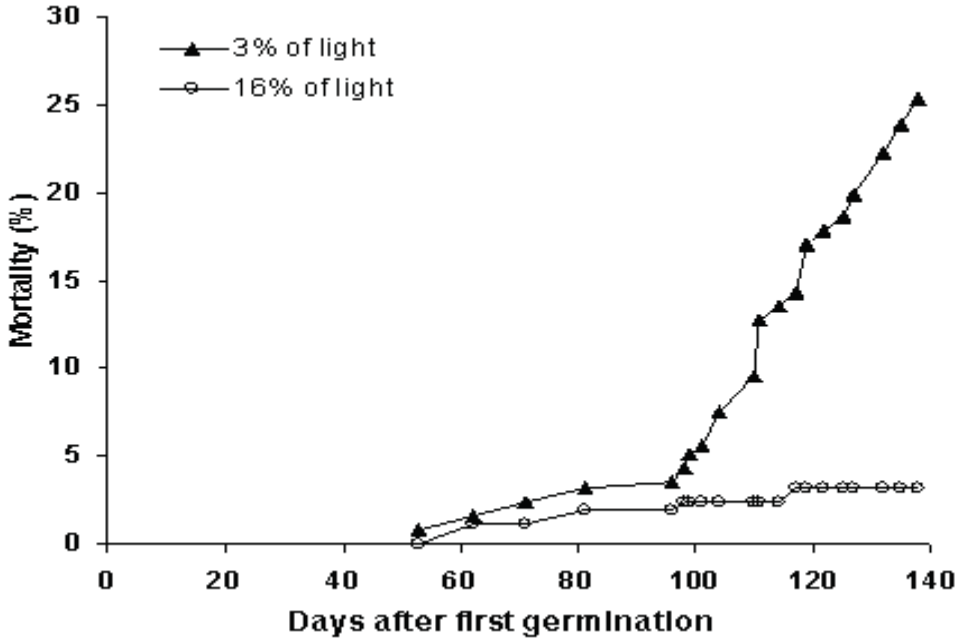


Fig 3. Cumulated mortality percentages of *Pinus pinea* seedlings as a function of time under two light regimes in a greenhouse (the 58% light treatment is not presented, as only 0.4% of the seeds germinated). All seed origins and seedbed modalities pooled.

4. DISCUSSION

Whatever the factor considered, seed provenances tested did not result in any statistical differences; there were only negligible differences between the three sites where the seeds were collected in Tunisia. This can be attributed to the low genetic diversity of this species throughout the world (Fady *et* al. 2004).

4.1 Effect of light on *P. pinea* seed germination

Our study showed that seeds germinated differently according to light exposure. The seeds under 3% and 16% of full sunlight displayed greater germination rates (26.6% and 20.3%, respectively) than those under 58% light (0.4%). Total percentage germination and mean time to complete germination did not show any significant differences between seeds exposed to 3% and 16% light.

Absence of germination under 58% light in a greenhouse suggests that germination of *P. pinea* seeds can be inhibited by exposure to high light levels, apparently conflicting with the high light requirement trait of this species throughout its life cycle after the germination stage (Fady *et* al. 2004). However *P. pinea* was sometimes reported has having opportunistic germination behaviour, with seeds are indifferent to light conditions, as reported for strofylia populations of *P. pinea* (Ganatsas and Tsakaldini 2007). Unlike *P. pinea* and *P. nigra,* which

are indifferent to light conditions (Skordilis and Thanos, 1997), *P. brutia* (Thanos and Skordilis 1987), *P. sylvestris* and *P. halepensis* (Skordilis and Thanos 1997) seed germinations are normally stimulated by light *via* the phytochrome system.

If light *per se* is not a controlling factor in *P. pinea* germination, climatic factors related to light may play a primary role in the germinating process; thus we showed that *P. pinea* germination was significantly affected by relative air humidity and air temperature. The sum of temperatures below 20 °C was found to be positively correlated with the germination rates. This result is explained by the fact that the optimum temperature range for the germination of *P. pinea* is 16 °C to 19 °C (Agrimi and Ciancio, 1993); temperatures higher than 25 °C and lower than 10 °C stopped the germination process. Escudero, Garcia and Luzurlaga (2002) also reported that unlike mountain pines, lowlands pines (*P. halepensis*, *P. pinaster*, *P. pinea*) and *P. canariensis* showed significant effects of temperature on germination responses, and final germination was higher at relatively low temperatures (between 15 °C and 20 °C) than at warmer, alternating temperatures. Following Skordilis and Thanos (1995) this limited optimal range of temperatures for germination, up to 20 °C, could be a general Mediterranean strategy to avoid seedling emergence in adverse conditions.

Light strongly controls temperature fluctuations (Vàsquez-Yanes and Orosco-Segovia 1993; Bullock 2000). Thus under 58% of full sunlight, the temperature range and maximum were higher than under low light intensity (3% and 16%). In addition to the detrimental effect of high temperature on germination, increased radiation and thus of maximum temperatures at 58% light also decreased relative humidity and probably soil water content. Although equal amounts of water were added to the pots every two days, higher evaporation under 58% than under 16% and 3% light may well have caused higher water stress (Koller 1972). Relative humidity and temperature interacted in their effects on germination capacity, and seeds germinating at near-optimum temperatures are not exposed to moisture stress. Thus as temperature decreases, the relative humidity will increase and also the seed moisture content (Amjad and Anjum 2002). Thus it appears that for *P. pinea*, exposure of the seeds for long periods to high temperature soon impairs germination. High temperatures for long periods may induce protein denaturing (Socolowski, Vieira and Takaki 2008). In field conditions, Ashton and Larson (1996), also argued that forest gaps exposed to long periods of direct radiation had very dry surfaces, creating an inhospitable environment for germination and growth.

In sum, light indirectly controlled *P. pinea* germination by acting on temperatures and thus on relative humidity. Germination was delayed under 58% light by seed desiccation and heating.

Darker conditions (3% and 16% light), more temperate climate and higher humidity promoted seed germination. In addition, poor surface contact between seed and soil, mimicking natural conditions, decreased water uptake and favoured high desiccation (see Harper et al. 1970; Nyandiga and Macpherson 1992; Leishman and Westoby 1994; Sonesson 1994), particularly at 58% light. Since high radiation levels lead to increased temperature and high water evaporation, germination of many Mediterranean species is expected to be favoured by a closed environment characterized by low radiation levels and evaporation rates (Acherar 1984; Bran 1990).

Even thought *P. pinea* is a reported light-demanding species, the germination process is promoted in shade where lower T° and higher RH predominate. Thus, for a given species, light requirements depend on the considered process and may not be a constant trait throughout the life cycle. This is in accordance with the increase of light requirements as tree seedling and sapling grow (Gaudio et al. 2011).

4.2 Effect of seedbed on *P. pinea* germination

In the present study, germination was suppressed by the presence of a litter needle layer 2 cm thick on the soil surface, less abundant than in field conditions, in both shaded and lighted conditions, whereas exposed bare soil combined with shade promoted germination of *P. pinea*. Khan and Shankar (2001) already showed that seed germination of *Quercus semiserrata* Roxb on soil surface was significantly better than on litter. Lower germination rate of *P. halepensis* seeds was also observed when soil was covered by litter, especially with old pines, with germination less than 30% (Fernandez et al. 2008).

The upper strata of litter layers can be extremely hot and dry and this can also limit germination and growth rate (Ellsworth et al., 2004) by favouring seed desiccation and a high mortality rate (Duncan and Linhoss 2005). A deep mat of litter interferes with downward movements of seeds through the litter layer before they germinate (Facelli and Picket, 1991), imposes a mechanical barrier against radicle penetration (Ahlgren and Ahlgren 1981; Facelli and Pickett 1991; Peterson and Facelli 1992), and modifies soil moisture content by reducing water infiltration and evaporation and thus limiting the seed imbibition process (Facelli and Pickett 1991). Barrera and Espinosa (2001) argued that emergence on pine litter was markedly affected by litter depth and cover, suggesting that a mat of pine needles may have a lower water retention capacity than oak leaves, for example. Before germination, seeds need to imbibe water to reach full turgescence for cell elongation. Large seeds like those of *P. pinea* (Tapias et al. 2004) do not move so easily into the litter cover. When these seeds are trapped on top of or inside a layer of litter they cannot make contact with soil. The seeds

remain dry and so do not germinate, the lack of seed dormancy in the non-serotinous species *P. pinea* allowing them to start germinating when climate conditions are favourable for seedling establishment. Larger seeds need more time to absorb water than smaller seeds, especially if they are not buried but lie on the soil surface, since they have a smaller surface area-to-mass ratio (Kikuzawa and Koyama 1999).

The non-significant effect of watering the pots with needle extracts may indicate the absence of chemotoxic effect of *P. pinea* litter on the germination process, even if we can discern a clear decreasing trend in germination with needle extract (Fig. 2). Thus chemical effects of secondary compounds leached from litter are less important than physical and mechanical effects of litter, which may be decisive for seedling emergence (Facelli and Pickett, 1991., Xiong and Nilsson 1999). In a similar way, Garnet et al. (2004) showed that leaf extracts of *P. rigida* Mill did not influence seed germination. Also, allelopathy was not involved, or had a weak effect, in *P. sylvestris* L. germination in both a growth chamber and under field conditions (Castro et al. 2005). However, Fernandez et al. (2008) suggest that autotoxicity could be considered as one component of complex interactions involved in regeneration failure in *P. halepensis* forests.

4.3 Seedling mortality after germination

The present work shows that although *P. pinea* seeds can germinate in shade, even with very low light availability (3%), the seedlings are unable to survive in these conditions beyond 2 months after germination. By the end of the fifth month, most of the seedlings planted in low light conditions (3% light availability) were dead or damaged. The seedlings apparently require a percentage of light availability greater than or equal to about 16% for further development. Parker and Mohamed (2000) found that seedling mortality increased at irradiances below 15% in *P. resinosa* Ait. Our work supports Bahuguna and Pyare (1992) and Ahmed (2000), who showed the importance of light intensity during early growth. Survival of stone pine seedlings decreased with decreasing light availability. This result agrees with those previously reported for shade-intolerant tree species, in which survival decreases with decreasing light (Lorimer 1981; Kobe *et* al. 1995; Sipe and Bazaz 1995; Chen 1997). Coates (2000) found a higher mortality in shade-intolerant *P. contorta* in a forest understory at about 10% of full light. Unlike stone pine and lodgepole pine, Aleppo pine showed high survival and growth under both shaded and unshaded conditions (Broncano, Riba and Retana, 1998); this result conflicts with the general prediction that pioneer species should have a greater degree of growth enhancement in sun than in shade (Kitajima 1994). Gaudio *et* al. (2011) showed on *P. sylvestris* that the light requirement increases with size of individuals; when

very small they are able to survive deep shade, but their light requirement rapidly increases as they grow. Such behaviour could explain the apparent discrepancies noted in the literature.

5. CONCLUSION

In conclusion, *P. pinea* seed germination is promoted by shade that favours lower T° and higher RH, both driven by light availability. In accordance with the increasing light requirements as seedlings grow, the germination process needs shade, even for a light demanding sp. such as *P. pinea*. Needle litter imposes a physical barrier and suppresses seed germination, probably through seed desiccation. Allelopathy processes do not seem to play a fundamental role in *P. pinea* establishment, either on seed germination or for subsequent seedling growth.

From a practical point of view, the knowledge of this germinating behaviour is essential to successfully manage *P. pinea* forest natural regeneration. From these results, it seems unnecessary to strongly thin the stands to promote seed germination, and too much light will even be unfavourable. We can recommend a light level of about 15–20%. However, after the germination process, seedlings need to be rapidly exposed to light to undergo rapid growth. The needle layer hinders germination of seeds. Its removal may therefore be desirable to accelerate natural restoration in *P. pinea* plantations.

Acknowledgments

This work was partially supported by the National Center for Research (INRGREF) and Forest Administration in Saouania (Tabarka), Ouchtata (Nefza) and Bechateur (Bizerte). We thank staff from the National Research Institute (INRA), for providing space, facilities and technical support.

REFERENCES

Acherar M, Lepart J, Debussche M (1984) La colonisation des friches par le pin d'Alep (*Pinus halepensis*) en Languedoc méditerranéen. Acta Oecol-Oec Plant 5:179-189.

Ahlgren CE, Alhlgren IF (1981) Some effects of different forest litters on seed germination and growth. Can J For Res 11: 710-714.

Ahmed YA (2000) *Acacia seyal* Del. And *Acacia mellifera* (Vahl) Benth. Nursery establishment. M. Sc. Thesis, University of Khartoum, Sudan.

Agrimi M, Ciancio O (1993) Le Pin pignon (*Pinus pinea* L.). Silva Mediterranea, Larnaca (Cyprus).

Amjad M, Anjum MA (2002) Effect of relative humidity and ageing period on the quality of Onion seed. Int J Agric Biol 291-296.

Ashraf M, Zafar R, Ashraf MY (2003) Time-course changes in the inorganic and organic components of germinating sunflower achenes under salt (NaCl) stress. Flora 198: 26-36.

Bahuguna VK, Pyare LAL (1992) Standardization of nursery techniques of *Celtis australis* Linn. Under Dehra Dun climatic conditions. Van Vigyar 30: 5-9.

Barrera FL, Espinosa MG (2001) Influence of litter on emergence and early growth of *Quercus rugosa*: a laboratory study. New For 21: 59-70.

Baskin CC, Baskin JH (1998) Seeds Ecology, biogeography and evolution of dormancy and germination. San Diego, Academic Press.

Bewley JD, Black M (1994) Seeds: Physiology of development and germination. New York, 2nd Plenum Press.

Boydak M, Dirik H, Tilki F, Calikoglu M (2003) Effects of water stress on germination in six provenances of *Pinus brutia* seeds from different bioclimatic zones in Turkey. Turkish Journal of Agriculture Forestry 27: 91-97.

Boncompagni T (1952) Alcune ricerche sulla biologia dei semi di *Pinus pinea* L. Tesi di Laurea. Ist Selvicoltura, Università di Firenze.

Bran D, Lobreaux O, Maistre M, Perret P, Romane F (1990) Germination of *Quercus ilex* and *Q. pubescens* in a *Q. ilex* coppice. Long-term consequences. Vegetatio 87: 45-50.

Broncano MJ, Riba M, Retana J (1998) Seed germination and seedling performance of two Mediterranean tree species, holm oak (*Quercus ilex* L.) and Aleppo pine (*Pinus halepensis* Mill.): a multifactor experimental approach.

Bullok JM (2000) Gaps and seedling colonization. In Fenner, M. (Ed.) *Seeds*: *The ecology of seeds regeneration in plant communities*. Trowbridge: CAB International. pp. 375-395

Castro J, Zamora R, Hódar JA, Gómez JM (2005) Ecology of seed germination of *Pinus sylvestris* L. at its southern, Mediterranean distribution range. Investigación Agraria: Sistemas y Recursos Forestrales 14: 143-152.

Coates KD (2000) Conifer seedlings response to northern temperate forest gaps. For Ecol. Manage. 127: 249-269.

Crawley M (1986) The structure of plant communities. *In* M. Crawley (Ed.). Plant Ecol. Blackwell, London, United Kingdom.

Chen HYH (1997) Interspecific responses of planted seedlings to light availability in interior British Columbia, survival, growth, allometric, and specific leaf area. Can J For Res 27: 1383-1393.

Duncan RS, Linhoss JE (2005) Regeneration of Virginia pine (*Pinus virginiana*) following southern pine beetle (*Dendroctonus frontalis*) outbreak in the Sipsey Wilderness, Albama. For Ecol Manage 212: 65-74.

Dangasuk OG, Panetsos KP (2004) Altitudinal and longitudinal variations in *Pinus brutia* (Ten.) of Crete Island, Greece; some needle, cone and seed traits under natural habitats. New For 2: 269-284.

Del Moral R, Cates RG (1971) Allelopathic potential of the dominant vegetation of western Washington. Ecology 52: 1030-1037.

Ellsworth JW, Harrington RA, Fowness JH (2004) Seedling emergence, growth, and allocation of oriental bittersweet: effects of seed input, seed bank, and forest floor litter. For Ecol Manage 190: 255-264.

Escudero A, Perez-Garcia F, Luzuriaga A K (2002) Effects of light, temperature and population variability on the germination of seven Spanish pines. Seed Sci Res 12: 261-271.

Facelli JM, Pickett STA (1991) Plant litter: Its dynamics and effects on plant community structure. Bot Rev 57: 2-25.

Fady B, Fineschi S, Vendramin GG (2004) Euforgen Technical guidelines for genetic conservation and use for Italian stone pine (*Pinus pinea*). International Plant Genetic Resources Institute, Rome, Italy.6pp.

Fernandez CB, Lelong B, Vila JP, Mevy C, Robles S, Greff S, Dupouyet A, Bousquet-Mélou A (2006) Potential allelopathic effect of *Pinus halepensis* in the secondary succession: an experimental approach. Chemoecology 16: 97-105.

Fernandez C, Voiriot S, Mévy JP, Vila B, Ormeňo E, Dupouyet S, Bousquet-Mélou A (2008) Regeneration failure of *Pinus halepensis* Mill: The role of autotoxicity and some abiotic environmental parameters. For Ecol Manage 255: 2928-2936.

Ferrari L (1950) Alcune ricerche sulla biologia dei semi di *Pinus pinea* L. *Pinus halepensis* Mill. Tesi di Laurea. Ist. Selvicoltura. Università di Firenze.

Friedman J (1995) Allelopathy, autotoxicity, and germination. In: Kigel J., Galili G. (Eds.) Seed development and germination. New York, Marcel Dekker, pp 629-644

Ganatsas PP, Tsakaldimi MN (2007) Effect of light conditions and salinity on germination behaviour and early growth of umbrella pine (*Pinus pinea* L.) seed. J Hortic Sci Biotech 82: 605-610.

Garcia-Fayos P, Garcia-Ventoso B, Cerda A (2000) Limitations to plant establishment on eroded slopes in south-eastern Spain. J Veget Sci 11 : 77-86.

Garnett E, Jonsson LM, Dighton J, Murnen K (2004) Control of pitch pine seed germination and initial growth exerted by leaf litters and polyphenolic compounds. Bio Fert Soi 40: 421-426.

Gaudio N, Balandier P, Perret S, Ginisty C (2011) Growth of understorey Scots pine (*Pinus sylvestris* L.) saplings in response to light in mixed temperate forest. Forestry 84: 187-195.

Harper JL (1962) Population biology of plants. London, Academic Press.

Harper JL, Lovell PH, Moore KG (1970) The shapes and sizes of seeds. Annu Rev Ecol Syst 1: 327-356.

Harper JL (1977) Population biology of plants. London, Academic Press.

International Seed Testing Association (ISTA) (1993) International Rules for Seed Testing. Seed Sci Technol 21: 160-186.

Jäderlund A, Zackrisson O, Nilsson MC (1996) Effects of bilberry (*Vaccinium myrtillus* L.) litter on seed germination and early seedling growth of four boreal tree species. J Chem Ecol 22: 973-986.

Janeček S, Lepš J (2005) Effect of litter, leaf cover and cover of basal internodes of the dominant species *Molina caerulea* on seedling recruitment and established vegetation. Acta Oecol 28: 141-147.

Jensen K, Gutekunst K (2003) Effects of litter on establishment of grassland plant species: the role of seed size and successional status. Basic and Applied Ecology 4: 579-587.

Karssen CM, Hilhorst WM (1992) Effect of chemical environment on seed germination. In: Fenner, M. (Ed.) Seeds, The Ecology of Regeneration in Plant Communities. Wallingford, CAB International, pp 327-348

Khan ML, Shankar U (2001) Effect of seed weight, light regime and substratum microsite on germination and seedling growth of *Quercus semiserrata* Roxb. Trop Ecol 4: 117-125.

Kikuzawa K, Koyama H (1999) Scaling of soil water absorption by seeds: an experiment using seed analogues. Seed Sci Res 9: 171-178.

Kitajima K (1994) Relative importance of photosynthetic traits and allocation patterns as correlates of seedling shade tolerance of 13 tropical trees. Oecologia 98: 485-492.

Kobe RK, Pascala SW, Silander JA, Canhan CD (1995) Juvenile tree survivorship as a component of shade tolerance. Ecol Appl 5: 517-532.

Koller D (1972) Environmental control of seed germination. In: Kozolwski, T.T. (Ed.) Seed Biology. New York, Academic Press, pp 2-93

Leishman MR, Westoby M (1994) The role of large seed size in shaded conditions: experimental evidence. Funct Ecol 8 : 205-214.

Loisel R (1976) Place et rôle des espèces du genre *Pinus* dans la végétation du sud-est méditerranéen français. Ecologia Mediterranea. 10: 131-152.

Lorimier CG (1981) Survival and growth of understory trees in oak forests of the Hudson Highlands, New York. Can J For Res 11: 689-695.

Magini E (1955) Sulle condizioni di germinazione del pine d'Aleppo e del pino domestico. L'Italia Forestale e Montana. 10: 106-124.

Mayer AM, Poljakoff-Mayber A (1989) The germination of seeds, 4th. (Ed.). Oxford, U.K., Pergamon Press.

Moles AT, Ackerly DD, Webb CO, Tweddle JC, Dickie JB, Pitman AJ, Westoby M (2005) Factors that shape seed mass evolution. Proceedings of the National Academy of Science USA. 102: 10540-10544.

Moulopoulos C (1962) Special Applied Silviculture. Aristotle University of Thessaloniki. 632. (In Greek).

Moussouris Y, Regato P (1999) Forest Harvest: An Overview of Non-Timber Forest Products in the Mediterranean Region. WWF Mediterranean Programme. FAO on-line publications. http://www.fao.org/docrep/5593e/x5593e00.htm.16.

Nyandiga CO, McPherson GR (1992) Germination of two warm-temperature oaks, *Quercus emoryi* and *Quercus arizonica*. Can J For Res 22: 1395-1401.

Parker WC, Mohammed GH (2000) Photosynthetic acclimation of shade-grown red pine (*Pinus resinosa* Ait.) seedlings to a high light environment. New For 19: 1-11.

Peterson CJ, Facelli JM (1992) Contrasting germination and seedling growth of *Betula alleghaniensis* and *Rhus typhina* subjected to various amounts and types of plant litter. Amer J Bot 79: 1209-1216.

Quilichini A, Debussche M (2000) Seed dispersal and germination patterns in a rare Mediterranean island endemic (Anchusa crispa Viv., Boraginaceae). Acta Oecol 21: 303-313.

Raccuia SA, Cavallaro V, Melilli MG (2004) Intraspecific variability in *Cynara cardduncul*us L. var. *sylvestris* Lam. Sicilian populations: seed germination under salt and moisture stresses. J Arid Environ 56: 107-116.

Ranaldi F, Giachetti E, Guerin E, Bacci S, Paoletti E, Boddi V, Vanni., P (2003) Gravitational stress on germinating *Pinus pinea* seeds. Comptes Rendus Biologies.326: 553-564.

Rice EL (1984) Allelopathy, 2nd (Ed.) Orlando, Academic Press.

Silvertown J, Charlesworth D (2001) Introduction to plant population biology, 4th (Ed.) Oxford, Blackwell.

Sipe TW, Bazzaz FA (1995) Gap partitioning among maple (*Acer*) in central New England: survival and growth. Ecology 76: 1587-1602.

Skordilis A, Thanos CA (1995) Seed stratification and germination strategy in the Mediterranean pines *Pinus brutia* and *Pinus halepensis*. Seed Sci Res 5: 151-160.

Skordilis A, Thanos CA (1997) Comparative ecophysiology of seed germination strategies in the Seven Pine species Naturally Growing in Greece. In: Ellis, R.H., Black, M., Murdoch, A.J. and Hong, T.D. (Eds) Basic and Applied Aspects of Seed Biology. Dordrecht, Kluwer Academic Publishers, pp 623-632.

Socolowski F, Vieira DCM, TAKAKI M (2008) Interaction of temperature and light on seed germination in *Tecoma stans* L. ex Kunth (Bignoniaceae). Braz Arch Biol Techn 51: 723-730.

Sonesson LK (1994) Growth and survival after cotyledon removal in *Quercus robur* seedlings, grown in different natural soil types. Oikos. 69: 65-70.

Tapias R, Climent J, Pardos JA, Gill L (2004) Life histories in Mediterranean Pines. Plant.Ecol 171: 53-68.

Taylorson RB, Hendricks SB (1972) Interaction of light and a temperature shift on seed germination. Plant Physiol 49: 127-130.

Thanos CA, Skordilis A (1987) The effects of light, temperature and osmotic stress on the germination of *Pinus halepensis* and *Pinus brutia* seeds. Seed Sci Technol 15 : 163-174.

Vabre-Durrieu (1956) Le froid et les graines de quelques Abiétacées. Trav. Lab. Toulouse. 1: 23-29.

Van Andel J (2006) Species interactions structuring plant communities. In: Van der Maarel, E. (Ed.) Vegetation ecology. Blackwell, Oxford, Oxfordshire, United Kingdom.

Vásquez-Yanes C, Orozco-Segovia A, Rincón E, Sánchez-Coronado ME (1990) Light beneath the litter in a tropical forest: effect on seed germination. Ecology 71: 1952-1958.

Vázquez-Yanes C, Orozco-Segovia A (1993) Patterns of seed longevity and germination in the tropical rainforest. Annu Rev Ecol Syst 24: 69-87.

Xiong S, Nilson C (1999) The effects of plant litter on vegetation: a meta-analysis. J Ecol 87: 984-994.

Complément d'article (tests de germination dans des enceintes climatiques sous deux modalités de lumière)

Dans le but de confirmer l'absence d'influence de la lumière sur la germination des graines de pin pignon et de conforter les résultats obtenus sous serre, nous avons conduit des tests de germination dans des enceintes climatiques (Sanyo versatile environnemental test chamber) avec deux traitements : sous obscurité continue et sous lumière blanche fluorescente de 150 µmol m^{-2} s^{-1}, respectivement. La photopériode pour le traitement sous lumière a été fixée à 15h de lumière et 9h d'obscurité. La température et l'humidité relative ont été maintenues constantes à 18°C et 90%, respectivement. En préalable au test de germination, les graines vides ou endommagées ont été éliminées en utilisant la méthode de flottaison (Boydac et al. 2003, Dangasuk and Panetsos 2004) durant une journée. Pour les deux traitements, nous avons utilisé des graines provenant des mêmes trois provenances (Mekna III, Ouchtata II et Bechateur). Trente graines pour chaque provenance ont été placées dans des boîtes de pétri stériles (d'un diamètre de 14 cm) contenant deux papiers filtres Whatman N° 1 (Skordilis et Thanos 1997, Raccuia et al 2004) humidifiées avec 3 ml d'eau déminéralisée. Les pertes d'eau par évaporation sont compensées par ajout d'eau déminéralisée autant que nécessaire.

Ces tests dans les enceintes climatiques ont donné des pourcentages de germination des graines de pin pignon statistiquement les mêmes (59%, $p>0.05$) sous conditions de lumière ou d'obscurité ; il s'agit d'un pourcentage moyen global tenant compte des trois sites (sous lumière : 57% à Mekna III ; 33.5% à Ouchtata II et 87% à Bechateur, sous obscurité : 40% à Mekna III ; 57% à Ouchtata et 80% à Bechateur). Ces résultats, qui ont été conduits dans des conditions où nous avons gardé constante la température et l'humidité (18°C, 90%), montrent que la germination du pin pignon est possible indépendamment des modalités de lumière (sous lumière, sous obscurité) avec un taux égal.

Conclusion

La germination des graines de *P. pinea* est favorisée par l'ombrage qui maintient indirectement de basses températures et une humidité relative élevée. Mais la croissance ultérieure des semis nécessite de la lumière, en accord avec la théorie de l'augmentation des exigences en lumière avec la dimension des plants.

Le processus de germination semble avoir lieu en conditions d'ombre même pour des espèces intolérantes à l'ombrage tel que *P. pinea*.

Les aiguilles de la litière jouent un rôle de barrière physique et suppriment la germination des graines, probablement en favorisant la dessiccation des semences. Le processus d'allélopathie ne semble pas avoir joué un rôle fondamental dans l'établissement de *P. pinea*, autant sur la germination des graines que par la suite sur la croissance des semis.

A partir de ces résultats, il semble inutile de fortement éclaircir les peuplements pour améliorer la germination, à l'inverse de fortes intensités de lumière sont même défavorables. Nous pouvons ainsi recommander un niveau de lumière de 15-20%. Cependant, après le processus de germination, les semis ont besoin d'être rapidement exposés à la lumière pour assurer une croissance rapide. Les couches d'aiguilles empêchent la germination des graines. Leur élimination semble être souhaitable afin d'accélérer la restauration naturelle dans les plantations de *P. pinea.*

III.D: Démêler l'influence de la lumière, de la litière et de la végétation du sous-bois sur la régénération naturelle de *Pinus pinea* (Article 3)

Article 3: Unraveling the influence of light, litter and understory vegetation on *Pinus pinea* natural regeneration

Sous presse dans la revue Forestry, janvier 2013

Résumé

Le Pin pignon est parmi les espèces les plus utilisées dans le programme de reboisement tunisien. Il occupe une surface d'environ 21000 ha. Cependant, les connaissances sur les facteurs contrôlant la régénération naturelle de cette espèce sont incomplètes. Elle est réputée intolérante à l'ombrage et nécessiterait de la lumière pour régénérer correctement. La régénération peut aussi être sous l'influence de la végétation du sous-bois ainsi que de la litière, tous les deux étant corrélées à la disponibilité en lumière.

Afin de quantifier l'importance respective de ces trois facteurs sur la régénération de *P. pinea*, les semis vivants ont été comptés dans 90 placettes (de 500m²), réparties sur trois forêts situées sur les dunes littorales au nord de la Tunisie, et reliés à la disponibilité de la lumière, à la biomasse de la végétation du sous-bois et de la litière. En outre, l'influence de la litière a été expérimentalement testée par la mise en place de microplacettes de 1m² de surface au niveau des sites d'études avec 3 modalités (sol nu, couches de litière amincies et épaisseur naturelle des couches de litière).

La densité des semis de pins d'un an est principalement sous le contrôle de la biomasse de la litière, cependant la disponibilité de la lumière fait augmenter la croissance des semis âgés de plus d'un an. La végétation du sous-bois ne semble pas avoir un rôle significatif dans la régénération de *P. pinea* sous les conditions de climat méditerranéen du Nord de la Tunisie. La croissance des semis de *P. pinea* est contrôlée principalement par la lumière suivant les fortes exigences de cette espèce ; par contre le premier stade de régénération, nommé émergence des semis, est sous le contrôle de l'épaisseur de la litière. Ainsi, un plan de gestion pour la régénération naturelle doit d'abord inclure une scarification afin de réduire l'épaisseur des couches de litière puis des fortes éclaircies en vue d'augmenter significativement la disponibilité de la lumière.

Unraveling the influence of light, litter and understory vegetation on *Pinus pinea* natural regeneration

Boutheina ADILI[1,2,3,*], Mohamed Hédi EL AOUNI[1], Philippe BALANDIER[4]

[1]Faculty of Sciences of Bizerte, Zarzouna, 7021, Tunisia, Email: fsb@fsb.rnu.tn
[2]INRGREF, B.P 10, Ariana 2080, Tunisia
[3]INRA, UMR547 PIAF, F-63100 Clermont-Ferrand, France
[4]Irstea, UR EFNO, F-45290 Nogent-sur-Vernisson, France, Email: philippe.balandier@irstea.fr

* Corresponding author: Tel: 00 33 4 73 62 43 66, Fax: 00 33 4 73 62 44 54
Email: pinpignonbathboutha@yahoo.fr

Abstract

Pinus pinea (L.) is one of the most valuable species used in the Tunisian reforestation program, with about 21,000 ha of plantations. In the coming decades the oldest of these stands will begin their regeneration stage. However, little is known about the factors that control the natural regeneration of this species. It is reputed to be a strict shade-intolerant species and so should need light to regenerate satisfactorily. Regeneration can also be influenced by understorey vegetation and litter, both correlated with light availability. The aim of this study was to quantify the respective importance of these three factors on *P. pinea* regeneration. Live seedlings were counted in 90 plots (500 m^2 each) in three forests of *P. pinea* located in the coastal dunes in north Tunisia, and related to light availability, biomass of understorey vegetation and litter. In addition, the influence of litter was experimentally manipulated by creating 1 m^2 regenerating areas free of litter, with a light litter layer or the natural thickness. The density of 1-year-old pine seedlings was mainly controlled by litter biomass, whereas light availability increased the growth of older seedlings. Understorey vegetation did not appear to play a significant role in *P. pinea* regeneration in these Mediterranean climate

conditions. *P. pinea* seedling growth is mainly controlled by light in accordance with the high light requirement of that species, but the first stage of regeneration, namely seedling emergence, is under the control of litter thickness. Hence a management plan for natural regeneration of *P. pinea* should first include scarification to reduce litter thickness and then heavy thinning to significantly increase light availability.

Key words
regeneration / light / litter / understorey vegetation / *Pinus pinea*

1 Introduction.

Understanding the factors driving the distribution of species and their abundance is an important research area in ecology since it refers to species coexistence and the maintenance of species diversity (Chesson, 2000). Ecological mechanisms proposed to explain community assemblage and the maintenance of biodiversity are (1) the niche assemblage model that views local communities as deterministic, in which local environment conditions and biotic interactions influence the assemblage, diversity and composition of communities (Hutchinson, 1957; Chesson, 2000; Hubbell, 2001; Chase and Leibold, 2003); and (2) the dispersal-assemblage model that views local communities as stochastic assemblages, in which the size of species pool, colonization hazards and immigration history primarily influence community assemblage (MacArthur and Wilson, 1967; Bell, 2001; Hubbel, 2001). Although theory suggests an important role of dispersal assemblage in high-diversified communities, membership in local communities may also depend on the ability of species to tolerate niche-based "ecological filters" imposed by local abiotic or biotic conditions (e.g., Keddy, 1992; Diaz et al., 1998; Myers and Harms, 2009).

The seedling recruitment stage is a key component of the regeneration niche (Grubb, 1977) that determines the initial success or failure of a species to establish (Gibson and Good, 1987). This process that determines local community composition at a given site can be limited (Clark and al., 1999). First, owing to reduce seed dispersal and fecundity (Barot, 2004), this process is independent of ecological interactions at a given site. Second, niche limitation reflects local abiotic and biotic filters which restric establishment of species that have successfully dispersed into a site (Hobbs and Norton, 2004; Tilman, 2004; Weiher and Keddy, 1999). Dispersal limitation may be the dominant constraint to diversity and

community structure during the early stages of succession (Mathias et al., 2009; Standish et al., 2007), whereas niche limitation and biotic interactions may increase in importance over time with species development (Levine et al., 2004).

In this context, Clark and al. (1999) suggested that studying these filters (niche assemblage, dispersal assemblage) and their interactions that affect recruitment rates are needed to assess their full impact on community composition. Studies of tree recruitment are many, but they provide few general insights into the role of recruitment limitation in population dynamics. That role depends on the transitions from seed production to sapling stage and an overall population growth.

It is therefore not only important to study the effects of biotic factors but also to include balance between competitive and facilitative interactions because it strongly influences the development and recruitment of plant communities (Forrester and al., 2011). The spatial and temporal variability of resource availability and other environmental conditions results in dynamic relationships within and between species (Callaway, 2007) and several theoretical models predict that the relative importance of facilitation and competition should vary inversely. According to the stress-gradient hypothesis (SGH), facilitative interactions are more likely to dominate competitive interactions towards more harsh ends of environmental gradients where one species or cohort can act as a nurse for another (Bertness and Callaway, 1994; Callaway and Walker, 1997; Brooker and Callaghan, 1998). In addition to these spatial effects, shifts between facilitation and competition have also been observed through time. These temporal dynamics result from changes in the relative sizes of co-occurring cohorts or species, their influence on growing conditions and microclimate fluctuations (Reisman-Berman, 2007; Armas and Pugnaire, 2009).

The stone pine (*Pinus pinea* L.) is one of the most valuable species in Tunisian reforestation programs for its ecological uses (erosion control), and aesthetic and economic value (wood production, cone yields for pine nuts, resins, etc). Despite these traits, the species faces regeneration problems like in other localities, including Greece (Ganatsas et al., 2008) and Spain (Barbeito et al., 2008; Calama and Montero, 2007). The reasons for this effect have not been identified, although several hypotheses have been proposed (Moussouris and Regato, 1999). Concerning seed production, there is abundant literature and data reporting that cone-yield variations are mostly due to climatic factors, particularly water stress (Mutke et al., 2005). Seed morphology and size vary widely according to stand fitness (Calama and Montero, 2007), but potential seed germination rate is almost always found to be high (78 – 98%) (Ganatsas et al., 2008; Masetti and Mencuccini, 1991). Less is known about how local

conditions, both abiotic (temperature, humidity and light) and biotic (needle litter, understory vegetation and herbivory) affect seed germination and seedling establishment.

Among the different factors controlling the stone pine regeneration, the present study focused on the seedling early establishment stage, as available data on the main factors governing it are sparse. Given the available literature, we hypothesized that stone pine seedling establishment was mainly controlled in order of importance by (i) light availability, (ii) amount of needle litter, and (iii) competition with understory vegetation. Therefore, to evaluate these interactions, our analysis was performed in two steps (1) correlation among site variables (light, litter biomass, understory vegetation) and (2) their effects on seedling early establishment.

2 Materials and methods

2.1 Study sites

The study was conducted in the north of Tunisia, in three sites afforested with *Pinus pinea* L. 20 to 50 years ago, and designated Mekna III (36°57N, 8°45'E), Ouchtata II (36°59'N, 9°03'E) and Bechateur (37°16'N, 9°52'E), located in coastal dunes of Tabarka, Nefza and Bizerte, respectively. The whole area is characterized by a surface overlaying sandy dune formations. The topography is relatively flat in Mekna III with a mean elevation of 12m, whereas slopes at Ouchtata II range from 10 to 45% and from 10 to 85% in Bechateur, with a mean elevation of 80 to 112 m, respectively. Typical soil types found in the area include small quantities of limestone in Ouchtata II, limestone and sometimes clay in Bechateur, and sandstone in Mekna III. Soil fertility is poor with low total N content. Soils show very low organic matter levels (<0.5%). The C/N ratio is very high in Mekna III and Ouchtata II (25) and lower in Bechateur (18). The pH is basic in the three sites, 7.77, 7.82 and 8.6 in Bechateur, Ouchtata and Mekna III, respectively. The climate is Mediterranean with long summer dry periods up to between four and six months long. Rainfall is concentrated during the winter (43.7 %) and autumn (33.4 %) in Mekna III. However, in Ouchtata II five months are particularly rainy from September to April with a maximum in December (178.1 mm). In Bechateur the rainfall period is between October and April, peaking in December (107 mm) and January (116.4 mm). The maximum mean temperature of the hottest month reaches 32.4, 36.1, and 32.7°C in Mekna III, Ouchtata II and Bechateur, respectively. The minimum means of the coldest month are 7.9 °C in Mekna III, 7.2 °C in Ouchtata II and 7.3°C in Bechateur.

P. pinea was the dominant overstorey species in all three forests. Deficiency of natural regeneration of *P. pinea* has been observed for many decades in these forests, whereas no management records (technical operations, thinnings) are available. Several explanations are

given by foresters besides abiotic or biotic factors; first, the absence of an appropriate silviculture to promote cone and seed production, second, illegal cone collection by inhabitants. Lastly, damages may be caused by overgrazing.

The main woody species present in the understorey were *Juniperus oxycedrus* ssp. *macrocarpa* Ball, *J. phoenicea* L., *Quercus coccifera* L., *Pistacea lentiscus* L., *Olea europea* L., *Arbutus unedo* L. and *Daphne gnidium*. There was also a herbaceous layer consisting of *Bellis annua* L., *Briza maxima* L., *Geranium robertianum* L., *Silene colora* ssp. *colorata*, *Anagalis arvensis* L., *Lagurus ovatus* L. and *Brachypodium pterococa*. The ground cover of the three forests is mainly needle litter partially decomposed with a thickness between 2 and 6 cm in Ouchtata II and Bechteur, and 2 and 8 cm in Mekna III.

2.2 Experimental design and measurements

Table 1. Stand characteristics of the three coastal *Pinus pinea* forests located in north Tunisia (mean value ± standard deviation)

Site	Density (number of trees ha^{-1})	DBH (cm)	Height (m)	Age (years)	
				Min	Max
Mekna	462 ± 352	29.6±10.3	12.8 ± 3.7	20	50
Ouchtata	576 ± 401	26.4 ± 8.0	12.0 ± 2.8	18	36
Bechateur	862 ± 301	20.2±6.7	9.0 ± 2.4	19	38

Stone pine regeneration was sampled in 90 rectangular plots (25 m × 20 m), distributed in the three forests (approximately 30 plots in each forest), in order to sample the whole forest variability relative to stand characteristics (mainly age and density, Table 1). The forest of Bechateur presented the youngest stands, with a mean age of 28 years (range 19–38), the lowest height (range 5–17 m), and the highest mean density (862 trees ha^{-1}).

For each plot, the total number of pines with a diameter at breast height (DBH) larger than 5 cm (*N)* was counted and their DBH was measured. Tree age was determined by counting whorls. Total stem height and crown diameter (CD, calculated as the average of two values measured in two perpendicular directions, N-S and E-W, by projecting the edges of the crown to the ground and measuring length along one axis from edge to edge) were measured on a subsample of five stone pines, one in the center and the others close to the four corners of the 500 m² plot to sample the whole variability of the plot, which always remained low (even-aged stands). Overstorey canopy cover (*C*, %) was then calculated by:

$$C = \text{PCA} \times N \times 100/\text{plot surface}, \qquad \text{(Eq. 1)}$$

where PCA is the mean projected crown area derived from $\pi \times (CD/2)^2$.

All live stone pine seedlings were counted in each plot. In order to ensure not forget any seedling; each plot was divided into 20 subplots (25 m²). Their age was estimated by counting whorls (one each year). Seedling mortality was not recorded.

The cover (in %) of dominant understory species (either woody – shrubs (height ≤ 1m) or small trees (height > 1 m) – or herbaceous species - graminoids and forbs -) was estimated by the visual projection of the whole foliage onto the soil in each plot. The biomass was measured on samples (selected to account for the entire cover range) of each dominant species, cut and transported to the laboratory for dry weight determination after oven drying at 88°C. Total biomass per plot was then calculated from total percent cover of these species. Needle litter was collected in eight square subplots (0.5 m × 0.5 m) distributed on the plot (both under and between trees) and brought to the laboratory for dry weight determination. Total litter biomass of the plot was then extrapolated from the mean of the eight samples.

Light availability in the understorey was estimated by hemispherical photographs. Five photographs per plot were taken every 5 m along a line crossing the plot to sample the whole variability of light due to the possible presence of small gaps. The equipment used was a Nikon F70 camera with a Sigma 8 mm1:4DG EX fisheye lens and a 180° aperture. The color image was converted into a black (vegetation) and white (sky) picture using the PiafPhotem software to threshold the image (Adam et al., 2006). The transmittance was then calculated using PiafLA (Adam et al., 2008) and averaged for two periods: 15 September to 15 October and 15 March to 15 April, the periods of seed germination. The proportion of direct and diffuse light was 0.69:0.31 for Mekna III, 0.59:0.41 for Ouchtata II and 0.72:0.28 for Bechateur. Stand transmittance (T, %) was then calculated as the mean of the 5 photographs.

An additional experiment was conducted to specifically address the effect of litter. For each forest (Mekna III, Ouchtata II and Bechateur), five 1 m² subplots were established in October 2010 with a factorial design comprising three litter conditions; bare soil with total litter removal, thin litter layer with removal of some of the litter (ca. 3 cm), and natural litter thickness (ca. 6 cm). Three replicates were used for each condition. Thus a total of 135 subplots were set up (3 replicates × 3 litter conditions × 5 plots in each forest × 3 forests). Stone pine seedling emergence on each subplot was surveyed in May 2011.

2.3 Statistical analysis

Data analysis was performed using Statgraphics Centurion XV (StatPoint, Inc., Virginia, USA). As the response of the stone pine seedlings to different variables was age-dependent, analyses were separately performed (i) on 1-year-old seedlings to test for conditions controlling seedling emergence and (ii) on seedlings older than 1 year to analyze factors controlling subsequent seedling survival and growth.

The different variables were first subjected to a Spearman's rank correlation analysis to determine the main links between them (data not shown). As the different variables were not totally independent, partial correlations were also calculated to measure the link between two variables, taking into the account the link with the other variables. From that data, the links were then more specifically analyzed by general regressions. The dependent variables were Iog (natural logarithm)-transformed when necessary to correct the non-randomness of residues. Regressions were used in particular to link density of 1-year-old seedling to transmittance, litter biomass, and stand age. However, such an analysis was impossible for seedlings older than 1 year due to a large number of plots with no seedling. Therefore, a non-parametric Kruskall-Wallis comparison test based on ranks was used to identify the significant differences among transmittance and litter biomass data after the transformation of the independent variables into classes, the size of every class being set to have an equal number of individuals. The effect of the different transmittance classes on understory biomass was also determined after a non-parametric Kruskall-Wallis comparison test followed by a Mann-Whitney test based on the median to identify significant differences among classes. For these different analyses a site effect was tested, but had no significant influence on the results (p = 0.22), so that subsequent analyses were performed by pooling the data from the three sites.

Finally, an Anova analysis was used to identify the influence of the three litter conditions (bare soil, moderate density of litter and thick litter) on seedling establishment in the experimental approach. Litter condition was used as fixed effect and site as a random effect. For variance homogenization, seedling density was square-root transformed (but data in Table 4 are presented without transformation, for clarity).

3 Results

3.1 Light availability and stand features

The stand transmittance (T, %) ranged from 6.2% ± 0.08 to 31% ± 0.01 depending on the overstorey cover (C, %):

$$T = 7.71 + 670/C,\ R^2 = 0.63,\ p < 0.0001, \quad \text{(Eq. 2)}$$

and also decreased significantly with increasing stand basal area (G, $m^2\ ha^{-1}$)

$$T = 49.22 - 10.43 * \text{Iog (G)},\ R^2 = 0.63,\ p < 0.0001, \text{Fig.1} \quad \text{(Eq. 3)}$$

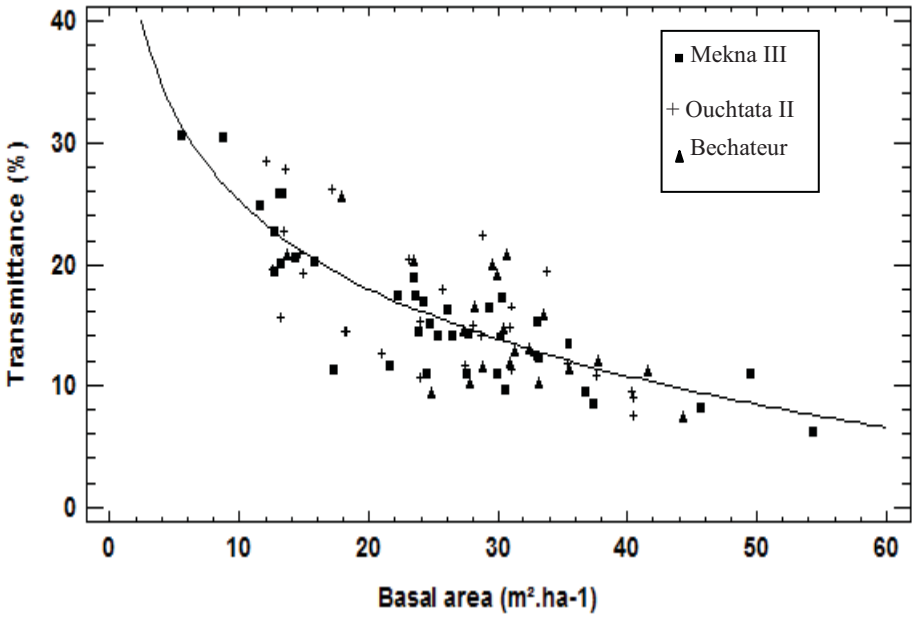


Fig. 1. Mean stand transmittance relative to stand basal area (G, $m^2\ ha^{-1}$) in three forests of *Pinus pinea* in the coastal dunes of north Tunisia

Litter biomass (LB, kg ha^{-1}) was positively correlated with the overstorey cover:

$$\text{LB} = (0.25 \times \text{SQRT}(C))\ \text{^2},\ R^2 = 0.96,\ p < 0.0001, \quad \text{(Eq. 4)}$$

whereas a negative correlation was found with light transmittance:

$$\text{LB} = (33.77/T)\text{^2},\ R^2 = 0.97,\ p<0.0001, \text{Fig. 2 and Table 3.} \quad \text{(Eq.5)}$$

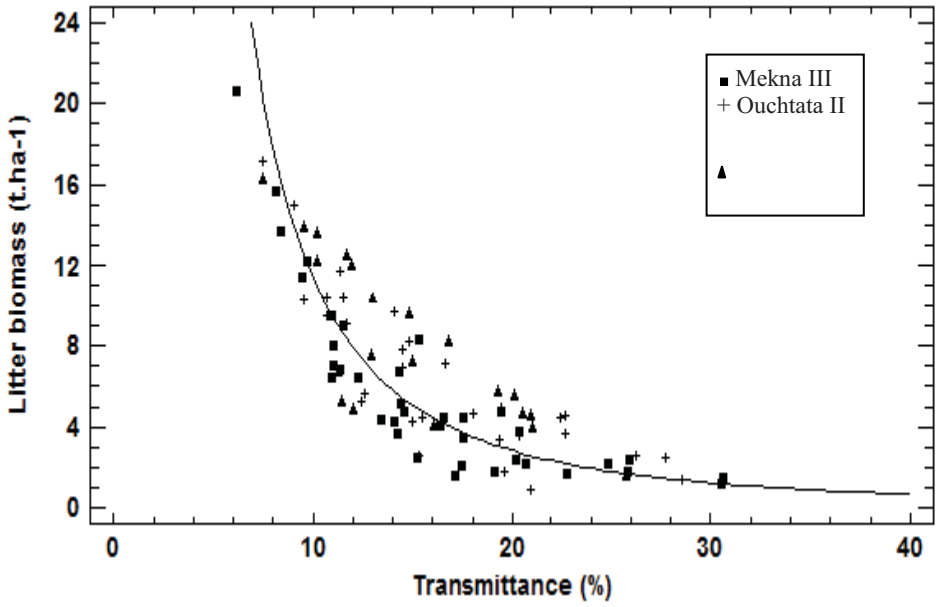


Fig. 2. Litter biomass relative to transmittance in three forests of *Pinus pinea* in the coastal dunes of north Tunisia

The biomass of understorey vegetation (woody species, graminoids and forbs) was found to be positively correlated to light transmittance ($R^2 = 0.60$, $p < 0.0001$; $R^2 = 0.97$, $p < 0.0001$; $R^2 = 0.97$, $p < 0.0001$, respectively, Table 2). The lower transmittance class (6.2–11.5%) showed a lower understory biomass, with 223 kg ha^{-1} for woody species, 4.9 for graminoids and 1.6 for forbs. The understory biomass was significantly greater under the upper transmittance class (19.8–30.6%) (17112 kg ha^{-1} for woody vegetation, 167 for graminoids and 152 kg for forbs).

Table 2. Understory biomass (kg ha^{-1}) of understorey woody species, graminoids, forbs and litter relative to transmittance in three coastal *Pinus pinea* forests located in north Tunisia

Transmittance class	6.2–11.5	11.6–14.8	14.9–19.7	19.8–30.6
Woody species	223d[#]	1188.2c	3371b	17112a
Graminoids	4.95c	9.2c	34.6b	166.8a
Forbs	1.6c	5.2c	49.8b	151.5a
Litter	11440a	7426a	4390b	2909c

For a given type of vegetation, different letters denote significant differences among transmittance classes according to the Mann-Whitney test at α-level 0.05

3.2 Stone pine seedling establishment

The older the stand the higher was the density of 1-year-old seedlings (D_1, number ha^{-1}) (R^2 = 0.93, p = 0.0004), Fig. 3a (Eq. 6).

$$D_1 = \exp(0.17 \times \text{stand age}),\ R^2 = 0.93,\ p = 0.0004,\ \text{Fig. 3a.} \quad \text{(Eq. 6)}$$

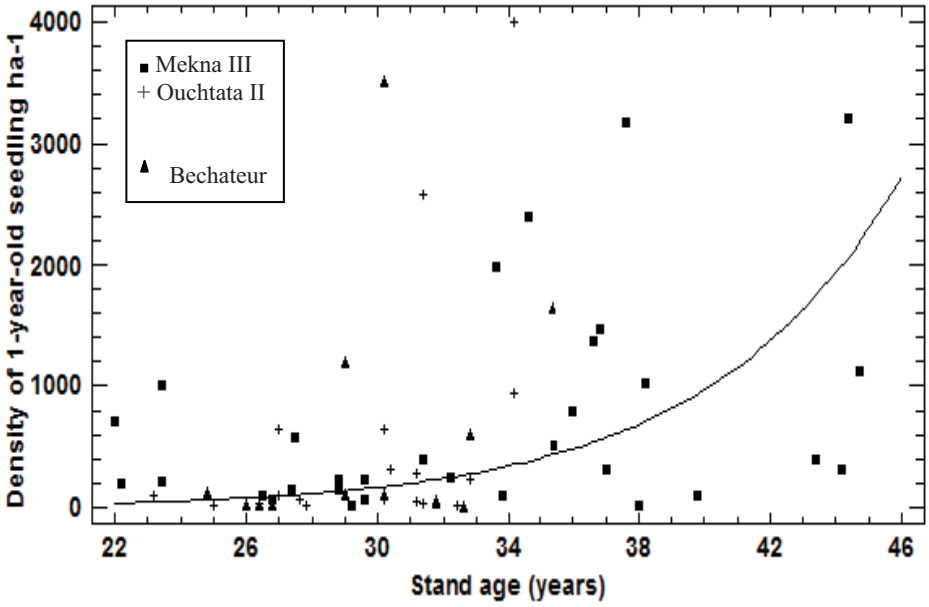


Fig.3a. Density of 1-year-old stone pine seedlings (number ha^{-1}) according to stand age in three forests of *Pinus pinea* in the coastal dunes of north Tunisia

The use of partial correlations to factor in the links between transmittance and other variables showed that D_1 was also firstly driven by litter biomass (r = −0.28, p = 0.0009, Table 3a and Fig 3b) and to a much lesser extent by transmittance (r = 0.23, p = 0.035):

$$D_1 = \exp(7.15 - 1.12 \times \text{log (LB)}),\ R^2 = 0.26,\ p < 0.0001,\ \text{Fig. 3b.} \quad \text{(Eq. 7)}$$

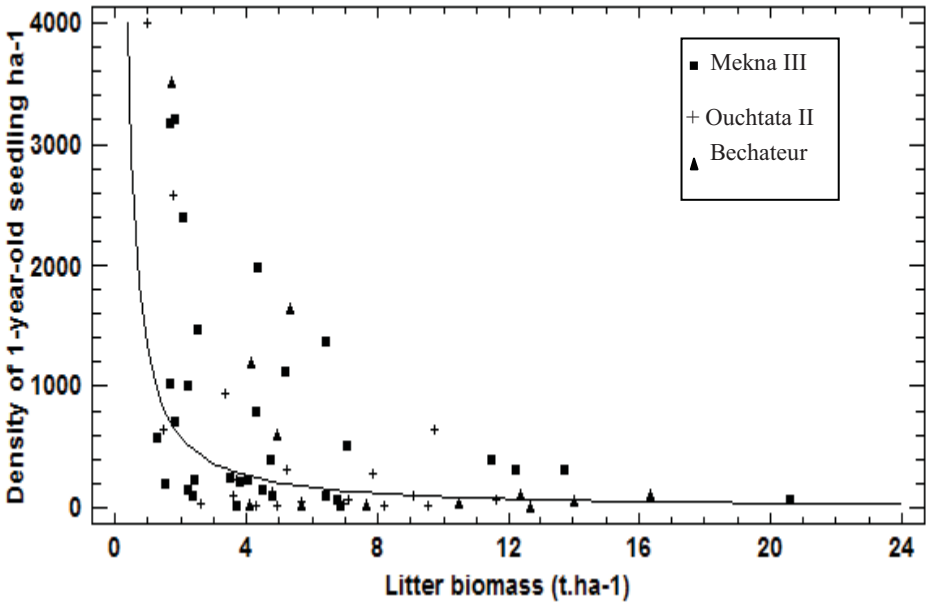


Fig. 3b. Density of 1-year-old stone pine seedlings (number ha^{-1}) according and litter biomass) in three forests of *Pinus pinea* in the coastal dunes of north Tunisia

Table 3a. Partial correlations (level of significance) between density of 1-year-old stone pine seedlings and main variables of stands in three coastal *Pinus pinea* forests located in north Tunisia

	Transmittance	Litter biomass	Woody species biomass	Graminoid biomass	Forb biomass
1-year-old seedling density	**0.23 (0.035)**[#]	**−0.28 (0.009)**	−0.19 (0.08)	−0.07 (0.54)	0.0015 (0.99)
Transmittance		−0.18 (0.09)	0.12 (0.28)	**0.27 (0.012)**	**0.30 (0.005)**
Litter biomass			0.04 (0.69)	0.06 (0.57)	−0.13 (0.24)
Woody species biomass				0.08 (0.45)	**0.38 (0.0004)**
Graminoid biomass					**0.56 (0.00001)**

The understorey vegetation seemed to play no role in D_1 (p >0.05, Table 3a).

The density of stone pine seedlings older than 1 year ($D_{>1}$, number ha^{-1}) was positively influenced by transmittance (r = 0.34, p = 0.002, Table 3b) with a possible threshold effect

(almost no seedlings were found below 20% transmittance, data not shown) and negatively by the woody understorey vegetation ($r = -0.29$, $p = 0.008$). Litter biomass had no influence on $D_{>1}$ ($p > 0.05$).

Table 3b. Partial correlations (level of significance) between density of stone pine seedlings older than 1 year and main variables of stands in three coastal *Pinus pinea* forests located in north Tunisia

	Transmittance	Litter biomass	Woody species biomass	Graminoid biomass	Forb biomass
>1 year seedling density	**0.34 (0.002)**	0.004 (0.97)	**−0.29 (0.008)**	0.16 (0.15)	0.09 (0.41)
Transmittance		**−0.25 (0.02)**	0.17 (0.12)	0.19 (0.08)	**0.26 (0.02)**
Litter biomass			0.10 (0.37)	0.08 (0.45)	−0.14 (0.21)
Woody species biomass				0.14 (0.21)	**0.39 (0.0002)**
Graminoid biomass					**0.54 (0.00001)**

3.3. Specific effect of litter on *P. pinea* seedling emergence

The manipulation of litter in a small 1 m² area showed that the lowest rate of stone pine seedling emergence was recorded for the thickest litter condition in all three forests (Mekna III, Ouchtata II and Bechateur), which also did not differ significantly from each other (Table 4). A bare soil or a thin litter layer bore significantly more seedlings, the two conditions being equivalent in Bechateur or slightly higher for the thin litter layer in Mekna III and Ouchtata II (Table 4). A lower emergence rate was recorded in Bechateur for the thin litter layer.

Table 4. Number of stone pine seedlings recorded in May 2011 on 1 m² areas set up in October 2010 free of litter, with a thin litter layer or a thick litter layer in three coastal *Pinus pinea* forests located in north Tunisia

Litter condition	Mekna	Ouchtata	Bechateur	*P*
Bare soil	3.6 (b) (A)[#]	3.9 (b) (AB)	2.4 (a) (B)	0.09
Thin litter	5.5 (a) (A)	5.8 (a) (A)	3.0 (a) (B)	<0.0001
Thick litter	0.3 (c) (A)	0.4 (c) (A)	0.3 (b) (A)	0.71
P	<0.0001	<0.0001	<0.0001	

Different lower-case letters indicate significant differences between conditions for a same site. Different upper-case letters denote significant differences between sites for the same condition.

4 Discussion

4.1 Assessing stand light availability

The stone pine (*Pinus pinea* L.) is reputed to be a very light-requiring species, and so light is a fundamental factor for many processes linked to its development, but characterizing this resource is often difficult. Direct measurements with sensors or hemispherical photographs as in this study are possible, but they are costly or tedious or both. Spatial variability in understorey light is largely determined by several characteristics of overstorey plants (Scott et al., 2000), and so crown projection maps and gap sizes were used in some previous studies to estimate relative light conditions on the forest floor (Yamamoto, 1993, 1995). Other authors published work underlining closer relationships between light transmittance and other common indirect measures such as canopy cover (Johansson, 1996) or basal area (Balandier et al., 2006; Sonohat et al., 2004). In our study, two predictive measures, overstorey cover and stand basal area, showed significant correlations with light transmittance, and both had R^2 values of 0.63. These values are lower than those reported in other studies due to a narrow range of variation (transmittance from 6 to 31%), but the relationships can be used to assess light in the understorey of *P. pinea* stands.

4.2 Stone pine seedling emergence and survival

Our first hypothesis was that light would be the main factor controlling stone pine seedling emergence and growth. Actual results showed that this was not totally true; light had only a limited influence on the emergence of *P. pinea*, whereas light significantly influenced the recorded number of seedlings older than one year. In fact the results suggest that the stone pine seed germination and seedling emergence *stricto sensu* do not need a high light level, whereas subsequent seedling growth is mainly determined by light, in line with previous

studies. Ganatsas and Tsakaldimi (2007) found that percentage germination of *P. pinea* seed was high and did not depend on light conditions, even though the species is light-demanding after the germination stage (Fady et al., 2004), which our results corroborate. In a Mediterranean climate, moderate cover could protect seedlings of stone pine from desiccation and promote germination (Adili et al., unpublished data).

In this investigation, *P. pinea* seedlings older than 1 year were absent in very small gaps (transmittance < 20%). Consequently, after germination and when seedlings are established, light becomes the main factor driving seedling survival. Gaudio et al. (2011) showed on *P. sylvestris* that the light requirement increased with size of individuals; when very small they were able to survive deep shade, but their light requirements rapidly increased as they grew.

The results obtained here suggest that litter had a significant negative effect on stone pine seedling emergence and early establishment (1-year-old seedling) and this negative effect increases with increasing litter thickness (Facelli and Pickett, 1991). Thus, litter quantity appeared to be a selective barrier to emergence when seeds lie on top of the litter layer, (1) mechanically by preventing seed radicle to reach the soil surface (Caccia and Ballaré, 1998; Facelli and Picket, 1991; Wilby and Brown, 2001) and thus limit radicle growth, and (2) physiologically through seed desiccation by modifying soil moisture content and reducing water infiltration and evaporation and thus limiting the seed imbibition process (Adili et al., unpublished data). Evaluation of litter biomass and the additional experiment manipulating litter thickness showed that the effect of litter ranged from negative to positive according to biomass and therefore thickness. Indeed, positive effect of litter on seedling emergence increased with decreasing litter thickness and biomass and vice versa. Thus, thin litter (≤3cm, corresponds to a biomass <2.9 $t.ha^{-1}$) create better conditions for seedling emergence.

The specific and relative roles of litter and light were difficult to disentangle *a priori* because litter quantity increases with increasing canopy cover and decreases with increasing light availability. Consequently, litter biomass was linked to light transmittance. However, the partial correlation analyses clearly showed that litter was the primary factor that controlled seedling emergence, whereas light was the main factor controlling subsequent seedling growth. Thus better seedling emergence seems to be linked with decreased litter accumulation or rapid decomposition, and subsequent seedling growth is likely to be improved by increased light availability. Jiao-jun et al. (2003) report the same results on *P. thunbergii*. Hence, according to our results and literature (Koorem et al., 2011), plant litter has differential effects on plant performance at different amount and at different life stages. Germination and early establishment are two key stages in plant community assembly (Grubb, 1977) that are

particularly sensitive to the presence of litter (Facelli and Pickett, 1991). Generally, the effect of litter on seedling early establishment is negative, and this negative effect increases with increasing amount (Facelli and Pickett, 1991; Xiong and Nilsson, 1999). In our study, negative effect of litter seems to be more important on density of 1-year-old seedling (p=0.009) than on density of seedling older than 1-year (p>0.05) suggesting that litter have mostly negative effect on emergence contrasting with the effect ranged from neutral to positive on seedling growth (Koorem et al., 2011).

In addition to the adverse mechanical effect of litter, allelopathic inhibition was also suggested to explain failure in conifer regeneration (Malik, 2003). The negative allelopathic effect of litter was for example observed with old *P. halepensis* forests (Fernandez et al., 2008). Whereas, in our case, recent investigation with litter extracts showed no evidence of allelopathic mechanisms controlling the emergence of *P. pinea* (Adili, unpublished data).

4.3 Understorey vegetation influence on seedling density

As in other studies (Lieffers and Stadt 1994; Griffith 1996; Ricard and Messier, 1996; Riegel et al., 1995), understory vegetation biomass (woody species, graminoids and forbs) was positively affected by increasing light availability. Many experimental studies in Mediterranean environments (Castro et al., 2002; Gómez et al., 2001a; Maestre et al., 2001) reported a facilitative effect of shrubs and forbs on the early establishment of seedlings of different woody species, either by buffering microclimatic conditions or by protecting seedlings from herbivore damage (Callaway, 1995; García at al., 2000; Gómez et al., 2001b; Rousset and Lepart, 1999). However, in this study, even when particularly developed, the understorey vegetation (graminoids, woody species and forbs) had no noticeable effect on the emergence of *P. pinea* seedlings in any experimental site. Based on the finding of Montgomery et al. (2010), who showed a dependence of the interactions between understory vegetation and tree seedlings with the structure of the overstorey, we suggest here that the facilitative effect of understorey vegetation on seedling early establishment may be masked by the fact that the dense overstorey cover prevented a strong development of the understorey vegetation. We also recognize that we cannot disentangle a potential facilitative effect of the understorey woody vegetation by improving microclimate from a competitive one, for example for soil water content.

However, a significant negative effect of the understorey woody vegetation was recorded on the survival of pine seedlings older than 1 year. Thus the understorey woody

vegetation can be considered as a source of competition for the new young trees (García-Salmerón, 1995; Mesón and Montoya, 1993; Serrada, 1995).

Therefore the nature and extent of understorey woody vegetation-seedling interactions (facilitation or competition) is likely to change with size and seedling development and would depend on ecological context (e.g. overstorey cover) and life history (e.g., shade tolerance) (Montgomery et al., 2010). Indeed, the decrease of overstorey cover will increase the cover of the understorey woody vegetation which in turn will decrease light availability for tree seedlings. Given the fact that *Pinus pinea* is considered light demanding after germination (Fady et al., 2004), what corroborate our results, it is very likely that interactions between understorey woody vegetation and *P. pinea* seedlings will move from a facilitative or neutral relationship at seedling emergence towards a competitive relationship during their subsequent development.

4.4 Effect of stand age on pine seedling density

Increasing stand age was found to favor 1-year-old stone pine seedling density, probably as cone and seed production increase with tree age (Capelli, 1958; Magini, 1966). However, cone production of *P. pinea* begins late, at age 15–20 years, compared with other Mediterranean pine (10–15 years or earlier for *P. halepensis*, *P. brutia*, *P. pinaster*) (Ganatsas et al., 2008; Tapias et al., 2001; Thanos and Daskalakou, 2000; Zagas et al., 2004). Therefore our forest stands, with a mean age centered on 30 years, were probably too young to directly interpret the recorded seedling density in terms of regeneration success and only a general recommendation can be made.

5 Conclusion and implications for stone pine regeneration management

The results of this study showed that litter thickness was the main factor controlling stone pine seedling emergence and early establishment, whereas light was necessary for subsequent seedling growth. Therefore a management plan of natural regeneration of *P. pinea* should first include scarification to reduce litter thickness (Harrington and Edwards, 1999; Montero et al., 1999; Nadelhoffer et al., 2000) and then heavy thinning to significantly increase light availability. The role of understorey vegetation and especially of woody species is more complex. We cannot rule out a protective influence of them through a better microclimate in the stage of seedling early establishment, whereas they are clearly more detrimental for subsequent seedling growth, probably by reducing light availability. As an initial approach, a quantity of litter less than 2.9 t ha^{-1} (corresponds to a thickness less than

3cm) and a light availability of at least 20–30% of above-canopy irradiance can be recommended. Thinnings performed to increase light availability also have the advantage of reducing litter thickness by reducing standing tree volume.

Acknowledgements

The authors thank staff from the National Center for Research (INRGREF) and Forest Administration in Saouania (Tabarka), Ouchtata (Nefza) and Bechateur (Bizerte) in Tunisia for access to field sites, inventory data and laboratory work. We also thank André Marquier, Hatem Trabelssi and Romdhan Hachana for their valuable technical help. The study was funded by institutional support and a grant from the Ministry of Higher Education and Scientific Research in Tunisia.

References

Adam, B., Benoit, J.C., Sinoquet, H., Balandier, P. and Marquier, A. 2006. PiafPhotem – Software to threshold hemispherical photographs. Version 1.0, UMR PIAF INRA-UBP, Clermont-Ferrand – ALLIANCE VISION, Montélimar, France.

Adam, B., Sinoquet, H., Balandier, P. and Marquier, A. 2008. PiafLA – Software to calculate transmitted light by canopies. Version 1.0, UMR PIAF INRA-UBP, Clermont-Ferrand, France.

Armas, C., Pugnaire, F.I. 2009. Ontogenetic shifts in interactions of two dominant shrub species in a semi-arid coastal sand dune system. *J. Veg. Sci*. **20**, 535–546

Balandier. P., Sonohat, G., Sinoquet, H., Varlet-Grancher, C. and Dumas, Y. 2006. Characterization, prediction and relationships between different wavebands of solar radiation transmitted in the understory of even-aged oak (*Quercus petraea*, *Quercus robur*) stands. *Trees.* **20**, 363-370.

Barbeito, I., Pardos, M., Calma, R. and Cañellas, I. 2008 Effect of stand structure on Stone pine (*Pinus pinea* L.) regeneration dynamics. *Forestry.* **81**, 617-629.

Bell, G. 2001. Ecology: neutral macroecology. *Science*. **293**, 2413–2418.

Bertness, M.D. and Callaway, R., 1994. Positive interactions in communities. *Trends.Ecol. Evol.* **5**, 191-193.

Brooker, R.W. and Callaghan, T.V. 1998. The balance between positive and negative plant interactions and its relationship to environmental gradients: a model. *Oikos*. **81**, 196-349.

Caccia, F.D. and Ballaré, C.L. 1998 Effects of tree cover, understory vegetation, and litter on regeneration of Douglas-fir (*Pseudotsuga menziensii*) in southwestern Argentina. *Can. J. For. Res.* **28**, 683-692.

Callaway, R.M. 1995. Positive interactions among plants. *Bot. Rev*. **61**, 306-349.

Callaway, R. M. and Walker, L. R. 1997. Competition and facilitation: a synthetic approach to interactions in plant communities. *Ecology*. 78, 1958-1965.

Callaway, R.M. 2007. *Positive Interactions and Interdependence in Plant Communities*. Springer, Dordrecth, The Netherlands, 415p.

Calama, R. and Montero, G. 2007. Cone and seed production from stone pine (*Pinus pinea* L.) stands in Central Range (Spain). *Eur. J. For. Res.* **126**, 23-35.

Cappelli, M. 1958. Note preliminari sulla produzione individuale di strobili in *Pinus pinea* L. *L'Italia Forestale e Montana*. **13**, 181-2013.

Castro, J.R., Zamora, R., Hódar, J.A. and Gómez, J.M. 2002. The use of shrubs as nurse plants: a new technique for reforestation in Mediterranean mountains. *Restor. Ecol*. **10**, 297-305.

Chase, J.M. and Leibold, M.A. 2003. *Ecological Niches*. Chicago University Press, Chicago.

Clark, J.S., Beckage, B., Camill, P., Cleveland, B., HilleRisLambers, J., Lichter, J., McLachlan, J., Mohan, J.,Wyckoff, P., 1999. Interpreting recruitment limitations in forests. *Am. J. Bot*. **86**, 1–16.

Chesson, P. 2000. Mechanisms of maintenance of species diversity. *Annu. Rev. Ecol. Syst*. **31**, 343–366.

Diaz, S., Cabido, M. and Casanoves, F. 1998. Plant functional traits and environmental filters at a regional scale. *J. Veg. Sci*. **9**, 113–122.

Facelli, J.M. and Pickett, S.T.A. 1991. Plant litter: its dynamics and effects on plant community structure. *Bot. Rev*. **57**, 1-32.

Fady, B., Fineschi, S., Vendramin, G.G., 2004. EUFORGEN Technical guidelines for genetic conservation and use for Italian stone pine (*Pinus pinea*). International Plant Genetic Resources Institute, Rome, Italy.6 pp.

Fernanadez, C., Voiriot, S., Mévy, J.P., Vila, B., Ormeňo, E., Dupouyet, S. and Bousquet-Mélou, A. 2008. Regeneration failure of *Pinus halipensis* Mill. : The role of autotoxicity and some abiotic environmental parameters. *For. Ecol. Manage*. **255**, 2928-2936.

Forrester, D.I., Vanclay, J.K., Forrester, R.I. 2011. The balance between facilitation and competition in mixtures of Eucalyptus and Accacia changes as stands develop. *Oecologia*. **166**, 265-272.

Ganatsas, P and, Tsakaldimi, M. 2007. Effect of light conditions and salinity on germination behaviour and early growth of umbrella pine (*Pinus pinea* L.) seed. *J. Hortic. Sci. Biotechnol*. **82**, 605-610.

Ganatsas, P., Tsakaldimi, M.and Thanos, C.,2008. Seed and cone diversity and seed germination of Pinus pinea in Stofylia site of the Natura 2000 Network. *Biodivers Conserv.* **17**, 2427-2439.

Gaudio, N., Balandier, P., Philippe, G., Dumas, Y., Jean, F., Ginisty, C. 2011. Light-mediated influence of three understorey species (*Calluna vulgaris, Pteridium aquilinum, Molinia caerulea*) on the growth of *Pinus sylvestris* seedlings. *Eur. J. For. Res.* DOI 10.1007/s10342-010-0403.

García, D.R., Zamora, J.A., Hódar, J.M., Gómez, L. and Castro, J.R. 2000. Yew (*Taxus baccata* L.) regeneration is facilitated by fleshy-fruited shrubs in Mediterranean environments. *Biol. Conserv*. **95**, 31-38.

García-Salmerón, J. 1995. *Manuel de repoblaciones forestales. Escuela Técnica Superior de Ingenieros de Montes*, Madrid, Spain.

Gibson, D.J., Good, R.E. 1987. The seedling habitat of Pinus echinata and Melampyrum lineare in oak-pine forest of the New Jersey Pinelands. *Oikos*. **49**, 91–100.

Gómez, L., Zamora, R., Hódar, J.A., Gómez, J.M. and Castro, J. 2001a. Facilitation of tree seedlings by shrubs in Sierra Nevada (SE Spain): disentangling the mechanisms. In: Radoglou K (ed) Forest research: a challenge for an integrated European approach, Vol. 1. NAGREF, Forest Research Institute, Thessaloniki, Greece, pp 395-400.

Gómez. J.M., Hódar, J.A., Zamora, J., Castro, J. and García, D. 2001b. Ungulate damage on Scots pines in Mediterranean environments: effects of association with shrubs. *Can. J. Bot*. **79**, 739-746.

Griffith, J.r., C. 1996. Distribution of Viola blanda in relation to within-habitat variation in canopy openness, soil phosphorous, and mangnesium. *Bull. Torr. Bot. Club*. **123**, 281-285.

Grubb, P.J. 1977. The maintenance of species-richness in plant communities: the importance of the regeneration niche. *Biol. Rev*. **52**, 107-145.

Harrington, T.B. and Edwards, M.B. 1999. Understory vegetation resource availability and litter fall responses to pine thinning and woody vegetation control in longleaf pine plantations. *Can. J. For. Res*. **29**, 1055-1064.

Hobbs, R. J., Norton, D.A. 2004. Ecological filters, thresholds, and gradients in resistance to ecosystem reassembly. In: Temperton VM, Hobbs RJ, Nuttle T, et al.Assembly Rules and Restoration Ecology: Bridging the Gap between Theory and Practice. Washington, DC: Island Press, 72–95.

Hubbell, S. P. 2001. The unified neutral theory of biodiversity and biogeography. Princeton University Press, Princeton, New Jersey, USA.

Hutchinson, G. E. 1957. Population studies—animal ecology and demography—concluding remarks. Cold Spring Harbor Symposia on Quantitative Biology. **22**, 415–427.

Jiao-jun, Z., Takeshi, M., Feng-quin, L. and Yutaka, G. 2003. Effect of gap size created by thinning on seedling emergency, survival and establishment in a coastal pine forest. *For. Ecol. Manage*. **182**, 339-354.

Johansson, T. 1996. Estimation of canopy density and irradiance in 20 and 40-year-old birch stands (Betula pubescens Ehrh. And Betula pendula Roth). *Trees*. **10**, 223-230.

Keddy, P. A. 1992. Assembly and response rules: two goals for predictive community ecology. *J. Veg. Sci.* **3**,157–164.

Koorem, K., Price, J. N. and Moora, M. 2011 Species-Specific Effects of Woody Litter on Seedling Emergence and Growth of Herbaceous Plants. *PLoS ONE* **6**(10): e26505.

Levine, J.M., Adler, P.B., Yelenik, S.G. 2004. A meta-analysis of biotic resistance to exotic plant invasions. *Ecol. Lett*. **7**, 975–89.

Lieffers, V. J. and Stadt, K. J. 1994. Growth of understory Picea glauca, Calamagrostis Canadensis, and Epilobium angustifolium to overstory light transmission. *Can. J. For. Res*. **24**, 1193-1198.

MacArthur, R. H., and Wilson, E. O. 1967. The theory of island biogeography. Princeton University Press, Princeton, New Jersey, USA.

Maestre, F.S., Bautista, S., Cortina, J. and Bellot, J. 2001. Potential for using facilitation by grasses to establish shrubs on a semiarid degraded steppe. *Ecol. Appl*. **11**, 1641-1655.

Magini, E. 1966. Ricerche sul pino domestico. 1 In: De Philippis A, Magini E, Piussi PInfluenza biologica della resinaziona: ricerche sui pini domestico, marittimo silvestre. *Ann. Acc. It. Sc. For*. **XV**, 1-96.

Mallik, A.U. 2003. Conifer regeneration problems in boreal and temperate forests with ericaceous understory: role of disturbance, seedbed limitation, and keystone species change. *Critical. Rev. Plant .Sci.* **22**, 341-366.

Masetti, C. and Mencuccini, M. 1991. Régénération naturelle du pin pignon (*Pinus pinea* L.) dans la Pineta Granducale di Alberese (Parco Naturale della Maremma, Toscana, Italie). *Ecol. Mediterr*. **17**, 103-118.

Mathias, O., Kristina, A., Sara, A.O.C. and Ove, E. 2009. Dispersal and establishment limitation reduces the (potential for successful restoration of semi-natural grassland communities on former arable fields. *J. Appl. Ecol.* **46**, 1266–74.

Mesón, M. and Montoya, M. 1993. Selvicultura mediterránea. Mundi Prensa, Madrid, Spain.

Montero, G., Ortega, C., Cañellas, I., Bachiller, A., Elena, R. and San Miguel, A. 1999. Aboveground productivity and nutrient dynamics in a reforestation of *Pinus pinaster* Ait. with different intensities of thinning. Investig. Agrar. Sist. Recur. *For. Fuera de Serie*. **1**, 175-206.

Montgomery, R.A., Reich, P.B. and Palik, B.J. 2010. Untangling positive and negative biotic interactions: views from above and below ground in a forest ecosystem. *Ecology*. 91, 3641-3655.

Moussouris, Y. and Regato, P. 1999. Forest harvest: an overview of non-timber forest products in the Mediterranean region. WWF Mediterranean Programme, FAO on-line publications, http://www.fao.org/docrep/5593e/x5593e00.htm, 16 p.

Mutke, S., Gordo, J. and Gil, L. 2005. Variability of Mediterranean Stone pine cone production: Yield loss as response to climate change. *Agri. For. Meteor*. **132**, 263-272.

Myers, J. A., and Harms, K. E. 2009. Seed arrival, ecological filters, and plant species richness: A meta-analysis. *Ecol. Lett*. **12**, 1250–1260.

Nadelhoffer, K.J., Norby, R., Fitter, A. and Jackson, R. 2000. The potential effects of nitrogen deposition on fine-root production in forest ecosystems. *New Phytol.* **147**, 131-139.

Reisman-Berman, O. 2007. Age-related change in canopy traits shifts conspecific facilitation to interference in a semi-arid shrubland. *Ecography*. 30, 459-470.

Ricard, J. P. and Messier, C. 1996. Abundance, growth and allometry of red raspberry (*Rubus idaeus* L.) along a natural light gradient in a northern hardwood forest. *For. Ecol. Manage*. **81**, 153-160.

Riegel, G.M., Miller, R.F. and Krueger, W. C. 1995. The effects of aboveground and belowground competition on understory species composition in a *Pinus ponderosa* forest. *For. Sci.* **41**, 864-889.

Rouget, M., Richardson, D.M., Lavorel, S., Vayreda, J., Gracia, C. and Milton, S.J. 2001. Determinants of distribution of six *Pinus* species in Catalonia, Spain. *J. Veg. Sci*. **12**, 491-502.

Scott, N.M., David, D.B. and Clifon, W.M. 2000. Spatial distributions of understory light along the grassland/forest continuum: effects of cover, height, and spatial pattern of tree canopies. *Ecol. Model.* **126**, 79-93.

Serrada, R. 1995. *Manuel de repoblaciones forestales. Escuela Universitaria de Ingeniería Técnica Forestal*, Madrid, Spain.

Sonohat, G., Balandier, P. and Ruchaud, F. 2004. Predicting solar radiation transmittance in the understory of even-aged coniferous stands in temperate forests. *Ann. For. Sci*. **61**, 629-641.

Standish, R.J., Cramer, V.A., Wild, S.L., et Hobbs, R.J. 2007. Seed dispersal and recruitment limitation are barriers to native recolonization of old-fields in Western Australia. *J. Appl. Ecol*. **44**, 435–45.

Tapias, R., Gill, L., Fuentes-Utrilla, P. and Pardos, J.A. 2001. Canopy seed banks in Mediterranean pines of southeastern Spain: a comparison between *Pinus halepensis* Mill., *Pinus pinaster* Ait., *Pinus nigra* Arn. And *Pinus pinea* L. *J. Ecol*. **89**, 629-638.

Thanos, C.A. and Daskalakou, E.N. 2000. Reproduction in *Pinus halepensis* and *Pinus brutia*. In: Ne'eman G, Trabauld L (eds) Ecology, biogeography and management of *Pinus halepensis* and *Pinus brutia* forest ecosystems in the Mediterranean basin, Backhuys Publishers, Leiden, Nederland, pp. 79–90.

Tilman, D. 2004. Niche tradeoffs, neutrality, and community structure: a stochastic theory of resource competition, invasion, and community assembly. *Proc. Natl. Acad. Sci*. 101, 10854–10861.

Weiher, E., Keddy, P. 1999. Ecological Assembly Rules: Perspectives, Advances, Retreats. Cambridge, UK: Cambridge University Press, 438.

Wilby, A. and Brown, V.K. 2001. Herbivory, litter and soil disturbance as determinants of vegetation dynamics during early old-field succession under set-aside. *Oecologia*. **127**, 259-265.

Xiong, S.J. and Nilsson, C. 1999. The effects of plant litter on vegetation: a meta-analysis. *J. Ecol*. **87,** 984-994.

Yamamoto, S.I. 1993. Gap characteristics and gap regeneration in a Sub-Alpine Coniferous Forest on Mt Ontake, Central Honshu, Japan. *Ecol. Res*. **8**, 277-285.

Yamamoto, S.I. 1995. Gap characteristics and gap regeneration in Sub-Alpine Old-Growth Coniferous Forests, Central Japan. *Ecol. Res*. **10**, 31-39.

Zagas, T., Ganatsas, P., Tsitsoni, T. and Tsakaldimi, M. 2004. Postfire regeneration of *Pinus halepensis* Mill. ecosystems in Sithonia peninsula, North Greece. *Plant. Ecol*. **171**, 91–99.

Conclusion

Les résultats de cette étude montrent que l'épaisseur de la litière est le principal facteur contrôlant l'émergence des semis de pin pignon, cependant la disponibilité de la lumière est nécessaire pour leur croissance ultérieure.

Par conséquent, le plan d'aménagement en vue d'assurer la régénération naturelle doit tout d'abord inclure la scarification afin de réduire l'épaisseur de la litière (Harrington et Edwards, 1999 ; Montero et al. 1999 ; Nadelhoffer et al. 2000), puis par la suite de fortes éclaircies pour augmenter significativement la disponibilité de la lumière. Le rôle de la végétation et spécialement les arbustes est plus complexe. En effet, nous ne pouvons pas exclure un effet protecteur des arbustes en favorisant un microclimat convenable au cours de la phase d'établissement des semis. Cependant, les arbustes sont plus préjudiciables pour la croissance des semis, probablement en réduisant la disponibilité en lumière. En première approche, une quantité de litière inférieure à 2.9 t ha^{-1} (correspondant à une épaisseur inférieure à 3cm) et une disponibilité de lumière d'au moins 20 à 30% d'irradiance sont recommandées. Les éclaircies effectuées pour augmenter la disponibilité de lumière ont également l'avantage de réduire l'épaisseur de la litière en réduisant le volume des arbres.

CHAPITRE IV : Discussion et perspectives

CHAPITRE IV : Discussion et perspectives

IV.1 Structure des peuplements de Pin pignon dans les trois forêts (Mekna III, Ouchtata II et Bechateur)

Les peuplements de Pin pignon dans les trois forêts sont classés comme des futaies jeunes dont les classes de DBH dominantes sont celles inférieures ou égales à 35 cm (80,6 % à Mekna III, 93,6% à Ouchtata II, 98,8% à Bechateur). Cependant, le peuplement de Mekna III est plus âgé (35 ans) et moins dense (462 arbres ha^{-1}) que les deux autres d'où un DBH moyen et une hauteur totale moyenne plus élevés : 29,6 cm et 12,8 m, respectivement, cependant une surface terrière et un taux de recouvrement plus faibles de l'ordre de 25,6 $m^2.ha^{-1}$ et 83% respectivement.

En regardant l'évolution des mêmes paramètres dendrométriques des peuplements de Pin pignon dans les deux forêts d'Ouchtata II et Bechateur, dont l'âge moyen est très proche 29 et 28 ans respectivement, on constate certaines différences en faveur d'Ouchtata II. En effet, le DBH moyen enregistré à Ouchtata II est de l'ordre de 26,4 cm contre seulement 20,2 cm à Bechateur, ceci est également vrai pour la hauteur totale moyenne, 12m à Ouchtata II et seulement 9 m à Bechateur. Néanmoins, la surface terrière et le taux de recouvrement sont plus important à Bechateur (31,7 $m^2.ha^{-1}$ et 140,8%) par rapport à Ouchtata II (24,8 $m^2.ha^{-1}$ et 101,2%).

Malgré, l'âge égal des deux peuplements, l'évolution des paramètres dendrométriques cités ci-dessus n'est pas la même, ce qui s'explique par la variabilité du facteur densité. En effet, plus la densité est forte, plus la croissance en diamètre et en hauteur est faible et inversement pour la surface terrière et le taux de recouvrement ce qui est le cas de Bechateur. Cependant, si cette densité est plus faible, la croissance en diamètre ainsi qu'en hauteur augmente alors que celle en surface terrière et en recouvrement diminue et c'est le cas de la forêt d'Ouchtata II. Ces résultats sont en accordance avec ceux de Harms et al. (2000) pour l'évolution de la surface terrière et Chen et al. (2000) pour l'évolution du taux de recouvrement, qui augmente avec des densités de plus en plus fortes.

Une faible densité des individus favorise l'interception de la lumière et la croissance des arbres en diamètre comme c'est le cas des peuplements à Ouchtata II et Mekna III, alors qu'une forte densité des individus, accentue le phénomène de compétition et freine la croissance en diamètre des arbres.

Afin de comprendre la structure et la dynamique des peuplements forestiers, l'étude des relations (allométriques) entre certains paramètres dendrométriques tels que le DBH, la hauteur ou la surface de projection du houppier (Shugart et al. 1981 cité par O'Brien et al. 1995) semble nécessaire. Les relations concernant ces paramètres pris deux à deux constituent de bons indicateurs des conditions écologiques de croissance de l'espèce (Gnangle 2005).
Les relations établies dans notre étude entre l'âge des pins pignons et leur diamètre à la base (Db) ainsi que leur diamètre du tronc à 1.30m, d'une part, et leur hauteur totale, d'autre part, attestent que l'âge est une variable hautement prédictive de la croissance en diamètre ainsi qu'en hauteur, comme c'est souvent le cas des peuplements équiens où la croissance des arbres est assez homogène tout au long de leur vie. C'est pour cette raison qu'il a été toujours considéré comme un critère important utilisé dans l'aménagement et la sylviculture de ce type de peuplement (Chabaud et Nicolas 2009). Outre l'âge, le DBH est explicatif de la croissance en hauteur des peuplements de Pin pignon. Garchi et Ben Mansoura (1999) ont confirmé également cette relation à travers un ajustement linéaire pour un peuplement de Pin d'Alep à Jbel Mansour. Dans le même contexte, des modèles de régression de type polynomial de second degré ont été obtenus dans une étude sur des Pins de Calabre en Turquie (Avsar, 2004).

A âge égal, la croissance annuelle radiale et en hauteur a montré une certaine variabilité entre les trois sites d'étude. En effet, cette croissance demeure plus importante dans les peuplements de Mekna III et au-delà d'un âge de 20 ans, elle devient de plus en plus importante dans les peuplements d'Ouchtata II et Bechateur.
Cette différence de croissance annuelle entre ces peuplements pourrait être attribuée à la fertilité des sols. Cependant, les analyses de sols des sites considérés ont montré qu'ils sont tous les trois de type basique très pauvre (C/N élevé, faible taux de matière organique, faible capacité d'échange cationique…). Si l'on considère les conditions climatiques, et en particulier la pluviométrie, on remarque qu'elle est plus importante à Mekna III (934,1mm) en comparaison avec Bechateur (725,3 mm), cependant la croissance annuelle (radiale ou en hauteur) enregistrée dans ce dernier site est étonnement plus importante. Cela pourrait résulter d'une compétition accrue pour l'eau et les nutriments exercée par une forte abondance d'arbustes à Mekna III, avec une biomasse de 7097 kg/ha contre seulement 3174 kg/ha pour Bechateur. Cette compétition expliquerait aussi la différence de croissance annuelle entre les deux sites de Mekna III (7097 kg/ha) et ouchtata II (4842,4 kg/ha) auquel se rajouterait un

climat plus favorable à Ouchtata II (une pluviométrie annuelle de 1078 mm supérieure à celle de Mekna : 934 mm).

Nous avons également souligné une forte liaison entre la surface de projection du houppier (SPH) et le DBH attestant que la première variable peut être estimée par la seconde suivant une relation de type non linéaire. Une régression de type polynomial a été enregistrée sur un peuplement de Pin maritime de la forêt de Rimel (Shaiek, 2005) et sur des chênes lièges de Kroumirie (Sebei et al. 2001). A DBH égal, la valeur maximale de la surface de projection du houppier est plus élevée au niveau de la forêt de Bechateur, bien qu'il s'agisse de la forêt la plus jeune et la plus dense. Ceci pourrait être expliqué par la moindre abondance du couvert arbustif au niveau de cette dernière en comparaison avec la forêt de Mekna III, où le couvert arbustif représente une source de compétition pour l'eau et les nutriments pouvant empêcher la croissance et l'expansion de la cime des arbres d'où une forte sensibilité à la compétition pour la lumière.
Cependant, si on considère les valeurs des surfaces moyennes de projection de houppier calculées pour les trois peuplements (25m²/arbre, 21,2 m²/arbre et 17,4 m²/arbre respectivement à Mekna III, Ouchtata II et Bechateur) on constate des différences en faveur de Mekna III qui est le peuplement le plus âgé et le moins dense. En effet plus le peuplement est âgé et moins dense et plus le développement du houppier est important et inversement.
Une relation établie entre la densité des arbres des trois peuplements combinés et la variation de la surface moyenne de projection de houppier (figure 29) confirme l'effet négatif de la densité sur le développement du houppier. En effet, il est admis que la croissance et l'expansion du houppier est soumise à une compétition, de plus en plus importante suivant la densité des arbres voisins, pour l'espace et donc pour la lumière (Zhang et Chauret 2001).

Les peuplements de Pin pignon choisis ayant un âge moyen de 35 ans, les relations obtenues sont forcément limitées d'où la nécessité de les confirmer sur des peuplements plus âgés. Notre étude servira cependant comme première base pour aider les forestiers à établir une meilleure gestion, notamment des éclaircies, en vue de l'amélioration de la croissance de ces peuplements.

IV.2 Production fructifère des peuplements de Pin pignon à Mekna III

Outre la dynamique de croissance des Pins pignons au niveau des trois peuplements (Mekna III, Ouchtata II et Bechateur) et afin d'avoir une idée sur leur rendement actuel en cônes et en graines, nous avons essayé d'estimer la production fructifère au niveau du seul peuplement de Mekna III, à cause des contraintes matérielles. Notre choix a porté sur ce site parce qu'il regroupe les différentes gammes des caractéristiques dendrométriques (DBH, âge, hauteur totale et densité) des trois peuplements. Nos résultats ont montré que le nombre moyen de cônes de 3ème année à Mekna III est de 1964 cônes.ha^{-1} d'où un rendement moyen en cônes de 426 kg.ha^{-1} auquel correspond un rendement en graines de 121 kg ha^{-1} pour des arbres dont l'âge moyen est de 35ans, cependant, le nombre moyen de cônes de 2ème année ne dépasse pas les 1381 cônes.ha^{-1} (un rendement de 235 kg.ha^{-1}) pour le même âge. Belkhouja (2001) a montré, dans une étude sur l'évaluation et la modélisation de la fructification du Pin pignon au nord de la Tunisie, que le nombre de cônes de 2ème année dans la région de Nefza-Tabarka (âge moyen inférieur ou égal à 40 ans), région dont fait partie notre peuplement de Mekna III, est de 2703.ha^{-1} avec un rendement de 647 kg.ha^{-1}. Cependant, des rendements maximaux en cônes de 2530 kg.ha^{-1} (un nombre en cônes de 8066. ha^{-1}) et 1940 kg.ha^{-1} (un nombre de 8136 cônes. ha^{-1}) sont observés dans les régions d'Ain Draham et Sedjenane, respectivement pour des ages moyens ne dépassant pas également les 40 ans. En effet, la production fructifère à Mekna III reste faible en comparaison avec ces peuplements que ce soit pour les cônes de 2ème année ou de 3ème année.

Néanmoins, pour les cônes de 3ème année, malgré la faible production enregistrée et l'effort fait pour choisir des arbres productifs, on ne peut pas affirmer qu'il s'agit d'une faible année semencière si on tient compte de l'hypothèse de récoltes illicites effectuées par les habitants des villages à côté. Si on compare le nombre de cônes dans notre étude (5,6 cônes en moyenne/arbre de 2ème année, âge moyen du peuplement de 35 ans) à celui de l'étude réalisée par Ganatsas et al. (2008) sur des peuplements matures de Pin pignon dont l'âge moyen dépasse les 120 ans (9,8 cônes/arbre pour un peuplement mature fermé et 62,7 cônes/arbre pour un peuplement mature ouvert), âge correspondant à la baisse de la production fructifère qui commence à partir de 80 ans, on constate que la production au niveau de notre peuplement est très faible malgré son âge (35ans) qui correspond à la bonne période de productivité de l'espèce.

Les corrélations entre les différents paramètres collectés (volume du houppier, âge, densité, situation sociale de l'arbre) et la production fructifère ont montré que ces variables sont explicatives, avec le volume du houppier comme principal facteur qui est à son tour dépendant de la densité du peuplement. En effet, la production fructifère évolue dans le même sens que le développement du houppier mais elle est inversement proportionnelle à la densité des arbres.

L'âge des arbres adultes est également considéré comme un facteur important contrôlant la fructification. Cette fructification débute à l'âge de 20 ans et augmente jusqu'à l'âge de 50 ans (2402 cônes de 3ème année et 1697 cônes de 2ème année), au-delà de celui ci, elle commence à diminuer. Ce résultat est en accordance avec celui de Belkhouja montrant un début de la baisse de la production des cônes à partir de l'âge de 50 ans (inférieure ou égal à 5340 cônes.ha^{-1}) pour trois peuplements étudiés au nord de la Tunisie.

Les mêmes variables explicatives de la production fructifère (volume des houppiers, âge et densité) ont été retenues dans l'étude de Belkhouja (2001), auxquelles il a rajouté l'exposition qui rend compte de l'humidité de la station et de sa fertilité.

En plus de ces variables, notre étude a mis en évidence l'effet d'attaques d'insectes comme « *Dioryctria mendacella* » sur les cônes de 2ère année sans doute à l'origine de la réduction de la production en graines. Cependant, une étude plus approfondie est nécessaire pour bien identifier la nature de ces attaques et les insectes en cause en plus de *Dioryctria* (présence de *Pissodes validirostris* et *Anobidae* (genre *Emobius*).

Nous n'avons pas pu tenir compte des coupes d'éclaircie effectuées dans certaines placettes d'étude par manque d'informations sur leur intensité et leur périodicité ; cependant elles étaient orientées principalement vers la production de bois et non vers la production fruitière. Dans ce contexte, et afin d'élaborer des guides de sylviculture pour la fructification, la croissance et la production ligneuse, il semble nécessaire d'installer des dispositifs d'éclaircies suivis sur plusieurs années et couvrant une large gamme d'âge et de densité afin d'établir une sylviculture optimale compromis entre les deux productions si c'est possible du fait que l'amélioration de la production fructifère nécessite des coupes d'éclaircies intensives, par contre l'amélioration de la production du bois et de sa qualité demande des éclaircies moins intenses.

Toutefois, nous avons pu remarquer que, dans les placettes-échantillons où il y a eu des interventions sylvicoles ayant de faibles densités de tiges, le nombre de jeunes plants de pin

pignon dans le sous-bois est plus élevé par rapport au reste des placettes où il n'y a pas eu d'éclaircie et gardant de fortes densités d'arbres adultes.

Le succès de la régénération naturelle du Pin pignon demeure sous la dépendance du cycle de fructification, sa fréquence et son abondance, ce qui conditionne par la suite la disponibilité en semences au niveau du sol. Cependant, pour le Pin pignon (comme pour bien d'autres espèces) cette disponibilité en graines est variable d'une année à l'autre en fonction du nombre, de la taille des cônes et de la viabilité des graines en elles-mêmes (Calma et al. 2007).

Mutke et al (2005) rajoutent l'effet du climat méditerranéen caractérisé par un stress hydrique et des hautes températures pendant l'été qui semblent avoir un effet limitant sur le rendement en cônes.

L'échec de la régénération peut aussi être relié à la qualité et au pouvoir germinatif des graines. Nos résultats ont enregistré un pouvoir germinatif maximal ne dépassant pas 38% à Mekna III, 24 % à Ouchtata II et 32% à Bechateur dans l'essai de serre mimant les conditions naturelles sans triage des graines. Le test de germination en enceintes climatiques, après avoir éliminé les graines, vides en utilisant la méthode de flottaison et en gardant la température et l'humidité relative constantes, a donné des pourcentages plus importants de 48,5 ; 45 et 83,5% respectivement à Mekna III, Ouchtata II et Bechateur. Ces résultats restent faibles pour Mekna III et Ouchtata II en comparaison avec le pouvoir germinatif enregistré pour le Pin pignon dans d'autres peuplements qui est entre 78 et 98,3% (Ganatsas et al. 2008) alors qu'il semble satisfaisant pour Bechateur. Ce faible pouvoir germinatif malgré l'aspect normal des graines semble être lié à leur qualité, leur masse et également au pourcentage de graines vides et/ou endommagées. Sarvas (1962) a expliqué les proportions de graines pleines, vides et flétries dans des peuplements Finlandais de Pin sylvestre, soit par l'absence de pollinisation des ovules fertiles et donc un avortement rapide, soit par autofécondation ou croisement entre individus génétiquement apparentés conduisant à l'avortement de l'ovule.

Ganatsas et al (2008) expliquent cette variation dans les réponses de germination par la variabilité entre les populations, l'origine des graines, la période de la récolte et supposent un effet des conditions environnementales.

Les graines tombées au sol dans nos pinèdes de Pin pignon peuvent être également prélevées ou endommagées par certains animaux qui vivent dans ces forêts telles que les ongulés (sanglier, Mori 1983), ou même par les troupeaux d'ovins et de caprins de passage.

Il faudrait donc prendre en compte la quantification de l'effet de ce facteur sur la régénération naturelle du Pin pignon, par exemple par la création de dispositifs de mise en défens.

Cependant, une majeure partie de la perte des graines dans les pinèdes en Tunisie, et c'est probablement le cas dans nos sites d'étude, est le résultat de récoltes illicites de cônes effectuées par les populations habitant au voisinage des forêts. Bien entendu, cela peut fortement d'une part stresser les arbres et affaiblir leur productivité durant les années suivantes et d'autre part impacter la régénération du pin menaçant ainsi le maintien et le renouvellement de ces peuplements.

La disponibilité des graines semble être le facteur limitant primordial pour l'établissement du Pin pignon dans les peuplements étudiés.

Des suggestions proposées dans les pinèdes italiennes pour l'orientation des forêts de Pin pignon vers une meilleure production fructifère (Djaziri 1971) sont les suivantes :

- éclaircie entre 15 et 20 ans ; laissant 3000 pieds. ha^{-1}
- éclaircie et élagages entre 20 et 25 ans ; en laissant 2000 pieds. ha^{-1}
- éclaircie entre 25 et 30 ans ; laissant 1000 pieds. ha^{-1}
- éclaircie et élagage entre 35 et 40 ans ; laissant 600 tiges.ha^{-1}

Belkhouja (2001) propose les mêmes types de gestion pour les régions de Sedjnane et Nefza-Tabarka où l'âge moyen des peuplements n'a pas dépassé 40 ans : des coupes d'éclaircie diminuant la densité et la ramenant à 600 pieds par hectare ainsi que des élagages améliorant la forme des houppiers.

A la lumière de ces résultats, et considérant l'âge moyen de 35 ans de notre peuplement et les densités de plantations inférieures (densité maximale ne dépasse pas les 1900 arbres.ha^{-1}) pour les mêmes âges cités auparavant par Djaziri (1971), certaines recommandations sont à conseiller dont l'objectif principal est de travailler la forme de la cime afin d'améliorer la production fructifère :

- Des coupes d'éclaircies au niveau des placettes de fortes densités afin de réduire progressivement le nombre de tiges à moins de 400 arbres/ha, densité à partir de laquelle notre étude a montré des productions importantes en cônes.

- Des élagages, aboutissant à la création d'un fût sans nœud et des houppiers bien développés. En effet, les peuplements de Pin pignon en Tunisie sont souvent caractérisés par l'absence d'élagage naturel, les branches des verticilles du bas de l'arbre meurent mais restent sur l'arbre plusieurs années formant ainsi des chicots d'importantes dimensions (Khaldi 2009).

IV.3 Interactions entre la canopée arborée, le sous-bois et les semis de pin pignon

IV.3.1 Influence de la disponibilité en lumière sur l'émergence et l'établissement des semis de pin pignon

Le pin pignon étant réputé être une espèce héliophile stricte, nous sommes partis de l'hypothèse selon laquelle la lumière serait un facteur limitant pour la régénération naturelle du Pin pignon. Nous avons établi une étude sur le terrain ainsi que sous serre pour dévoiler l'effet de ce facteur sur la germination et l'émergence de ses semis. La densité des semis de moins d'un an dans les trois peuplements de Pin pignon (Mekna III, Ouchtata II et Bechateur) et sous différents taux d'éclairement transmis allant de 6,2 à 30,6%, montre que la germination et l'émergence sont indépendantes des conditions de lumière qui régnaient en sous-bois. L'expérimentation sous serre confirme le fait que le Pin pignon est capable de tolérer l'ombrage au stade semis (3% de transmis). Un test de germination dans des enceintes climatiques à l'obscurité ou en lumière blanche fluorescente (150µmol. m^{-2}. s^{-1}) nous a permis d'exclure l'effet limitant de la lumière et de confirmer le comportement indifférent du Pin pignon vis-à-vis de ce facteur aux stades de la germination et de l'émergence. De même Ganatsas et Tsakaldini (2007) ont souligné que les graines de Pin pignon sont capables de germer indifféremment à la lumière ou au dessous de la surface du sol sans induction de lumière. Les résultats sous serre nous invitent, cependant, à ne pas conclure trop rapidement à l'absence de tout impact négatif de la lumière sur la germination des graines de Pin pignon. En effet, une disponibilité en lumière de 58% sous serre a entravé la germination des graines, ce qui est apparemment contradictoire au fait qu'il s'agisse d'une espèce exigeante en lumière. Cependant, si la lumière n'a pas d'effet direct, ce sont les conditions climatiques reliées à elle qui semblent largement prédominantes pour expliquer l'absence de germination ; il s'agit de la température et l'humidité de l'air. En effet, de longues expositions à des radiations directes seraient à l'origine d'un desséchement des surfaces du sol (Madsen et Larson 1996) dû à un couplage entre une augmentation de la température et une diminution de

l'humidité de l'air, d'où un faible approvisionnement en eau des graines (Amjad et Anjim 2002). Les graines de Pin pignon étant de grosses graines (Barbeito et al. 2008), elles ont besoin de plus de temps pour absorber l'eau que les petites graines. C'est en particulier vrai dans le cas où elles sont semées à la surface du sol et non pas enterrées, ce qui est le cas dans notre expérimentation, mais qui mime parfaitement ce qui se passe en conditions naturelles.
Notre dispositif de germination sous serre présente certaines limites. Les graines ont été semées au printemps (début avril, pour des raisons logistiques de coordination avec la Tunisie) et l'expérimentation s'est poursuivie en été, saison au cours de laquelle les graines ont été exposées à des températures supérieures à 25°C. Ces températures semblent être à l'origine du ralentissement ou d'arrêt de la germination jusqu'au retour des conditions favorables (pluies d'automne dans la nature). Ces limites ne sont pas absolues, en effet il y a eu germination sous 3% et 16% de lumière, créés par des filets jouant le rôle du couvert *in situ*. Looking bill et Zavalo (2000) ont monté qu'un couvert arboré permet d'améliorer l'équilibre hydrique du sol sous des climats où la sécheresse estivale est importante, en abaissant les niveaux de radiations, créant ainsi des conditions microclimatiques favorables à la germination et l'établissement des semis.

Les graines de Pin pignon sont capables de germer sous faible éclairement de l'ordre de 3% malgré le caractère exigeant en lumière de l'espèce. De longues durées d'exposition aux radiations solaires sont à l'origine d'un effet indirect entravant la germination en augmentant la température et diminuant l'humidité de l'air, ce qui caractérise le climat méditerranéen durant la saison d'été.

Bien que le Pin pignon soit capable de germer sous de faibles conditions de lumière (3% de transmis), il semble être incapable de survivre et de croître ensuite sous un tel pourcentage de lumière. La survie et la croissance des semis de Pin pignon ont eu lieu sous des pourcentages supérieurs ou égaux à 16 et 20% respectivement sous serre et *in situ*. Ceci pourrait être mis en relation avec la notion d'évolution des besoins en lumière au cours du développement des arbres. Balandier et al (2007), Delagrange et al (2004) et Messier et al (1999) ont montré que les besoins en lumière des arbres augmentent avec leurs dimensions du fait d'une augmentation plus rapide de la proportion de tissus non photosynthétiques par rapport aux tissus photosynthétiques. Dans la même ligne, Gaudio el al (2011) ont souligné qu'à petite taille, le Pin sylvestre (*Pinus sylvestris*) est capable de survivre sous un ombrage dense ;

cependant, au fur et à mesure qu'il croît, ses exigences en lumière augmentent. Tel est le cas dans notre étude en passant de la germination aux premiers stades de croissance.

Ces résultats sont en accords avec ceux trouvés par Kozlowski (2002) pour la plupart des espèces ligneuses des zones tempérées qui n'ont pas des exigences strictes en lumière pour la germination. Awada et al (2003) ont souligné, à travers une étude sur l'écophysiologie de trois jeunes plants de pins méditerranéens (*Pinus pinea*, *Pinus pinaster* et *Pinus brutia*) sous des régimes de lumière contrastés (ombre, soleil), que *P. pinea* semble être une espèce tolérante à l'ombre, présentant des stratégies d'adaptation durant les premiers stades de croissance en comparaison avec *P. pinaster* et *P. brutia* qui sont considérés plus exigeants en lumière. En effet, les jeunes plants de *P. pinea* ont montré une croissance en hauteur plus significative et une réduction de 20% seulement de la moyenne maximale de photosynthèse nette sous ombre en comparaison avec des jeunes plants de *P. brutia* et *P. pinaster* ayant montré une croissance significativement lente sous ombre ainsi qu'une moyenne maximale de photosynthèse nette inférieure à 50% par rapport aux conditions d'ensoleillement.

Fady et al. (2004) ont considéré que le Pin pignon est une espèce exigeante pour la lumière tout au long de son cycle de vie, mais après la phase de germination. Néanmoins, d'après les résultats observés par Awada et al. (2003) et notre expérience sous serre suivie sur quelques mois après la germination, la où on a enregistré une capacité de survie des semis de Pin pignon et un début de croissance sous seulement 13 % de transmis, une question se pose : est-ce que le Pin pignon est si exigeant en lumière dans le jeune âge comme c'est décrit ou au contraire il est capable de croître sous des faibles pourcentages de transmis et quel sera le seuil toléré ?

IV.3.2 Evolution de la biomasse du sous-bois (arbustes, graminées, herbacées et litière) en fonction de la disponibilité de la lumière

La relation étage dominant (strate arborée) - sous bois (arbustes, herbacées, litière) est complexe et dominée par la forte influence de la composition et de la structure du premier et son effet sur la filtration et la disponibilité de la lumière en quantité et en qualité (Gaudio 2011). Ce type d'interaction est variable durant le cycle de développement forestier, d'une part, et des interventions sylvicoles considérées d'autre part (McKenzie et al. 2000).

Nos résultats montrent que la végétation du sous-bois (arbustes, herbacées et graminées) s'accroît en termes de biomasse au fur et à mesure de l'augmentation de la disponibilité de

l'éclairement filtré à travers la canopée arborée, passant de 6 à 31 %. Ces relations suggèrent l'importance (relative) des différentes variables (densité du peuplement, recouvrement de la canopée, distribution des dimensions des arbres de l'étage dominant) en tant que facteurs limitatifs de la réponse du sous-bois. McKenzie et al (2000) ont montré dans une étude sur des forêts mûres de l'Ouest de l'État de Washington, que les variables de l'étage dominant expliquent plus de 50% de la variation de la réponse moyenne du recouvrement total du couvert arbustif et environ 50% de la variation du couvert de l'arbuste le plus commun *Acer circinatum* Pursh et des espèces herbacées. Dans notre étude, le développement le plus important en terme de biomasse, que ce soit des arbustes, graminées ou autres herbacées, est enregistré au- delà d'un pourcentage de lumière de 20 % ce qui correspond à une densité moyenne d'arbres inférieure ou égale à 500 arbres à l'hectare et un âge moyen de 29 ans. En outre, nous avons enregistré des placettes-échantillons au niveau de nos peuplements qui sont complètement dépourvues de sous-bois, généralement pour des pourcentages de lumière inférieurs à 15 %. Néanmoins, il y a quelques exceptions, par exemple pour un pourcentage de lumière supérieur à 20% où le sous-bois a été absent ce qui peut être expliqué par le surpâturage exercé au niveau de ces forêts (passage des troupeaux d'ovins et de caprins).

Contrairement à la biomasse des arbustes et des herbacées, la biomasse de la litière a montré une variation en sens inverse de l'augmentation de l'éclairement en sous-bois, de façon logique, plus le couvert est dense et plus l'accumulation de la litière est importante (Mouro 2006, Roig et al. 2005). En effet, on a enregistré une biomasse maximale de 11 tonnes à l'hectare correspondant à une épaisseur supérieure à 3cm, une densité moyenne de tiges de 772 à l'hectare, un âge moyen est de 31 ans et un taux de transmis inférieur ou égal à 11,5%.

IV.3.3 Influence de la végétation du sous-bois et de la litière sur la régénération naturelle du Pin pignon (établissement)

Nous avons essayé dans le choix de nos placettes-échantillons de faire varier l'abondance des arbustes et des herbacées. Malgré cela, la végétation du sous-bois n'est souvent pas très abondante dans nos peuplements ce qui semble être le résultat du surpâturage ainsi que la compétition pour la lumière avec les plantations serrées de Pin pignon. Peut-être que de ce fait, nos résultats ont montré l'absence d'effet des arbustes, des graminées et des autres herbacées sur l'émergence et l'établissement des semis de pin. Nous avons aussi supposé un effet antagoniste possible entre compétition et facilitation (Callaway et Walker 1977), dans le cas de présence d'un couvert plus au moins important du sous-bois, où l'une annule l'autre

(effet neutre). Certains auteurs tels que Gomez-Aparicio et al. (2004) suggèrent dans de telles situations et sous un climat méditerranéen caractérisé par une sécheresse estivale comme dans notre cas, une dominance du processus de facilitation par les espèces du sous-bois qui se traduit par une diminution des températures à la surface des sols d'où une réduction des pertes d'eau par évapotranspiration. Cet aspect de facilitation est généralement observé durant les premiers stades d'établissement.

Dans notre étude, la biomasse des arbustes semble avoir un effet compétitif sur les jeunes plants de pin pignon âgés de plus d'un an, dans les placettes où l'éclairement dépasse les 20% ce qui correspond à une biomasse d'arbustes supérieure à 17 tonnes à l'hectare; ceci est probablement à mettre en relation avec l'augmentation des besoins en lumière de ces derniers au fur et à mesure qu'ils augmentent de taille. Néanmoins, on ne peut pas exclure l'hypothèse d'une concurrence racinaire négative pour l'eau qui peut être à l'origine d'une réduction de la survie des jeunes plantules (Massetti et Mencuccini 1991) en particulier si l'on considère que les jeunes conifères sont moins capables d'extraire l'eau disponible du sol que les arbustes (Royce et Barbour, 2001). North et al. (2005) supposent que cet effet de compétition s'accentue dans des cas de stress hydrique.

Massetti et Mencuccini (1991) ont montré dans une étude sur la régénération naturelle du Pin pignon sur la côte de la mer Tyrrhénienne en Toscane, que le couvert arbustif (ciste, romarin, bruyère) a, d'un côté, permis la germination de nombreuses plantules (mais seulement au cours des années avec un automne moyennement pluvieux), mais de l'autre a empêché leur survie. Nous retrouvons ici l'antagonisme facilitation – compétition cité ci-dessus. De ce fait, il semble indispensable dans notre cas : (1) d'essayer d'avoir une base de données plus importante sur la biomasse des espèces du sous-bois, leur écologie, pour pouvoir étudier leurs effets sur l'établissement et la survie des jeunes plants de Pin pignon durant la saison de végétation et afin de pouvoir distinguer lequel des processus intervient (compétition/facilitation) au premiers stades de vie et (2) de prendre en compte la teneur en eau du sol, volontairement exclu de notre étude pour des raisons logistiques. En effet, une quantification du partage de l'eau entre semis et végétation est nécessaire pour déterminer la quantité d'eau absorbée par la végétation existante et donc la quantité disponible pour les jeunes arbres. Dans ce contexte, Ammer et Wagner(2002) et Gaudio (2009) suggèrent, en se basant sur la présence d'une corrélation entre la biomasse des racines fines de la végétation et des arbres d'une part, et la teneur en eau du sol d'autre part, que des prélèvements des carottes

de sol contenant des racines dont l'appartenance est identifiée, sont capables d'expliquer ce partage.

Sur la base de notre étude, éclaircir les peuplements de Pin pignon à des transmis supérieurs à 20% est nécessaire pour favoriser la survie et la croissance des jeunes semis de pin. Cependant, si le transmis en sous-bois est supérieur à 20% (densité inférieure à 500 arbres/ha), les arbustes sont bien développés dépassant des biomasses de 17 tonnes à l'hectare et représentant ainsi une forte source de compétition.

L'accumulation de la litière est néfaste à l'émergence des semis de Pin pignon. Aussi, réduire le nombre d'arbres (et donc augmenter la lumière dans le sous-bois) a un effet positif sur l'établissement des semis en réduisant la biomasse de la litière et donc son effet inhibiteur. Notre expérimentation *in situ* faisant varier l'épaisseur des couches de litière, confirme ces résultats et montre que les graines de Pin pignon germent mieux sur sol nu ou sur litière non compacte dont l'épaisseur ne dépasse pas en moyenne 3cm.

Suivant nos hypothèses initiales, nous avons essayé de tester l'effet allélopathique des extraits d'aiguilles de Pin pignon sur l'émergence et l'établissement de ses semis. Les résultats n'ont révélé aucun effet chimiotoxique. Cependant, on ne peut pas exclure définitivement la présence de cet effet suite à une étude réalisée par Valera-Burgos et al. (2012) confirmant l'effet chimiotoxique des extraits d'aiguilles de Pin pignon à haute concentration sur la germination et la performance de trois espèces d'arbustes méditerranéens (*Cistus salvifolius* L., *Cistus libanotis* L. et *Halimium halimifolium* (L.) Willk). En effet, dans notre étude une expérimentation plus approfondie telle que le dosage des composés phénoliques est nécessaire *in situ* pour expliciter les effets allélopathiques en conditions naturelles.

Un autre facteur qui semble également avoir un effet négatif sur l'installation des jeunes semis de Pin pignon à côté de son effet sur la disponibilité des graines, c'est le passage des troupeaux d'ovins et des caprins ainsi que d'autres mammifères comme les sangliers, ceci est confirmé par des observations sur terrain au niveau de nos peuplements. Ganatsas et al. (2008) ont également montré des effets destructifs du surpâturage sur l'installation des jeunes semis de Pin pignon soit directement en les mangeant ou en les endommageant lors des passages.

IV.4 Propositions de gestion sylvicole

Vu le jeune âge des peuplements de Pin pignon de notre étude qui ne dépassent pas les 35 ans en moyenne (Mekna III), nous sommes encore loin de parler de coupes de régénération en vue de renouveler ces peuplements. Cependant nous pouvons orienter la gestion forestière en vue d'améliorer la production fructifère et de préparer le milieu à l'installation des jeunes plants.

Les gestions proposées dans nos peuplements sont classées suivant leur objectif comme suit :

- réaliser des coupes d'éclaircie et des élagages afin d'améliorer la forme du houppier et l'élargir pour promouvoir la fructification dans les placettes de densité supérieure à 400 arbres à l'hectare ;
- contrôler le couvert arbustif dans les parcelles où il est abondant dépassant 17 tonnes/ha (sous transmis supérieur à 20% ce qui correspond à une densité de la strate arborée inférieure ou égale à 500arbres/ha) en vue de diminuer leur compétition avec les jeunes plants, par coupe manuelle, arrachage, ou pâturage contrôlé (McDonald et Fiddler 1993).
- scarification du sol et diminution des couches de la litière (au-dessous de 3cm ce qui correspond à une biomasse au-dessous de 2,9 t /ha) pour préparer des lits de germination lorsqu'une bonne année semencière est prévue en vue d'augmenter le contact entre les graines et le sol minéral ;
- contrôle des récoltes illicites, du fait qu'une grande partie des graines n'intervient pas dans le processus de régénération à cause de la récolte effectuée chaque année dans les pinèdes par les habitants.

IV. 5 Analyse critique

Notre étude donne des informations importantes qui serviront de base pour les gestionnaires dans le contexte d'améliorer la croissance, la production fructifère et la préparation des sites pour une éventuelle régénération naturelle tout en partant de la quantification d'une seule ressource qui est la lumière.

Cependant, sous climat méditerranéen caractérisé par des changements climatiques sévères durant le cycle végétatif (pluviométrie importante en hiver et sécheresse estivale accrue en été), il est nécessaire de prendre en compte la quantification de la teneur en eau du sol/ la

pluviométrie qui pourront être une source de compétition entre les différentes strates de la végétation entravant certains processus de régénération naturelle (fructification, germination et croissance).

L'absence d'effet d'arbustes sur la régénération naturelle du Pin pignon dans notre étude reste encore ambiguë. Un facteur important qui semble être explicatif de l'absence d'arbustes, est le surpâturage et qui nécessite d'être quantifié.
Néanmoins, sous climat méditerranéen le couvert arbustif joue le rôle de nurse (facilitation) pour les jeunes semis en diminuant la température à la surface des sols, en réduisant les pertes d'eau par évapotranspiration et en formant un refuge contre la prédation. Cette approche nécessite d'être confirmée par une nouvelle expérimentation en faisant varier le couvert arbustif (forte densité) et en quantifiant la survie et la mortalité des jeunes semis sur une période plus étendue.

L'évaluation de la croissance, la fructification et la régénération naturelle dans nos expérimentations reste limitée de point de vue échantillonnage et informations disponibles (intensité et périodicité des éclaircies, intensité du surpâturage) d'où une nécessité de créer des dispositifs expérimentaux en faisant varier l'âge, la densité, les pratiques sylvicoles et en tenant compte de deux facteurs importants dont souffre les forêts de Pin pignon en Tunisie : le surpâturage et les récoltes illicites des cônes et en essayant de les contrôler par des mises en défens et des clôtures afin d'avoir une base solide permettant de mettre à la disposition des gestionnaires un plan d'aménagement adéquat et valable à long terme.

Dans l'expérimentation sous serre analysant l'effet allélopathique de la litière, il serait intéressant d'identifier la composition chimique du jus utilisé, par chromatographie par exemple, afin de vérifier la présence ou non de composés ayant des propriétés allélopathiques avérées.

REFERENCES

REFERENCES

A

Abrams, M.D., Dickmann, D.I., 1982. Early revegetation of clear-cut and burned jack pine sites in northern lower Michigan. *Canadian Journal of Botany* 60: 946–954.

Acherar, M., Lepart, J., Debussche, M., 1984. La colonisation des friches par le pin d'Alep (Pinus halepensis) en Languedoc méditerranéen. Acta Oecologica. *Oecologia Plantarum* 5:179-189.

Adam, B., Benoit, J.C., Sinoquet, H., Balandier, P., Marquier, A., 2006. PiafPhotem – Software to threshold hemispherical photographs. Version 1.0, UMR PIAF INRA-UBP, Clermont-Ferrand – ALLIANCE VISION, Montélimar, France.

Adam, B., Sinoquet, H., Balandier, P., Marquier, A., 2008. PiafLA – Software to calculate transmitted light by canopies. Version 1.0, UMR PIAF INRA-UBP, Clermont-Ferrand, France.

Agrimi, M., Ciancio, O., 1993. Le Pin pignon (*Pinus pinea* L.). Silva Mediterranea. p155. Rome (Italy).

Ahlgren, C. E., Alhlgren, I. F., 1981. Some effects of different forest litters on seed germination and growth. *Canadian Journal of Forest Research* 11: 710-714.

Ahmed, Y. A., 2000. Acacia seyal Del. And Acacia mellifera (Vahl) Benth. Nursery establishment. M. Sc. Thesis, University of Khartoum, Sudan.

Aloui, A., 1988. Sylviculture du Pin pignon en Tunisie. I.S.P. deTabarka. Rept. FAO-Silva Mediterranea: Réseau "Pin pignon".

Alpuim, M., 1989. Perspectivas actuais para o melhoramento daPinus pinea L. I.N.I.A., Portugal.

Amjad, M., Anjum, M. A., 2002. Effect of relative humidity and ageing period on the quality of Onion seed. *International Journal of Agriculture and Biology* 2: 291-296.

Ammannati, R., 1989. Primi studi sul determinismo genetico del carattere "guscio fragile" dei semi in Pinus pinea L. Annali. Accademia italiana di scienze forestali. 38: 143-163.

Ammer, C., Wagner, S.,2002. Problems and options in modelling fine-root biomass of single mature Norway spruce trees at given points from stand data. *Canadian Journal of Forest Research* 32 : 581-590.

Amritphale, D., Iyengar, S., Sharma, R.K., 1989. Effect of light and storage temperature on seed germination in Hygrophila auriculata (Schumach.) Haines. *Journal of Seed Technology* 13: 39-43.

Anthelme, F., Michalet, R., 2009. Grass-to-tree facilitation in an arid grazed environment (Air Mountains, Sahara). *Basic and Applied Ecology* 10: 437-446.

Ares, A., Berryman, S.D., Puettmann, K.J., 2009. Understory vegetation response to thinning disturbance of varying complexity in coniferous stands. *Applied Vegetation Science* 12: 472-487.

Armas, C., Pugnaire, F.I., 2009. Ontogenetic shifts in interactions of two dominant shrub species in a semi-arid coastal sand dune system. *Journal of Vegetation Science* 20: 535-546.

Arnott, J.T., 1973. Germination and seedling establishment. Dans Proceeding of Direct Seeding symposium, sept. Éd. J.H. Cayford. Service canadien des forêts, publication no. 1339, pp. 55-66.

Ashraf, M., Zafar, R., Ashraf, M. Y., 2003. Time-course changes in the inorganic and organic components of germinating sunflower achenes under salt (NaCl) stress. *Flora* 198: 26-36.

Atkinson, G. T., Haavisto V. F., 1996. Intermediate crown class black spruce cones have more seeds. Page 4 in Great Lakes Forest Research Centre, Minister of Supply and Services Canada, Ottawa, ON.

Aussenac, G., 2000. Interactions between forest stands and microclimate: ecophysiological aspects and consequences for silviculture. *Annals of Forest Science* 57: 287-301.

Austerlitz, F., Brachet, S., Couvet, D., Frascaria-Lacoste, N., Jung-Muller, B., Kremer, A. et Streiff, R., 1999. Flux génétiques chez les arbres forestiers. Synthèse bibliographiques.

Awada, T., Radoglou, K., Fotelli, M.N., Constantinidou, H.I.A., 2003. Ecophysiology of seedlings of three Mediterranean pine species in contrasting light regimes. *Tree Physiology* 23: 33-41.

B

Bahuguna, V. K., Pyare, L. A. L., 1992. Standardization of nursery techniques of Celtis australis Linn. Under Dehra Dun climatic conditions. Van Vigyar 30: 5-9.

Bailey, J.D., Mayrsohn, C., Doescher, P.S., St. Pierre, E., Tappeiner, J.C. 1998. Understory vegetation in old and young Douglas-fir forests of western Oregon. *Forest Ecology and Management* 112: 289-302.

Bailey, J.D., Covington, W.W., 2002. Evaluating ponderosa pine regeneration rates following ecological restoration treatments in northern Arizona, USA. *Forest Ecology and Management* 155: 271-278.

Baker, A.C., Murray, B. R., 2010. Relationships between leaf litter traits and the emergence and early growth of invasive Pinus radiate seedlings. *Weed Research*. 50, 586-596.

Balandier, P., Collet, C., Miller, J.H., Reynolds, P.E., Zedacker, S.M., 2006a. Designing forest vegetation management strategies based on the mechanisms and dynamics of crop tree competition by neighboring vegetation. *Forestry* 79: 3-27.

Balandier, P., Sonohat, G., Sinoquet, H., Varlet-Grancher, C., Dumas, Y., 2006b. Characterization, prediction and relationships between different wavebands of solar radiation transmitted in the understory of even-aged oak (Quercus petraea, Q. robur) stands. *Trees* 20: 363-370.

Balandier, P., Sinoquet, H., Frak, E., Giuliani, R., Vandame, M., Descamps, S., Coll, L., Adam, B., Prévosto, B., Curt, T., 2007. Six-year time course of light-use efficiency, carbon gain and growth of beech saplings (Fagus sylvatica) planted under a Scots pine (*Pinus sylvestris*) shelterwood. *Tree physiology* 27: 1073-1082.

Barbeito, I., Pardos, M., Calma, R., Caňellas, I., 2008. Effect of stand structure on Stone pine (*Pinus pinea* L.) regeneration dynamics. *Forestry* 81: 617-629.

Barbeito, I. S., 2009. Structure and natural regeneration in Iberian Pine forests implications for management. Thesis. Universidad Politecnica de Madrid. 166p.

Baronio, P., Butturini, A., 1988. Gli insetti nocivi al bosco. Monti e Boschi (Le schede) 39: 1-13.

Barrera, F. L., Espinosa, M. G., 2001. Influence of litter on emergence and early growth of *Quercus rugosa*: a laboratory study. *New Forest* 21: 59-70.

Baskin, C. C., Baskin, J. H., 1999. Seeds Ecology, biogeography and evolution of dormancy and germination. San Diego, Academic Press.

Beckage, B., Clark, J.S., 2003. Seedling survival and growth of three forest tree species: the role of spatial heterogeneity. *Ecology* 84 : 1849–1861.

Beckers, B., 1972. Facteurs influençant la production de graines chez le Douglas. *Bull. Soc. Roy. For. De Belgique* 4: 253-261.

Becker, M., Bennett, P., 1980. Propriétés allélopathiques d'une graminée forestière: la grande Fétuque (*Festuca silvatica* Vill.). In : Comptes rendus 6e colloque international sur l'Écologie et la Biologie des Mauvaises Herbes, Comptes rendus Columa-Ewrs 2 : 451–460.

Becker, M., 1984. Propriétés allélopathiques de Molinia cærulea L. Moench et de Carex brizoïdes L. Influence sur la germination et sur la croissance de Lepidium sativum L. In : 7e Colloque international Columa EWRS, Paris. Tome 1 : 201-207.

Becker, M., Drapier, J., 1984. Rôle de l'allélopathie dans les difficultés de régénération du Sapin (Abies alba Mill.) I. Propriétés phytotoxiques des hydrosolubles d'aiguilles de Sapin. *Acta Oecologica Oecologia Plantarum* 5: 347-356.

Becker, M., Drapier, J., 1985. Rôle de l'allélopathie dans les difficultés de régénération du Sapin (*Abies alba* Mill.) II. Étude des lessivats naturels de feuillage, de litière et d'humus. *Acta Oecologica Oecologia Plantarum* 6: 31-40.

Begon, M., Harper, J. L., Townsend, C. R., 1990. Ecology: Individuals, Populations and Communities. Blackwell Scientific Publications. 945p.

Begon, M., J. L. Harper, J. L., Townsend, C. R., 1996. Ecology: Individual, Populations and Communities. 3erd. ed. Blackwell Scientific, Oxford, England.

Belkhouja, A., 2001. Evaluation et modélisation de la fructification du Pin pignon (*Pinus pinea* L.) au nord de la Tunisie. Mémoire du diplôme d'ingénieur. Ecole Nationale Forestière d'Ingénieurs. 79p.

Bell, G., 2001. Ecology: neutral macroecology. *Science*. 293: 2413-2418.

Belsky, A. J. 1994. Influences of trees on savanna productivity: tests of shade, nutrients, and tree–grass competition. *Ecology* 75: 922-932.

Ben Jamâa, M.L., Jerraya, A., Lieutier, F., 2000. Les Scolutes de pins en Tunisie. Annales de l'INRGREF : 27-39.

Ben M'hamed, M., Abid, H., Ben Jamâa, M.L., 2002. La subéraie tunisienne: Importance et orientation pour une gestion durable. Colloque Vivexpo. IML.

Bergsten, U., 1987. Incubation of *Pinus sylvestris* (L.) and *Picea abies* (L.) Karst. seed at controlled moisture content as an invigoration step in the IDS method. Umea, Sweden: Swedish University of Agricultural Sciences, Department of Silviculture. 98 p. Ph.D. dissertation.

Berjaoui, A., 1952. La distribution des essences forestières au Liban. *Revue Forestière Française* 4: 833-837.

Bertness, M.D., Callaway, R., 1994. Positive interactions in communities. Trends in Ecology and Evolution 5: 191-193.

Bewley, J. D., Black, M., 1994. Seeds: Physiology of development and germination. New York, 2nd Plenum Press.

Bigot, A., Floret, C., Guillerm, J.L., Jacquinet, J.C., Soler, A., 1965. Carte phyto-Ecologique de la Tunisie Septentrionale; FeuilleII: Bizerte-Tunis; C.E.P.E. Montpellier.

Boncompagni, T., 1952. Alcune ricerche sulla biologia dei semi di *Pinus pinea* L. Tesi di Laurea. Ist Selvicoltura, Università di Firenze.

Bong-Seop, K., 1992. Effect of pine allelochemicals on selected species in Korea. In: Rizvi, S. J. H., Rizvi, V. (Eds.), Allelopathy: Basic and Applied Aspects. Chapman et Hall, London, pp. 204-241.

Bonnet-Masimbekt, 1975. Influence de la température d'extraction sur la germination et la conservation des graines de Pin maritime. *Revue Forestière Française* (sous presse).

Boydak, M., Dirik, H., Tilki, F., Calikoglu, M., 2003. Effects of water stress on germination in six provenances of Pinus brutia seeds from different bioclimatic zones in Turkey. *Turkish Journal of Agriculture Forestry* 27: 91-97.

Boyer, W.D., 1974. Longleaf pine cone production related to pollen density. In Proceedings colloquium 3Seed yield from Southern pine seed orchads", Macon, Georgia, USA, April 2-3, J. Kraus (Ed), published by Georgia Forest Research Council, 8-14.

Bramlett, D L, Hutchinson J G, 1964. Estimating sound seed per cone in shortleaf pine. Note SE-18. USDA Forest Service. 4p.

Bramlett, D. L., 1974. Seed potential and seed efficiency: In Seed Yield from Southern Pine Seed Orchards Colloquium Proc. John Kraus(Ed). P.1-7. Ga. For. Res. Counc., Macon, Ga.

Bramlet, D. L., 1977. Efficiency of seed production in Southern pine seed orchards. In Proc. 13th lake states forest tree improvement conference, August 17-18, St Paul, MN, USA, USDA For. Serv., 17-25.

Bran, D., Lobreaux, O., Maistre, M., Perret, P., Romane, F., 1990. Germination of Quercus ilex and Quercus pubescens in a Quercus ilex coppice. Long-term consequences. *Vegetatio* 87: 45-50.

Broncano, M. J., Riba, M., Retana, J., 1998. Seed germination and seedling performance of two Mediterranean tree species, holm oak (Quercus ilex L.) and Aleppo pine (Pinus halepensis Mill.): a multifactor experimental approach. *Vegetatio* 138: 17-26.

Bronstein, J. L., 1994. Conditional outcomes in mutualistic interactions. *Trends in Ecology and Evolution* 9: 214-217.

Brooker, R.W., Callaghan, T.V., 1998. The balance between positive and negative plant interactions and its relationship to environmental gradients: a model. *Oikos* 81: 196-349.

Brooker, R.W., Travis, J. M. J., Clark, E.J., Dytham, C., 2007. Modelling species range shifts in a changing climate: the impacts of biotic interactions, dispersal distance and the rate of climate change. *Journal of Theoretical Biology* 245: 59–65.

Bouvarel, P., 1950. Les principales essences forestières du Liban.Revue Forestière Française, 2: 323-332.

Brumelis, G., Carleton, T.J., 1989. The vegetation of post-logged black spruce lowlands in central Canada. II. Understorey vegetation. *Journal of Applied Ecology* 26: 321–339.

Bruno, J.F., Stachowicz, J.J., Bertness, M.D., 2003. Inclusion of facilitation into ecological theory. *Tree* 18: 119-125.

Bullok, J.M., 2000. Gaps and seedling colonization. In Fenner, M. (Ed.) Seeds: The ecology of seeds regeneration in plant communities. Trowbridge: CAB International. pp. 375-395.

Burt-Smith, J. P., Tilman, D., 2003. Seedling resistance to herbivory as a predictor of relative abundance in a synthesised prairie community. *Oikos* 101: 345-353.

C

Cabanettes, A., Rapp, M., 1981. Biomasse, minéralomasse et productivité d'un écosystème à Pins pignons (*Pinus pinea* L.) du littoral méditerranéen. 3. Croissance. Acta Oecologica. *Oecologia Plantarum* 16: 121-136.

Caccia, F.D., Ballaré, C.L., 1998. Effects of tree cover, understory vegetation, and litter on regeneration of Douglas-fir (*Pseudotsuga menziensii*) in southwestern Argentina. *Canadian Journal of Forest Research* 28: 683-692.

Cahill, J.F., 1999. Fertilization effects on interactions between above- and belowground competition in an old field. *Ecology* 80: 466-480.

Callaway, R.M., 1995. Positive interactions among plants. The Botanical Review 61: 306-349.

Callaway, R.M., Walker, L.R., 1997. Competition and facilitation: a synthetic approach to interactions in plant communities. *Ecology* 78: 1958–1965.

Callaway, R.M., 2007. Positive Interactions and Interdependence in Plant Communities. Springer, Dordrecth, The Netherlands, 415p.

Calama, R., Cañadas, N., Montero, G., 2003. Inter-regional variability in site index models for even-aged stands of stone pine (*Pinus pinea* L.) in Spain. Annals of Forest Science 60: 259-269.

Calama, R, and Montero, G, 2005. Cone and seed production from stone pine (*Pinus pinea* L.) stands in Central Range (Spain). *European Journal of Forest Research* 126: 23-35.

Calama, R., Montero, G., 2007. Cone and seed production from stone pine (*Pinus pinea* L.) stands in Central Range (Spain). *European Journal of Forest Research* 126: 23-35.

Calama, R., Gordo, J., Mutke, S., Montero, G., 2008. An empirical ecological-type model for predicting stone pine (*Pinus pinea* L.) cone production in the Northern Plateau (Spain). *Forest Ecology and Manage*ment 255: 660-673.

Calama, R, Mutke, S, Tomé, J, Gordo, J, Montero, G., Tomé, M, 2011. Modelling spatial and temporal variability in a zero-inflated variable: the case of stone pine (*Pinus pinea* L.) cone production. *Ecological Modelling* 222: 606-618.

Canadian Tree Improvement Association, 2001. Tree Seed Working Group, May n° 33, 26p.

Cappelli, M., 1958. Note preliminari sulla produzione individuale di strobili in *Pinus pinea* L. Italia Forestale e Montana 5: 181-203.

Castellani, C., 1978-79. Studio sull'incremento diametrico stagionale delle più importanti specie forestali che popolano iboschi italiani. Annali Istituto Sperimentale Assestamento e Alpicoltura, Vol. 7. Trento.

Castro, J., Gomez, J. M., Garcia, D., Zamora, R., Hódar, J. A., 1999. Seed predation and dispersal in relict Scots pine forests in southern Spain. *Plant Ecology* 145: 115-123.

Castro, J., Zamora, R., Hódar, J.A., Gómez, J.M., 2002. The use of shrubs as nurse plants: a new technique for reforestation in Mediterranean mountains. *Restoration Ecology* 10: 297-305.

Castro, J., Zamora, R., Hódar, J.A., Gómez, J. M., Gómez-Aparicio, L., 2004. Benefits of using shrubs as nurse plants for reforestation in Mediterranean mountains: a 4-year study. *Restoration Ecology* 12: 352–58.

Castro, J., Zamora, R., Hódar, J.A., Gómez, J.M., 2005. Ecology of seed germination of *Pinus sylvestris* L. at its southern, Mediterranean distribution range. *Investigación Agraria: Sistemas y Recursos Forestrales* 14: 143-152.

CEMAGREF et l'ONF. 1987. Les vergers à graines du lot et du TARN.

Chambers, J. C., 1995. Relationships between fates and seedling establishment in an alpine ecosystem. *Ecology* 76: 2124-2133.

Chapin, F. S., Walker, L. R., Fastie, C. L., Sharman, L. C., 1994. Mechanisms of primary succession following deglaciation at Glacier Bay, Alaska. *Ecological Monographs* 64:149–175.

Chase, J.M. and Leibold, M.A., 2003. Ecological Niches. Chicago University Press, Chicago.

Chabaud, L., Nicolas, L., 2009. Guide des sylvicultures. Pineraies des plaines du Centre et du Nord-Ouest. Office National des Forêts (France), 399 p.

Chen, H. Y. H., 1997. Interspecific responses of planted seedlings to light availability in interior British Columbia, survival, growth, allometric, and specific leaf area. *Canadian Journal of Forest Research* 27: 1383-1393.

Chesson, P., 2000. Mechanisms of maintenance of species diversity. *Annual Review of Ecology and Systematics* 31: 343–366.

Chung, I. M., Miller, D. A., 1995. Differences in autotoxicity among seven Alfalfa Cultivars. *Agronomy Journal* 87: 596-600.

Ciancio, O., 1968. Tavola cormometrica del pino domestico di Piazza Armerina cresciuto in fustaia coetanea. L'Italia Forestale e Montana 23:136-143.

Ciancio, O., Cutini, A., Mercurio, R., Veracini, A., 1986. Sullastruttura della pineta di pino domestico di Alberese. AnnaliIstituto Sperimentale per la Selvicoltura, Arezzo. 17:169-236.

Clark, J.S., Beckage, B., Camill, P., Cleveland, B., HilleRisLambers, J., Lichter, J., Mclachlan, J., Mohan, J., Wyckoff, P., 1999. Interpreting recruitment limitation in forests. *American Journal of Botany* 86: 1-16.

Clary, W.P., Kruse, W.H., Larson, F.R. 1975. Cattle grazing and wood production with different basal areas of ponderosa pine. *Journal of Range Management* 28: 434–437.

Clary, W.P., 1988. Silvicultural systems for forage production in ponderosa pine forests. In Ponderosa pine: the species and its management. Symposium proceedings. Edited by D.M. Baumgartner and J.E. Lotan. Washington State University Press, Pullman, Wash. pp. 185-191.

CNT-DGF-DGRST. 2005. 2ème Inventaire Forestier et Pastoral National. Résultats de l'Inventaire Forestier sur l'échelon de Jendouba.

Coates, K.D., 2000. Conifer seedlings response to northern temperate forest gaps. *Forest Ecology and Management* 127: 249-269.

Coll, L, Balandier, P., Picon-Cochard, C., Prévosto, B., Curt, T., 2003. Competition for water between beech seedlings and surrounding vegetation in different light and vegetation composition conditions. *Annals of Forest Science* 60: 593-600.

Coll, L., Balandier, P., Picon-Cochard, C., 2004. Morphological and physiological responses of beech seedlings to grass-induced belowground competition. *Tree Physiology* 24: 45–54.

Collet, C., Ningre, F., Frochot, H., 1998. Modifying the microclimate around young oaks through vegeta-tion manipulation : Effects on seedling growth and branching. *Forest Ecology and Management* 110: 249-262.

Collet, C., Frochot, H., Ningre, F., 1999. Développement de jeunes chênes soumis à une compétition souterraine. *Revue forestière française* 51: 298-308.

Collis-George, N., Sands, J. E., 1959. The control of seed germination by moisture as a soil physical property. *Australian Journal of Agriculture Research* 10: 628-636.

Coomes, D. A., Grubb, P. J., 2003. Colonization, tolerance, competition and seed-size variation within functional groups. *Trends in Ecology and Evolution* 18:283-291.

Copeland, L. O., McDonald, M. B., 2001. Principles of seed science and technology. Fourth Edition. Kluwer Academic Publishers, 467 p.

Corcket, E., Callaway, R.M., Michalet, R., 2003. Insect herbivory and grass competition in a calcareous grassland: results from a plant removal experiment. *Acta Oecologica* 24: 139-146.

Craine, J. M., 2005. Reconciling plant strategy theories of Grime and Tilman. *Journal of Ecology* 93:1041-1052.

Crawley, M., 1986. The structure of plant communities. In M. Crawley (Ed.). Plant Ecology. Blackwell, London, United Kingdom.

Critchfield, W.B., Little, E.L., 1966. Geographic distribution of the Pines of the world. - U.S. Dept. Agric. Forest Service. Miscell. Publ. 991.

D

Dangasuk, O. G., Panetsos, K. P., 2004. Altitudinal and longitudinal variations in Pinus brutia (Ten.) of Crete Island, Greece; some needle, cone and seed traits under natural habitats. *New Forest* 2: 269-284.

DeBarr, G. L., Ebel, B. H., 1974. Conelet abortion and seed damage of shortleaf and loblolly pines by a seedbug, Leptoglossus corculus. *Forest Science* 20:165-170.

Debazac, E. F., 1977. Manuel des Conifères. E.N.G.R.E.F. Nancy, pp. 172, 79 planches.

De Chantal, M., 2003. The effects of site and soil properties on the establishment and early development of *Pinus sylvestris* and *Picea abies* regenerated from seeds. Helsinki University, Department of Forest Ecology, Dissertation. ISBN 952-10-0992-6.

Dehlin, H., Nilsson, M.C., Wardle, D.A., Shevtsova, A., 2004. Effects of shading and humus fertility on growth, competition, and ectomycorrhizal colonization of boreal forest tree seedlings. *Canadian Journal of Forest Research* 34: 2573-2586.

De Jong, T. J., Klinkhamer, P. G. L., 1988. Seedling establishment of the biennials Cirsium vulgare and Cynoglossum officinale in a sand-dune area: the importance of water for differential survival and growth. *Journal of Ecology* 76: 393–402.

Delagrange, S., Messier, C., Lechowicz, M. J., Dizengremel, P., 2004. Physiological, morphological and allocational plasticity in understory deciduous trees: importance of plant size and light availability. *Tree physiology* 24: 775-784.

Deleuze, C., 1996. Pour une dendrométrie fonctionnelle: Essai sur l'intégration de connaissances écophysiologiques dans les modèles de production ligneuse. Thèse de Doctorat. Université Claude-Bernard, Lyon I.

Del Moral, R., Cates, R. G., 1971. Allelopathic potential of the dominant vegetation of western Washington. *Ecology* 52: 1030-1037.

Démolis, C., 1996. Conduite de la flore d'accompagnement dans une plantation de Chêne sessile. Bulletin d'information ONF STIR-Est, n° 5. pp. 58-66.

Den Dulk, J.A., 1989. The interpretation of remote sensing, a feasibility study. Ph.D. Thesis, Wageningen University, The Netherlands, 189 p.

De Philippis, A., 1957-58. Pinete di pino domestico. In Lezioni di Selvicoltura speciale. pp. 186-197. Università di Firenze.

Dimanche, P. 1988. Rapport de consultation sur l'étude des milieux des reboisements à effectuer dans le cadre du Projet de Développement Forestier. Direction Générale des Forêts.

Dinus, R.J., Yates III, H.O., 1975. Protection of seed orchards, In seed orchads, R. Faulkner (ed), Forestry Commission Bulletin n° 54, 58-71.

Djaziri, A., 1971. Étude stationnelle du Pin pignon en Italie. I.N.R.F., Tunisie, Variete scientifique. n. 9, pp. 94.

Dormont, L., Roques, A., Trosset, L., 1996. Insect damage to cones and other mortality factors limiting natural regeneration potential of Swiss stone pine (*Pinus cembra* L.) in the northern French Alps. Annals of Forest Science 53: 153-158.

Dreyfus, P., 1984. Substitutions deflore après entretien chimique dans les reboisements du quart Nord-Est de laFrance. Nancy: Université Nancy I; Champenoux: CNRF. 76 p. (DEA).

Du Boullay, Y., 1986. Guidepratique du désherbage et du débroussaillement chimiques. Paris: IDF, 226 p.

Duncan, R. S., Linhoss, J. E., 2005. Regeneration of Virginia pine (*Pinus virginiana*) following southern pine beetle (*Dendroctonus frontalis*) outbreak in the Sipsey Wilderness, Albama. *Forest Ecology and Management* 212: 65-74.

Duplat, P., Perotte, G., 1983. Inventaire et estimation de l'accroissement des peuplements forestiers. Rapport ONF. Montpellier. 432pp.

E

Ebel, B.H. 1974. Cone and seed insects of shortleaf and loblolly pines in the Georgia Piedmont, *In* Seed yield from Southern pine seed orchards, Macon, Georgia, USA, April 2-3, Kraus (ed). *Georgia Forest Resaerch Council* 26-33.

Edwards, D.G.W., 1986. Cone predictrion, collection, and processing. In Proceedings Conifer tree seed in the inland mountain west symposium, Missoula, Montana, USA, August 5-6, 1985, R.C. Shearer (ed), USDA., Forest Service, General technical report INT 203: 78-102.

Ehrlen, J., Munzbergova, Z., Diekmann, M., Eriksson, O., 2006. Long-term assessment of seed limitation in plants: results from an 11-year experiment. *Journal of Ecology* 94: 1224-1232.

EIG, A., 1931. Les éléments et les groupes phytogéographiques auxiliaires dans la flore palestinienne. Dahlem bei Berlin.

El Khorchani, A. The *Pinus pinea*. Forests in Tunisia. AGORA, International Scientific Workshop on adaptating Mediterranean forests to climate change: Genitics/ Economics/ Management. Participatory and adaptative forest management decision models. 30 September - 3 October 2010. Tunisia (Hammamet).

Ellsworth, J. W., Harrington, R. A., Fowness, J. H., 2004. Seedling emergence, growth, and allocation of oriental bittersweet: effects of seed input, seed bank, and forest floor litter. *Forest Ecology and Management* 190: 255-264.

Emberger, L., 1955. Une classification biogéographique des climates. Rec. Tra.Fac. Sci. Montpellier Bot. 7: 3-43.

Escudero, A., Barrero, S., Pita, J. M., 1997. Effects of high temperatures and ash on seed germination of two Iberian pines (*Pinus nigra* ssp. Salzmanni, *P. sylvestris* var. iberica). *Annals of Forest Science*. 54: 553-562.

Escudero, A., Perez-Garcia, F., Luzuriaga, A. K., 2002. Effects of light, temperature and population variability on the germination of seven Spanish pines. *Seed Sciences of Research* 12: 261-271.

Eskelinen, A., Virtanen, R., 2005. Local and regional processes in low-productive mountain plant communities: the roles of seed and microsite limitation in relation to grazing. *Oikos* 110: 360-368.

F

Facelli, J.M., Pickett, S.T.A., 1991a. Indirect effects of litter on woody seedlings subject to herb competition. *Oikos* 62: 129-138.

Facelli, M.J., Pickett, S.T.A., 1991. Plant litter: light interception and effects on an old-field plant community. *Ecology* 72: 1024–1031.

Fady, B., Fineschi, S., Vendramin, G. G., 2004. Euforgen Technical guidelines for genetic conservation and use for Italian stone pine (*Pinus pinea*). International Plant Genetic Resources Institute, Rome, Italy.6pp.

Fajardo, A., Goodburn, J. M., Graham, J., 2006. Spatial patterns of regeneration in managed uneven-aged ponderosa pine/Douglas-fir forests of Western Montana, USA. *Forest Ecology and Management* 223: 255-266.

Fallour, D., Fady, B., Lefevre, E.F., 1997. Study on isozyme variation in *Pinus pinea* L.: Evidence for low polymorphism. *Silvae genitica* 46: 201-207.

Farmer, R.E., Charrette, P., Searle, I. E., Trajan, D. P., 1984. Interaction of light, temperature and chilling in the germination of black spruce. *Canadian Journal of Forest Research* 14: 131-133.

Feinbrun, N., 1959. Spontaneous Pineta in the Lebanon. Bullettin of Resources Council of Israel 7:132-153.

Felippe, G.M., 1978. Estudos de germinacao, crescimento e floracao de Bidens pilosa L. *Revista do Museo Paulista* 25: 183-217.

Fenner, M., Kitajima, K., 1999. Seed and seedling ecology. In: Pugnaire, F.I., Valladares, F. (Eds.), Handbook of Functional Plant Ecology. Marcel Dekker, New York, pp. 589-622.

Fernandez, C. B., Lelong, B., Vila, J.P., Mevy, C., Robles, S., Greff, S., Dupouyet, A., Bousquet-Mélou, A., 2006. Potential allelopathic effect of *Pinus halepensis* in the secondary succession: an experimental approach. *Chemoecology* 16: 97-105.

Fernandez, C., Voiriot, S., Mévy, J. P., Vila, B., Ormeňo, E., Dupouyet, S., Bousquet-Mélou, A., 2008. Regeneration failure of *Pinus halepensis* Mill: The role of autotoxicity and some abiotic environmental parameters. *Forest Ecology and Management* 255: 2928-2936.

Ferrari, L., 1950. Alcune ricerche sulla biologia dei semi di *Pinus pinea* L. *Pinus halepensis* Mill. Tesi di Laurea. Ist. Selvicoltura. Università di Firenze.

Filigheddu, P., 1962. Contributo allo studio degli apparati radicali di *Pinus pinea* L. nelle sabbie dunose del litorale settentrionale sardo. Studi Sassaresi. Annali Fac. Agr. Univ. Sassari, 10: 1-18.

Fleming, R.L., Mossa, D.S., 1994. Direct seeding of black spruce in north western Ontario: Seedbed relationships. *Forestry Chronicle* 70: 151 -1 58.

Fletcher, A.M., 1992. Flower, fruit and seed development and morphology. In seed manualfor forest trees, A.G.Gordon (ed), London, Forestry Commission, bulletin 83: 59-70.

Floret, C., Guillerm, J.L., Jacquinet, J.C., Soler, A., 1965. Carte Phyto-Ecologique de la Tunisie Septentrionale ; Feuille III : Tabarka-Souk El Arba ; C.E.P.E. Montpellier.

Forrester, D.I., Vanclay, J.K., Forrester, R.I., 2011. The balance between facilitation and competition in mixtures of Eucalyptus and Accacia changes as stands develop. *Oecologia* 166: 265-272.

Foster, B. L., 1999. Establishment, competiton and the distribution of native grasses among Michigna old-fields. *Journal of Ecology* 87: 476-489.

Foster, B. L., Tilman, D., 2003. Seed limitation and the regulation of community structure in oak savanna grassland. *Journal of Ecology* 91: 999-1007.

Fotelli, M.N., Gessler, A., Peuke, A.D., Rennenberg, H., 2001. Drought affects the competitive interactions between *Fagus sylvatica* seedlings and an early successional species, *Rubus fruticosus*: responses of growth, water status and $\delta^{13}C$ composition. *New Phytology* 151: 427-435.

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, response of amino acids and other N compounds. *Plant Biology* 4: 311-320.

Fowler, N.L., 1988. What is a safe site? Neighbor, litter, germination date, and patch effects. *Ecology* 69 :947-961.

Francini, E., 1958. Ecologia comparata di *Pinus halepensis* Mill., *Pinus pinaster* Sol. e *Pinus pinea* L. sulla base del comportamento del gametofito femminile. *Annali Accademia Italiana di ScienzeForestali, Firenze*. 7: 107-173.

Franco, A.C., Nobel, P.S., 1989. Effect of nurse plants on the microhabitat and growth of cacti. *Journal of Ecology* 77: 870-886.

Friedman, J., 1995. Allelopathy, autotoxicity, and germination. In: Kigel J., Galili G. (Eds.) Seed development and germination. New York, Marcel Dekker, pp 629-644.

Frochot, H., Picard, J.F., Dreyfus, P., 1986. La Végétation herbacée, obstacle aux plantations. Revue forestière française, vol.38, n° 3 spécial. Production des plants forestiers et plantations, pp. 271-279.

Fuentes, E. R., Otaiza, R. D., Alliende, M.C., Hoffman, A., Poiani, A., 1984. Shrub clumps of the Chilean matorral vegetation: structure and possible maintenance mechanisms. *Oecologia* 62: 405–411.

G

Gallet, C., 1994. Allelopathic potential in billberry-spruce forests: influence of phenolic compounds on spruce seedlings. *Journal of Chemical Ecology* 20:1009–1024.

Ganatsas, P., Tsakaldimi, M., Thanos, C., 2008. Seed and cone diversity and seed germination of Pinus pinea in Strofylia site of the Natura 2000 Network. *Biodivers Conserv* 17: 2427-2439.

Ganatsas, P.P., Tsakaldimi, M.N., 2007. Effect of light conditions and salinity on germination behaviour and early growth of umbrella pine (*Pinus pinea* L.) seed. *Journal of Horticultural Science and Biotechnology* 82: 605-610.

Ganatsas, P., Tsakaldimi, M., Thanos, C., 2008. Seed and cone diversity and seed germination of *Pinus pinea* in Stofylia site of the Natura 2000 Network. *Biodiversity and Conservation* 17: 2427-2439.

Garchi, S., Ben Mansoura, A., 1999. Influence de l'ombrage sur la structure et l'accroissement du pin d'Alep à Jbel Mansour. Annales de l'INRGREF 3 : 89-102.

García, D.R., Zamora, J.A., Hódar, J.M., Gómez, L. Castro, J.R., 2000. Yew (*Taxus baccata* L.) regeneration is facilitated by fleshy-fruited shrubs in Mediterranean environments. *Biological Conservation* 95: 31-38.

Garcia, E.R., Bravo, F., Spies, T. A., 2011. Effects of overstory canopy, plant-plant interactions and soil properties on Mediterranean maritime pine seedling dynamics. *Forest Ecology and Management* 262: 244-251.

Garcia-Fayos, P., Garcia-Ventoso, B., Cerda, A., 2000. Limitations to plant establishment on eroded slopes in south-eastern Spain. *Journal of Vegetation Science* 11: 77-86.

García-Salmerón, J., 1995. Manuel de repoblaciones forestales. Escuela Técnica Superior de Ingenieros de Montes, Madrid, Spain.

Garnett, E., Jonsson, L.M., Dighton, J., Murnen, K., 2004. Control of pitch pine seed germination and initial growth exerted by leaf litters and polyphenolic compounds. *Biology and Fertility of Soils* 40: 421-426.

Gaudio, N., 2009. Impact of adult trees on soil water content and consequences on regeneration. Rapport demission (COST-STSM-E47-4061), 6 p.

Gaudio, N., 2010. Interactions pour la lumière au sein d'un écosystème forestier entre les arbres adultes, les jeunes arbres et la végétation du sous-bois. Thèse de doctorat. Ecosystèmes forestiers. Université d'Orléans.

Gaudio, N., Balandier, P., Perret, S., Ginisty, C., 2011. Growth of understorey Scots pine (*Pinus sylvestris* L.) saplings in response to light in mixed temperate forest. *Forestry* 84: 187-195.

Gaussen, H., 1960. Les gymnospermes actuels et fossiles. Trav.Lab. Forest. Toulouse 2:1. sect.6. Genre Pinus, 272 p., Toulouse.

Gaussen, H., Leroy, J.F., 1982. Précis de botanique. Tome 2 : Végétaux Supérieurs. Ed. Masson, Paris.

Gea-Izquierdo, G., Montero, G., Canellas, I., 2009. Changes in limiting resources determine spatio-temporal variability in tree-grass interactions. *Agroforestry Systems* 76: 375-387.

Gendron, F., Messier, C., Comeau, P.G., 2001. Temporal variations in the understorey photosynthetic photon flux density of a deciduous stand: the effects of canopy development, solar elevation, and sky conditions. *Agricultural and Forest Meteorology* 106: 23-40.

George, L.O., Bazzaz, F.A., 1999. The fern understory as an ecological filter: emergence and establishment of canopy-tree seedlings. *Ecology* 80: 833–845.

Gilliam, F.S., Turrill, N.L., 1993. Herbaceous layer cover and biomass in a young versus a mature stand of a central Appalachian hardwood forest. *Bulletin of the TorreyBotanical Club* 120: 445–450.

Giordano, E., 1967. Qualche osservazione sul l'ecologia del *Pinus pinea* L. Pubbl. Centro Sper. Agric. For., 9: 97-105. E.N.C.C., Roma.

Gnangle, P.C., 2005. Parcs à Karite (*Vitellaria paradoxa*) (Gaertn. C.f.) (*Sapotaceae*) au Benin: importance socio-culturelle, caractérisations morphologique, structurale et regeneration naturelle. DEA en aménagement et gestion des ressources naturelless (Agroforestrie). 113p.

Goldberg, D.E., Landa, K., 1991. Competitive effect and response: hierarchies and correlated traits in the early stages of competition. *Journal of Ecology* 79: 1013-1030.

Goldsmith, F. B. 1978. Interaction (competition) studies as a step toward the synthesis of sea cliff vegetation. Journal of Ecology 61: 819-829.

Gómez, L., Zamora, R., Hódar, J.A., Gómez, J.M. Castro, J., 2001a. Facilitation of tree seedlings by shrubs in Sierra Nevada (SE Spain): disentangling the mechanisms. In: Radoglou K (ed) Forest research: a challenge for an integrated European approach, Vol. 1. NAGREF, Forest Research Institute, Thessaloniki, Greece, pp 395-400.

Gómez. J.M., Hódar, J.A., Zamora, J., Castro, J., García, D., 2001 b. Ungulate damage on Scots pines in Mediterranean environments: effects of association with shrubs. *Canadian Journal of Botany* 79: 739-746.

Gómez-Aparicio, L. et al. 2004. Applying plant facilitation to forest restoration in Mediterranean ecosystems: a metaanalysis of the use of shrubs as nurse plants. *Applied Ecology* 14: 1128-1138.

Gómez-Aparicio, L., Gómez, J.M., Zamora, R., Boettinger, J.L., 2005a. Canopy vs. soil effects of shrubs facilitating tree seedlings in Mediterranean mountane ecosystems. *Journal of Vegetation Science* 16: 191-198.

Gómez-Aparicio, L., Valladares, F., Zamora, R., Quero, J.L., 2005b. Response of tree seedlings to the abiotic heterogeneity generated by nurse shrubs: an experimental approach at different scales. *Ecography* 28: 757-768.

Gonçalves, A., Pommerening, A., 2011. Spatial dynamics of cone production in Mediterranean climates: A case study of *Pinus pinea* L. in Portugal. In: *Forest Ecology and Management* 26: 83-93.

Gonnot, M., 1967. Notice détaillée de la carte phyto-écologique de la Tunisie Septentrionale. Echelle 1/200. 000, Feuilles II et III, *Annals INRAT* 40 : 136-139.

Gonzales-Vasquez, E., 1947. Selvicultura. Libro primero: Fundamentos naturales y especies forestales. Los bosques ibericos. Segunda edic. Editorial Dossat, S. A., Madrid.

Gorai, M., Tlig, T., Neffati M., 2009. Influence of water stress on seed germination characteristics in invasive Diplotaxis harra (Forssk.) boiss (Brassicaceae) in arid zone of Tunisia. *Journal of Phytology* 14: 249-254.

Gordo, F. J., Mutke, S., Gil, L., 2000. La producción de piña de Pinus pinea L. en los montes públicos de Vlladolid. Primer Simposio sobre el pino piñonero (*Pinus pinea* L.). Valladolid. 2: 269-277.

Greene, D.F., Johnson, E. A., 1999. Modelling recruitment of Populus tremuloides, *Pinus banksiana*, and *Picea mariana* following fire in the mixedwood boreal forest. *Canadian Journal of Forest Research* 29:462-473.

Greene, D.F., Johnson, E.A. 2004. Modelling the temporal variation in the seed production of North American trees. *Canadian Jurnal of Forest Research* 34: 65-75.

Griffith, J.r., C., 1996. Distribution of Viola blanda in relation to within-habitat variation in canopy openness, soil phosphorous, and mangnesium. *Bulletin of the Torrey Botanical Club* 123: 281-285.

Grime, J. P., 1973. Competitive Exclusion in Herbaceous Vegetation. Nature 242: 344-347.

Grime, J.P., 1977. Evidence for the existence of three primary strategies in plants and its relevance to ecological and evolutionnary theory. *American Naturalist* 3: 1169-1194.

Grime, J .P., 1979. Plant strategies and vegetation processes. John Wiley and Sons, Chichester, UK.

Grime, J.P., 2007. Plant strategy theories: a comment on Craine (2005). *Journal of Ecology* 95: 227-230.

Grinnell, J., 1917. The niche-relationships of the California Thrasher. *Auk* 34:427-433.

Gross, K.L., Mittelbach, G.G., Reynolds, H.L., 2005. Grassland invasibility and diversity: Responses to nutrients, seed input, and disturbance. *Ecology* 86: 476-486.

Gross, N., Suding, K .N ., Lavorel, S., 2007. Leaf dry matter content and lateral spread predict response to land use change for six subalpine grassland species. *Journal of vegetation science* 18: 289-300.

Gross, K. L., Mittelbach, G. G., Reynolds, H. L. in press. Invasibility and biodiversity: effects of nutrients, seed addition and disturbance. *Ecology*.

Gross, N., Liancourt, P., Choler, P., Suding, K.N., Lavorel, S. 2009. Strain and vegetation effect on local limiting resources explain the outcome of biotic interactions. Perspectives in Plant Ecology, *Evolution and systematics* in Press.

Groot, A., 1988. Methods for estimating seedbed receptivity and for predicting seedling stoking and density in brodcast seeding. Canadian Journal of Forest Research 18: 1541 -1559.

Grubb, P. J., 1977. The maintenance of species-richness in plant communities: the importance of the regeneration niche. *Biological Reviews* 52:107-145.

H

Hadas, A., Russo, D., 1974. Water uptake by seeds as affected by water stress, capillary conductivity, and seed-soil water contact. I. Experimental study. *Agrononomy Journal of Forest Research* 66: 643-647.

Hanna, C., 2003. Bioecologie de Ernobius anatolicus Johns sur Cedrus libani A. Rich et *Pinus pinea* L." Diploma Thesis submitted to the Faculty of Agriculture in the Lebanese University.

Hardegree, S.P., Emmerich, W.E., 1990. Effect of polyethylene glycol exclusion on the water potential of solution saturated filter paper. *Plant Physiology* 92: 462-466.

Harper, J.L., Clatworthy, J.L., McNaughton, I.H., Sagar, G.R., 1961. The evolution of closely related species living in the same area. *Evolution* 15: 209-227.

Harper, J.L., 1962. Population biology of plants. London, Academic Press.

Harper, J. L., Lovell, P. H., Moore, K .G., 1970. The shapes and sizes of seeds. *Annual Reviews of Ecology and Systematics* 1: 327-356.

Harper, J.L., 1977. Population biology of plants. London, Academic Press.

Harrington, T.B., Edwards, M.B., 1999. Understory vegetation resource availability and litter fall responses to pine thinning and woody vegetation control in longleaf pine plantations. *Canadian Journal of Forest Research* 29: 1055-1064.

Hartgerink, A. P., Bazzaz, F.A., 1984. Seedling-scale environment heterogeneity influ-ences individual fitness and population structure. *Ecology* 65: 198–206.

Hasnaoui, F., 2000. Sciage et séchage du Pin pignon : propriétés physiques et mécaniques. In: mémoire de PFE, INAT, Tunisie. 73p+annexes.

Heidmann, L.J., Johnsen, T.N., Cole, Q.W., Cullum, G., 1982. Establishing natural regeneration of ponderosa pine in central Arizona. *Journal of Forestry* 80: 77-79.

Henttonen, H., Kanninen, M., Nygren, M., Ojansuu, R., 1986. The maturation of Pinus sylvestris seeds in relation to temperature climate in northern Finland. *Scandinavian Journal of Forest Research* 1:243-249.

Hobbs, R.J., Norton, D.A., 2004. Ecological filters, thresholds, and gradients in resistance to ecosystem reassembly. In: Temperton VM, Hobbs RJ, Nuttle T, et al.Assembly Rules and Restoration Ecology: Bridging the Gap between Theory and Practice. Washington, DC: Island Press, 72–95.

Holmgren, M., Scheffer, M., Huston, M., 1997. The interplay of facilitation and com-petition in plant communities. *Ecology* 78: 1966–1975.

Houle, G. 1992. The reproductive ecology of Abies balsamea, Acer saccharum and Betula aileghaniensis in the Tantare Ecological Reserve, Québec. *Journal of ecology* 80: 61 1-623.

Hubbell, S.P., 1979. Tree dispersion, abundance, and diversity in a tropical dry forest. *Science* 203: 1299-1309.

Hubbell, S. P., 2001. The unified neutral theory of biodiversity and biogeography. Princeton University Press, Princeton, New Jersey, USA.

Huffman, D.W., Tappeiner, J.C., Zasada, J.C. 1994. Regeneration of salal (Gaultheria shallon) in the central Coast Range forests of Oregon. *Canadian Journal of Forest Research* 72: 39-51.

Hunter, A., Aarssen L., 1988. Plants helping plants. *BioScience* 38: 34-40.

Hutchinson, G.E., 1957. Population studies-animal ecology and demography—concluding remarks. Cold Spring Harbor Symposia on Quantitative Biology. 22: 415-427.

Hutchinson, G.E., 1959. Homage to Santa Rosalia, or why are there so many kinds of animals? *The American Naturalist* 93: 145-159.

I

INM, 2006-2010. Institut National de Météorologie: Données climatiques mensuelles.

Itoh, A., 1995. Effects of forest floor environment on germination and seedling establishment of two Bornean rainforest emergent species. *Journal of Tropical Ecology* 11: 517–527.

J

Jäderlund, A., Zackrisson, O., Nilsson, M.C., 1996. Effects of bilberry (*Vaccinium myrtillus* L.) litter on seed germination and early seedling growth of four boreal tree species. *Journal of Chemical Ecology* 22: 973-986.

Jalel, T., 2004. Identification des peuplements fructifères de Pin pignon. DGF. Projet de Gestion Intégrée des Forêts.

Janeček, S., Lepš, J., 2005. Effect of litter, leaf cover and cover of basal internodes of the dominant species *Molina caerulea* on seedling recruitment and established vegetation. *Acta Oecologica* 28: 141-147.

Jensen, K., Gutekunst, K., 2003. Effects of litter on establishment of grassland plant species: the role of seed size and successional status. *Basic and Applied Ecology* 4: 579-587.

Jiao-jun, Z., Takeshi, M., Feng-quin, L., Yutaka, G., 2003. Effect of gap size created by thinning on seedling emergency, survival and establishment in a coastal pine forest. *Forest Ecology and Management* 182: 339-354.

Jobidon, R., Thibault, J.R., 1982. Allelopathic growth inhibition of nodulated and unnodulated *Alnus crispa* seedlings by *Populus balsamifera*. American Journal of Botany 69: 1213-1223.

Johansson, T., 1996. Estimation of canopy density and irradiance in 20 and 40-year-old birch stands (*Betula pubescens* Ehrh. And *Betula pendula* Roth). *Trees* 10: 223-230.

Johnson, M., Vander Wall, S. B., Borchert, M., 2003. A comparative analysis of seed and cone characteristics and seed-dispersal strategies of three pines in the subsection *Sabinianae*. *Plant Ecology* 168: 69-84.

K

Karssen, C.M., Hilhorst, W.M., 1992. Effect of chemical environment on seed germination. In: Fenner, M. (Ed.) Seeds, The Ecology of Regeneration in Plant Communities. Wallingford, CAB International, pp 327-348

Kaur, H., Inderjit, Kaushik, S., 2005. Cellular evidence of allelopathic interference of benzoic acid to mustard (Brassica juncea L.) seedling growth. *Plant Physiology and Biochemistry* 43: 77-81.

Keddy, P.A., 1992. Assembly and response rules: two goals for predictive community ecology. *Journal Vegetation of Science* 3: 157-164.

Kellman, M., Kading, M. 1992. Facilitation of tree seedling establishment in a sand dune succession. *Journal of Vegetation Science* 3:679–688.

Keyes, C.R., Acker, S.A., Greene, S.E., 2001. Overstory and shrub influences on seedling recruitment patterns in an old-growth ponderosa pine stand. *Northwest Science* 75: 204-210.

Keyes, C.R., Maguire, D.A., 2005. Positive Seedling-Shrub Relationships in Natural Regeneration of Ponderosa Pine. USDA Forest Service Gen. Tech. Rep. PSW-GTR-198.

Khaldi, A., 2009. Etude de la croissance et des productions du Pin pignon (*Pinus pinea* L.) en relation avec les facteurs écologiques, sylvicoles et génétiques en Tunisie. Thèse de doctorat. Sciences Agronomiques. Université Carthage.

Khan, M.L., Shankar, U., 2001. Effect of seed weight, light regime and substratum microsite on germination and seedling growth of *Quercus semiserrata* Roxb. *Tropical Ecology* 42: 117-125.

Kigel, J., 1995. Seed germination in arid and semiarid regions. pp. 645-699 in Kigel, J. Galili, G. (Eds) Seed development and germination. New York, Marcel Dekker.

Kikuzawa, K., Koyama, H., 1999. Scaling of soil water absorption by seeds: an experiment using seed analogues. *Seed Science of Research* 9: 171-178.

Kitajima, K., 1994. Relative importance of photosynthetic traits and allocation patterns as correlates of seedling shade tolerance of 13 tropical trees. *Oecologia* 98: 485-492.

Kitzberger, T., Steinaker, D., Veblen, T., 2000. Effects of climatic variability on facilitation of tree establishment in northern Patagonia. *Ecology* 81:1914–1924.

Klaus, W., 1989. Mediterranean Pines and their history. *Plant Systematics and Evolution* 162: 133-163.

Kobe, R.K., Pascala, S.W., Silander, J.A., Canhan, C.D., 1995. Juvenile tree survivorship as a component of shade tolerance. *Journal of Applied Ecology* 5: 517-532.

Koller, D., 1972. Environmental control of seed germination. In: Kozolwski, T.T. (Ed.) *Seed Biology*. New York, Academic Press, pp 2-93.

Kolotelo, D., Van Steenis, E., Peterson, M., Bennett, R., Trotter, D., Dennis, J., 2001. Seed handling guidebook. B.C. Min. For., Tree. Improv. Br., 106p.

Kozinski, G., 1986. Megagametogenesis, fertilitézation, and embryo development in *Larix decidua*. *Canadian Journal of Forest Research* 16: 1301-1309.

Kozlowski, T.T., 2002. Physiological ecology of natural regeneration of harvested and disturbed forest stands: implication for forest management. *Forest Ecology and Management* 158: 195-221.

Kruse, M., Strandberg, M., Strandberg, B., 2000. Ecological effect of allelopathic plants a review, pp. 66p. National Environmental Research Institute, Silkeborg, Denmark.

Kunstler, G., Curt, T., Bouchaud, M., Lepart, J., 2006. Indirect facilitation and competition in tree species colonization of sub-mediterranean grasslands. *Journal of Vegetation Science* 17: 379-388.

Kutschera, L., Lichtenegger, E. 1992. Wurzelatlas mitteleuropäischer Grünlandpflanzen. Band 2. Pteridophyta und Dicotyledoneae (*Magnoliopsida*). Morphologie, Anatomie, Ökologie, Verbreitung, Soziologie, Wirtschaft. Gustav Fischer Verlag, Stuttgart.

L

Labadie, J., 1983. Étude des exigences écologiques du Pin pignon en région méditerranéenne française. Mémoire 3^{éme} année E.N.I.T.E.F., CEMAGREF. Aix-en Provence.

Lambers, H., Chapin, F.S., Pons, T., 1998. Plant physiological ecology. Springer-Verlag, New York, NY, USA.

Larcher, W., 1995. Physiological plant ecology.3rd ed. Springer, Berlin.

Leadem, C. L., Gillies, S. L., Yearsley, H. K., Sit, V., Spittlehouse, D. L., Burton, P. J., 1997. Field studies in seed biology. British Columbia Ministry of Forests, Victoria, BC.

Leishman, M.R., Westoby, M., 1994. The role of large seed size in shaded conditions: experimental evidence. *Functional Ecology* 8: 205-214.

Letourneau, F.J., Andenmatten, E., Schlichter, T., 2004. Effect of climatic conditions and tree size on *Austrocedrus chilensis*, shrub interactions in northern Patagonia. *Forest Ecology and Management* 191:29–38.

Letreuch-Belarouci, N., 1991. Les reboisements en Algérie et leurs perspectives d'avenir. 2 Voll. Office des Publications Universitaires. Alger.

Levine, J.M., Adler, P.B., Yelenik, S.G., 2004. A meta-analysis of biotic resistance to exotic plant invasions. *Ecology Lett*ers 7: 975-89.

Lévy, G., Frochot, H., Becker, M., 1990. Installation des peuplements de Chêne et facteurs du milieu. Revue forestière française, vol. XLII, n° 2 spécial "Chêne sessile, Chêne pédonculé et Chêne rouge d'Amé-rique en forêt française ,pp. 240-245.

Li, X.L., Burton, P.J., 1994. Interactive effects of light and stratification on the germination of some British Colombia conifers. *Canadian Journal of Botany* 72: 1635-1 646

Lieffers, V. J., Stadt, K. J., 1994. Growth of understory Picea glauca, Calamagrostis Canadensis, and Epilobium angustifolium to overstory light transmission. *Canadian Journal of Forest Research* 24: 1193-1198.

Lieffers, V. J., Messier, C., Stadt, K. J., Gendron, F., Comeau, P. G., 1999. Predicting and managing light in the understory of boreal forests. *Canadian Journal of Forest Research* 29: 796-811.

Liphschitz, N., Lev-Yadun, S., Rozen, A., Waisel, Y., 1982. On the Origin of some Israeli Conifers. La Yaaran, 32: 2.

Liphschitz, N., Lev-Yadun, S., 1986. Cambial activity of evergeen and seasonal dimorphics around the Mediterranean. IAWA Bull., 7:145-153.

Llusia, J., Penuelas, J., 2000. Seasonal patterns of terpene content and emission from seven Mediterranean woody species in field conditions. *American Journal of Botany* 87: 133-140.

Loisel, R., 1976. Place et rôle des espèces du genre *Pinus* dans la végétation du sud-est méditerranéen français. *Ecologia Mediterranea* 10: 131-152.

Lookingbill, T.R., Zavala, M.A., 2000. Spatial pattern of *Quercus ilex* and *Quercus pubescens* recruitment in *Pinus halepensis* dominated woodlands. *Journal of Vegetation Science* 11: 607-612.

Lorimier, C.G., 1981. Survival and growth of understory trees in oak forests of the Hudson Highlands, New York. *Canadian Journal of Forest Research* 11: 689-695.

Little, E.L., Critchfield, W.B., 1969. Subdivision of the genus *Pinus* (Pines). - U.S. Dept. Agric. Forest Service, Misc. Publ.1144:1-51.

M

MacArthur, R. H., Levins, R., 1967. The limiting similarity, convergence and divergence of coexisting species. *The American Naturalist* 101:377-385.

Madsen, P., Larsen, J.B., 1997. Natural regeneration of beech. *Fagus sylvatica* L. with respect to canopy density, soil moisture and soil carbon content. *Forest Ecology and Management* 97: 95–105.

Maestre, F.S., Bautista, S., Cortina, J., Bellot, J., 2001. Potential for using facilitation by grasses to establish shrubs on a semiarid degraded steppe. *Ecological Applications*: 11, 1641-1655.

Magini, E., 1955. Sulle condizioni di germinazione del pine d'Aleppo e del pino domestico. L'Italia Forestale e Montana. 10: 106-124.

Magini, E., 1966. Ricerche sul pino domestico. 1 In: De Philippis A, Magini E, Piussi PInfluenza biologica della resinaziona: ricerche sui pini domestico, marittimo silvestre. Ann. Acc. It. Sc. For XV: 1-96.

Mallik, A.U., 2003. Conifer regeneration problems in boreal and temperate forests with ericaceous understory: role of disturbance, seedbed limitation, and keystone species change. *Critical Reviews in Plant Science* 22: 341-366.

Mantovani, A., Iglesias, R. R., 2010. The effect of water stress on seed germination of three terrestrial bromeliads from restinga. *Revista Brasileira de Botânica* 33: 201-205.

Masetti, C., Mencuccini, M., 1991. Régénération naturelle du pin pignon (*Pinus pinea* L.) dans la Pineta Granducale di Alberese (Parco Naturale della Maremma, Toscana, Italie). *Ecologia Mediterranea* 17: 103-118.

Mast, J.N., Veblen, T.T., 1999. Tree spatial patterns and stand development along the pine grassland ecotone in the Colorado Front Range. *Canadian Journal of Forest Research* 29: 575-584.

Mathias, O., Kristina, A., Sara, A.O.C., Ove, E., 2009. Dispersal and establishment limitation reduces the (potential for successful restoration of semi-natural grassland communities on former arable fields. *Journal of Applied Ecology* 46: 1266-74.

Matney, D.T., Hodges, D.J., 1991. Evaluating regeneration success. In: Duryea, M.L., Dougherty, P.M. (Eds.), Forest Regeneration Manual. Kluwer Academic, Dondrecht.

Mayer, A.M., Poljakoff-Mayber, A., 1989. The germination of seeds, 4th. (Ed.). Oxford, U.K., Pergamon Press.

McClaran, M. P., Bartolome, J. P., 1989. Effect of *Quercus douglasii* (Fagaceae) on herbaceous understory along a rainfall gradient. Madrono 36: 141-153.

McClaugherty, C. A., Pastor, J., Aber, J. D., Melillo, J. M., 1985. Forest litter decomposition in relation to soil nitrogen dynamics and litter quality. *Ecology* 66: 266-275.

McDonald, P.M., 1980. Seed dissemination in small clearcuttings in north-central California. USDA For. Serv. Res. Paper PSW-150, 5.

McDonald, P.M., 1986. Grasses in young conifer plantations. Hindrance and help. *Northwest Sciences* 60: 271-278.

McDonald, P. M., Fiddler, G. O., 1993. Vegetative trends in a young conifer plantation after 10 years of grazing by sheep. U.S. Department of Agriculture Forest Service Research Paper PSWRP-215, Albany CA. 9p.

Mckenzie, D., Halpern, C. B., Nelson, C. R., 2000. Overstory influences on herb and shrub communities in mature forests of western Washington, U. S. A. *Canadian Journal of Forest Research* 30: 1655-1666.

Mercurio, R., 1989. Notes sur la sylviculture du Pin pignon (*Pinus pinea* L.) en Italie. Reunion sobre Selvicoltura, Mejora y Produccion de *Pinus pinea*. Session on "Sylvicultural practices on *Pinus pinea* stands. INIA-CEE. Madrid 11-12 Diciembre, 1989.

Mesón, M., Montoya, M., 1993. Selvicultura mediterránea. Mundi Prensa, Madrid, Spain.

Messier, C., Parent, S., Bergeron, Y., 1998. Effects of overstory and understory vegetation on the understory light environment in mixed boreal forests. *Journal of Vegetation Science* 9: 511-520.

Messier C, Doucet, R., Ruel, J. C., Claveau, Y., Kelly, C., Lechowicz, M. J., 1999. Functional ecology of advance regeneration in relation to light in boreal forests. *Canadian Journal of Forest Research* 29: 812-823.

Minore, D., 1986. Germination, survival and early growth of conifer seedling in two habitat types. USDA For Serv Res Pap. PNW-RP-347. 63p.

Mirov, N. T., 1967. The genus *pinus*. Ronald Press. New york.

Modry, M., Hubený, D., Rejšek, K., 2004. Differential response of naturally regenerated European shade tolerant tree species to soil type and light availability. *Forest Ecology and Management* 188: 185-195.

Moles, A.T., Ackerly, D.D., Webb, C.O., Tweddle, J.C., Dickie, J.B., Pitman, A.J., Westoby, M., 2005. Factors that shape seed mass evolution. Proceedings of the National Academy of Science USA. 102: 10540-10544.

Molokovsky, J., Auguspurger, C.K., 1992. The effect of leaf litter on early seedling establishment in tropical forest. *Ecology* 73: 67-68.

Montero, L., 1989. Los pinares de la Meseta de Castilla y Leon. Reunion sobre Selvicultura, Mejora y Produccion de *Pinus pinea*. Madrid - Valladolid, 11 y 12 de Diciembre, 1989. INIA - Comisionde las Comunidades Europeas.

Montero, G., Ortega, C., Cañellas, I., Bachiller, A., Elena, R., San Miguel, A., 1999. Aboveground productivity and nutrient dynamics in a reforestation of *Pinus pinaster* Ait with different intensities of thinning. Investigacion Agraria: Recursos y Sistemas Forestles Fuera de Serie 1: 175-206.

Montgomery, R.A., Chadzon, R.L., 2002. Light gradient partitioning by tropical tree seedlings in the absence of canopy gaps. *Oecologia* 131: 165-174.

Montgomery, R.A., Reich, P.B. and Palik, B.J., 2010. Untangling positive and negative biotic interactions: views from above and below ground in a forest ecosystem. *Ecology* 91: 3641-3655.

Moore, M.M., Deiter, D.A., 1992. Stand density index as a predictor of forage production in northern Arizona pine forests. *Journal of Range Management* 45: 267-271.

Morandini, R., 1961. Le traitemant des graines forestières. Equipement et méthodes. Unasylva 15 :4.

Mori, L., 1983. Pianodi assestamento faunistico del popolamento di cinghiali del Parco Naturale della Mrema. Tesi, Università di Firenze.

Moriondo, F., 195. La ruggine curvatrice dei germogli sul pino domestico. L'Italia Forestale e Montana, 6: 314-17.

Moriondo, F., 1975. Caratteristiche epidemiche della ruggine vescicolosa del pino : Cronartium flaccidum (Alb. et Schw.) Wint., in Italia. *Annali Accademia Italiana di Scienze Forestali*, Firenze 24: 331-406.

Morris, L.A., Moss, S.A., Garbett, W.S. 1993. Competitive interference between selected herbaceous and woody plants and *Pinus taeda* L. during two growing seasons following planting. *Forest Science* 39: 166 – 187.

Moulopoulos, C., 1996. Special Applied Silviculture. Aristotle University of Thessaloniki. 632. (In Greek).

Mouro, S. M., 2006. Structure, regeneration and functional dynamics of fragmented Mediterranean forests. Thesis. University of Coimbra. Portugal.

Moussouris, Y., Regato, P., 1999. Forest Harvest: An Overview of Non-Timber Forest Products in the Mediterranean Region. WWF. 25p.

Muscolo, A., Sidari, M., Mallamaci, C., Attinà, E., 2007. Changes in germination and glyoxylate and respiratory enzymes of Pinus pinea seeds under various abiotic stresses. *Journal of Plant Interactions* 2: 273-279.

Mutke, S., Gordo, J., Climent, J., Gil, L., 2003. Shoot growth and phenology modelling of grafted Stone pine (*Pinus pinea* L.) in inner Spain. *Annals of Forest Science* 60: 527-537.

Mutke, S., Gordo, J., Gil, L., 2005. Variability of Mediterranean Stone pine cone production: Yield loss as response to climate change. *Agricultural and Forest Meteorology* 132: 263-272.

N

Nadelhoffer, K.J., Norby, R., Fitter, A., Jackson, R., 2000. The potential effects of nitrogen deposition on fine-root production in forest ecosystems. *New Phytology* 147: 131-139.

NAFC (North American Forestry Commission), 1987. Cone and seed diseases of North American conifers, J.R. Sutherland, T. Miller and R. Salinas Quinard (eds), 77p.

Naseri, H., 2003. Investigation on botanical and ecological characteristics of Artemisia spices in east Azarbayjan. MSc. Thesis. Faculty of Natural Resources, University of Tehran.

Nathan, R., Safriel, U. N., Noy-Meir, I., Schiller, G., 1999. Seed release without fire in *Pinus halepensis*, a Mediterranean serotinous wind-dispersed tree. *Journal of Ecology* 87: 659-669.

Naumburg, E., DeWald, L. E., Kolb, T. E., 2001. Shade responses of five grasses native to southwestern U.S. *Pinus ponderosa* forests. *Canadian Journal of Botany* 79: 1001-1009.

North, M., Oakley, B., Fiegener, R., Gray, A., Barbour, M., 2005. Influence of light and soil moisture on Sierran mixed-conifer understory communities. *Plant Ecology* 177: 13–24.

Nyandiga, C.O., McPherson, G.R., 1992. Germination of two warm-temperature oaks, *Quercus emoryi* and *Quercus arizonica*. *Canadian Journal of Forest Research* 22: 1395-1401.

Nyman, B., 1961. Kffect of red and far red irradiation on the germination process in seeds of *Pinus sylvestris*. *Nature* 191: 1219-1220.

Nyman, B., 1963. Studies on the germination in seeds of Scots pine (*Pinus sylvestris* L.) with special reference to the light factor. *Studia Forestalia Suecica* 2: 1-159.

O

O'Brien, S. T., Hubbell, S. P., Spiro, P., Condit, R., Foster, R. B., 1995. Diameter, height, crown, and age relationships in eight neotropical tree species. *Ecolgy* 76:1926-1939.

0'Brien, M. J., O'Hara, K. L., Erbilgin, N., Wood, D. L., 2007. Overstory and shrub effects on natural regeneration processesin native *Pinus radiata* stands. *Forest Ecology and management* 240: 178-185.

Ohmann, L.F., Grigal, D.F., 1985. Biomass distribution of unmanaged upland forests in Minnesota. *Forest Ecology and Management* 13: 205–222.

Oleskog, G., Sahlén, K., 2000. Determination of moisture conditions using *Pinus sylvestris* (L.) seeds as biosensors. *Scandinavian Journal of Forest Research* 15: 68-74.

Olff, H., Pegtel, D. M., Van Groenendael, J. M., Bakker, J. P., 1994. Germination strategies during grassland succession. *Journal of Ecology* 82: 69-77.

Oliveras, I., Martinez-Vilalta, J., Jimenez-Ortiz, T., Lledo, M.J., Escarré, A., Piňol, J., 2003. Hydraulic properties of Pinus halepensis, *Pinus pinea* and Tetraclinis articulate in a dune ecosystem of eastern Spain. *Plant Ecology* 196: 131-141.

Ormeno, E., Fernandez, C., Mévy, J. P., 2007. Plant coexistance alters terpene emission and content of Mediterranean species. *Phytochemistry* 68: 840-852.

Oshawa, T., Tsuda Y., Saito Y., Sawada H., Ide, Y., 2007. Steep slopes promote downhill dispersal of Quercus crispula seeds and weaken the fine-scale genetic structure of seedlings populations. *Annals of Forest Science* 64: 405-412.

Oswald, B.P., Neuenschwander, L.F., 1993. Microsite variability and safe site description for western larch germination and establishment. *Bulletin of the Torrey Botanical Club* 120: 148-156.

Owens, J.N., Simpson, S., 1982. Further observations on the pollination mechanism and seed production of Douglas-fir. *Canadian Journal of Forest Research* 12: 431-434.

Owens, J.N., Molder, M., 1984. The reproductive cycle of lodgepole pine. Province of British Columbia, Ministry of Forests, Inf. Serv. Br., Victoria, 29p.

Owens, J.N., Blake, M.D., 1986. Production de semences forestières. Petawawa National Forestry Institute, Canadian Forest Service, Information Report. PI-X653F, 177p. + Annexes.

Owens, J. N., Simpson, S. J., Caron, G. E., 1987. The pollination mechanism of Engelmann spruce (*Picea engelmannii*). *Canadian Journal of Botany* 65: 1439-1450.

Owens, J. N., Catalano, G., Bennet, J. S., 2001. The pollination mechanism of Western white pine. *Canadian Journal of Forest Research* 31: 1731-1741.

Owens, J.N., Baldet, P., Héois, B., Ginisty, C. 2006. Reproduction sexuée des conifères et production de semences en vergers à graines. 570p.

Ozenda, P., 1991. Les organismes végétaux, 2. Végétaux Supérieurs, Ed. Masson, Paris.

P

Padula, M., 1979. Criteri naturalistici dei rimboschimenti nellaregione mediterranea italiana. *Informatore Botanico Italiano*11: 361-389.

Pageaud, D., 1991. Reconstitution naturelle de peuplements résineux après incendie (*Pinus pinea* L. et *Pinus halepensis* Mill.) INRA, Avignon.

Pagès, J.P., Michalet, R., 2003. A test of the indirect facilitation model in a temperate hardwood forest of the northern French Alps. *Journal of Ecology* 91 932-940.

Paluch, J., 2005. The influence of the spatial pattern on forest floor vegetation and silver fir (Abies alba Mill.) regeneration in uneven-aged forest. *Forest Ecology and Management* 205: 283-98.

Pardé, J., 1961. Dendrométrie, ENRGREF Nancy, imp. Louis Jean.

Pardos, M., Del Castillo, J.R., Caňellas, I., Montero, G., 2005. Ecophysiology of natural regeneration of forest stands in Spain. *Investigacion Agraria: Recursos y Sistemas Forestales* 14: 434-445.

Pardos, M., Montes, F., Aranda, I., Canellas, I. 2007. Influence of environmental conditions on germinant survival and diversity of Scots pine (*Pinus sylvestris* L.) in central Spain. *European Journal of Forest Research* 126: 37-47.

Parker, W.C., Mohammed, G.H., 2000. Photosynthetic acclimation of shade-grown red pine (*Pinus resinosa* Ait.) seedlings to a high light environment. *New Forest* 19: 1-11.

Pärtel, M., Zobel, M., Liira, J., Zobel, K., 2000. Species richness limitations in productive and oligotrophic plant communities. *Oikos* 90: 191-193.

Pasqualini, V., Robles, C., Garzino, S., Greff, S., Bousquet-Mélou, A., Bonin, G., 2003. Phenolic compounds content in *Pinus halepensis* Mill. needles: a bioindicator of air pollution. *Chemosphere* 52: 239-248.

Pavari, A., 1931. Sulla vegetazione del pino marittimo e del pino domestico nei terreni calcarei. L'Alpe, 18: 541-550.

Pavari, A., 1954. Pino domestico. Monti e Boschi 5: 543-547.

Pavari, A., 1955. Sul trattamento delle fustaie di pino domestico (*Pinus pinea* L.). Atti del Congresso Nazionale di Selvicoltura.Firenze, 14-18 marzo 1954. Volume I: Relazioni, pp. 69-97.Tipografia Coppini C., Firenze.

Pearson, G.A., 1942. Herbaceous vegetation a factor in natural reproduction of ponderosa pine in the Southwest. *Ecological Monographs* 12: 315–338.

Pellissier, F., 1993. Allelopathic inhibition of spruce germination. Acta Oecologica 14: 211-218.

Pérez-García, F., Iriondo, J. M., González-Benito, M. E., Carnes, L. F., Tapia, J. Prieto, C., Plaza, R., Pérez, C., 1995. Germination studies in endemic plant species of the Iberian Peninsula. *Israel Journal of Plant Sciences* 43: 239-247.

Perrin, H., 1954. Sylviculture. Tome II. Traduzione italiana annotata a cura di Bernetti, G. *Accademia Italiana di Scienze Forestali,* Firenze. 1986.

Peters, S., Boutin, S., MacDonald, E., 2003. Predispersal seed predation of white spruce cones in logged boreal mixedwood forest. *Canadian Journal of Forest* 33: 33-40.

Peterson, C.J., Facelli, J.M., 1992. Contrasting germination and seedling growth of Betula alleghaniensis and Rhus typhina subjected to various amounts and types of plant litter. *American Journal of Botany* 79: 1209-1216.

Philipson, J.J., 1997. Predicting cone crop potential in conifers by assessment of developing cone buds and cones. *Forestry* 70: 87-90.

Plan d'Aménagement de la forêt des dunes de Bechateur, série unique. 1979. Période d'étude entre 1980-1999. Direction générale des forêts.

Plan d'Aménagement de la forêt domaniale d'Ouchtata, 2^{éme} série. 1980 Période d'étude entre 1981-1996. Direction générale des forêts.

Plieninger, T., Rolo, V., Moreno, G., 2010. Large-scale patterns of *Quercus ilex*, *Quercus suber*, and *Quercus pyrenaica* regeneration in central-western Spain. *Ecosystems* 13: 644-660.

Pons, T.L., 1992. Seed responses to light. pp. 259-284. In: M. Fenner (ed.) Seeds: The Ecology of Regeneration in Plant Communities. CAB International, Wallingford.

Post, G. E., 1933. Flora of Syria, Palestine and Sinai. 2: 549-552. American Press, Beirut, Lebanon.

Poupon, H., 1970. Sur la croissance de quelques espèces de pins dans ses rapports avec le climat du nord de la Tunisie. Thèse 3ème Cycle. Faculté des Sciences Orsay, pp. 129.

Pozzera, G., 1959. Rapporti fra produzione di strobili in Pinus pinea L. ed andamento stagionale. L'Italia Forestale e Montana 14:196-206.

Prévosto, B., Ripert, C., Favand, G., Lopez, J.M., Estève, R., Martin, W., N'Diaye, A., 2009. Régénération des peuplements de pin d'Alep en Basse Provence Calcaire : impact des traitements du sol, de la végétation et des rémanents. *Forêt Méditerranéenne* 30. 1 : 3-12.

Price, D. T., Zimmermann, N. E., Van Der Meer, P. J., Lexer, M. J., Leadley, P., Jorristma, I. T. M., Shaber, J., Clark, D. F., Larsch, P., Mcnulty, S., Wu, J., Smith, B., 2001. Regeneration in gap models: Priority issues for studying forest responses to climate change. *Climatic Change* 51: 475-508.

Profili, V.,1993. Analisi morfologiche degli apparati radicali di pino domestico (*Pinus pinea* L.) nella pineta di Alberese. Tesi di Laurea. Istituto di Selvicoltura. Università degli Studi di Firenze.

Pugnaire, F. I., Haase, P., Puigdefabregas, J., Cueto, M., Clark, S. C., Incoll, L. D., 1996. Facilitation and successionunder the canopy of a leguminous shrub, Retama sphaerocarpa, in a semiarid environment in southeast Spain. *Oikos* 76:455–464.

Pugnaire, F.I., Lfzaro, R., 2000. Seedbank and understorey species composition in a semiarid environment: the effect of shrub age and rainfall. - *Annals of Botany* 86: 807-813.

Q

Quézel, P., 1976. Les forets du pourtour méditerranéen. Pp. 9-33 in: Note Techn. M.A.B., 2, UNESCO, Forets et maquis méditerranéens: écologie, conservation et aménagements. Paris.

Quézel, P., 1979. La région méditerranéenne française et ses essences forestières. Signification écologique dans le contexte circum-méditerranéen. Forêt méditérranéenne 1: 7-18.

Quézel, P., 1980. Biogéographie et écologie des Conifères méditerranéens. - Pp. 201-255 in: Pesson P. (ed), Documents d'Ecologie Forestière. Paris.

Quilichini, A., Debussche, M., 2000. Seed dispersal and germination patterns in a rare Mediterranean island endemic (Anchusa crispa Viv. Boraginaceae). *Acta Oecologica* 21: 303-313.

R

Raccuia, S.A., Cavallaro, V., Melilli, M.G., 2004. Intraspecific variability in Cynara cardduncululs L. var. sylvestris Lam. Sicilian populations: seed germination under salt and moisture stresses. *Journal of Arid Environements* 56: 107-116.

Rameau, J.C., Mansion, D., Dumé, G., Gauberville, C., 2008. Flore forestière française, tome 3. Région Méditerranéenne. Institut pour le Développement Forestier – CNPPF, Paris, France, p. 345.

Ranaldi, F., Giachetti, E., Guerin, E., Bacci, S., Paoletti, E., Boddi, V., Vanni, P., 2003. Gravitational stress on germinating Pinus pinea seeds. Comptes Rendus Biologies 326: 553-564.

Rapp, M., Ibrahim, M., 1978. Egouttement, écoulement et interception des précipitations par un peuplement de *Pinus pinea* L. *Oecologia Plantarum* 13 : 321-330.

Reisman-Berman, O., 2007. Age-related change in canopy traits shifts conspecific facilitation to interference in a semi-arid shrubland. *Ecography*. 30: 459-470.

Rey-Benayas, J.M., 1998. Growth and mortality of *Quercus ilex* L. seedlings after irrigation and artificial shading in Mediterranean set-aside agricultural lands. *Annals of Forest Science* 55: 801-807.

Ricard, J. P., Messier, C., 1996. Abundance, growth and allometry of red raspberry (*Rubus idaeus* L.) along a natural light gradient in a northern hardwood forest. *Forest Ecology and Management* 81: 153-160.

Ricard, J.P., Messier, C., Delagrande, S., Beaudet, M., 2003. Do understory saplings respond to both light and belowground competition? : a field experiment in a north-eastern American hardwood forest and a literature review. *Annals of Forest Science* 60: 749-756.

Rice, E.L., 1984. Allelopathy, 2nd (Ed.) Orlando, Academic Press.

Riegel, G.M., Miller, R.F., Krueger, W.C., 1992. Competition forresources between understory vegetation and overstory *Pinus ponderosa* in northeastern Oregon. *Ecological Applications* 2: 71-85.

Riegel, G.M., Miller, R.F., Krueger, W. C., 1995. The effects of aboveground and belowground competition on understory species composition in a *Pinus ponderosa* forest. *Forest Science* 41: 864-889.

Rikili, M., 1943. Das Pflanzenkleid der Mittelmeerlander. I Bond.Huber Vlg., Bern.

Rodríguez-García, E., Ordónez, C., Bravo, F., 2011. Effects of shrub and canopy cover on the relative growth rate of *Pinus pinaster* Ait. Seedlings of different sizes. *Annals of Forest Science*, doi: 10.1007/s13595-011-0039-5.

Roig, S. Del Rio, M. Canellas, I., Montero, G., 2005. Litter fall in Mediterranean *Pinus pinaster* Ait. Stands under different thinning regimes. *Forest Ecology and Management* 206: 179-190.

Rojo, A., Montero, G., 1996. El pino silvestre en la Sierra de Guadarrama. Centro de publicaciones del Ministerio de Agricultura, Pesca y Alimentación, 293 p

Romanas, L. C., 1989. Answers to questionnaire. Forest Research of Thessaloniki. Network on silviculture of Stone pine (*P. pinea* L.) .FAO, *Silva Mediterranea.*

Rouget, M., Richardson, D.M., Lavorel, S., Vayreda, J., Gracia, C., Milton, S.J., 2001. Determinants of distribution of six *Pinus* species in Catalonia, Spain. *Journal of Vegetation Science* 12: 491-502.

Rousset, O., Lepart, J., 1999. Shrub facilitation of *Quercus humilis* regeneration in succession on calcareous grasslands. *Journal Vegetation Science* 10: 493-502.

Royce, E.B., Barbour, M.G., 2001. Mediterranean climate effects. I. Conifer water use across a Sierra Nevada ecotone. *American Journal of Botany* 88: 911-918.

Runions, C.J. Catalona, G.L., Owens, J. N., 1995. Pollination mechanism of seed orchard interior spruce. *Canadian Journal of Forest Research* 25: 1434-1444.

Ruano, I., Panda, V., Bravo, F., 2009. How do light and water influence *Pinus pinaster* Ait. germination and early seedling development? *Forest Ecology and Management* 258: 2647-2653.

Ryan, K.C., Rigolot, E., Botelho, H., 1994. Comparative analysis of fire resistance and survival of Mediterranean and North-American conifers. In: Proceedings of the 12th Conference on Fire and Forest Meteorology, SAF Pub. 94-02. Society of American Foresters, Bethesda, pp. 701–708.

S

Saïd, Ch., 1988. Différenciation et reconnaissance des gamétophytes mâle et femelle chez *Larix leptolepis* étude structurale. Thèse de biologie et physiologie végétales, Université Claude Bernard, Lyon 1, 74p. + Annexes.

Sampietro, D.A., Vattuone, M.A., Isla, M.I., 2006. Plant growth inhibitors isolated from sugar cane (*Saccharum officinarum*) straw. Journal of Plant Physiology 163: 837-846.

Sánchez-Go´mez, D., Valladares, F., Zavala, M.A., 2006. Seedling survival responses to irradiance are differentially influenced by low-water availability in four tree species of the Iberian cool temperate-Mediterranean ecotone. *Acta Ecologica* 30: 322–332.

Sánchez-Meador, A.J., Moore, M.M., Bakker, J.D., Parysow, P.F., 2009. 108 years ofchange in spatial pattern following selective harvest of a *Pinus ponderosa* standin northern Arizona, USA. *Journal of Vegetation Science* 20: 79-90.

Santa Regina, I., 2001. Litter fall, decomposition and nutrient release in three semi-arid forest of the Duero basin. Spain. *Forestry* 74: 347-358.

Sarvas, R., 1962. Investigations on the flowering and seed crop of *Pinus silvestris.* Commun. Institute of For Fenn 53:198 p.

Savill, P., Evans, J., Auclair, D., Falck., J., 1997. Plantation silviculture in Europe. Oxford University Press, Oxford, United Kingdom.

Sbay, H., 1995. Situation du Pin pignon (*Pinus pinea* L.) au Maroc. Bilan des travaux de recherches. CNRF. B. P. 763. Rabat.

Sbay, H., 2000. Nouveau test de provenance de *Pinus pinea* au Maroc. Actas (II) del Primer. Simposio del Pino Pinonero (*Pinus pinea* L.) fobrero 2000. Valladolid 22-24 de febrero 2000. pp. 167-172.

Sbay et al, 2007. Amélioration de *Pinus Pinea* au Maroc.
http://foris.fao.org/static/data/silvamed/arezzo/pinus-pinea.pdf (consulté en 2011)

Scarascia-Mugnozza, G., Oswald, H., Piussi, P., Radoglou, K., 2000. Forests of the Meditrranean region: gaps in knowledge and research needs. *Forest Ecology and Management* 132: 97-109.

SCET-TUNISIE-BAFDER. Etude d'aménagement de la forêt domaniale de Mekna 3ème série, triage de Saouania pour la période comprise entre 1983-2006.

Schoenenberger, A., 1967. Notice détaillée de la carte phyto-écologique de la Tunisie Septentrionale. Echelle 1/200. 000, Feuilles II et III. *Annals INRAT* 40: 147-203.

Schupp, E.W., 1988. Seed and early seedling predation in the understory and in treefall gaps. *Oikos* 51: 71 -78.

Schupp, E.W., 1995. Seed-seedling conflicts, habitat choice, and patterns of plant recruitment. *American Journal of Botany* 82: 399-409.

Schwinning, S., Parsons, A. J., 1996. Analysis of the coexistence mechanisms for grasses and legumes in grazing systems. *Journal of Ecology* 84: 799-813.

Schwinning, S., Ehleringer, J. R., 2001. Water use trade-offs and optimal adaptations to pulse-driven arid ecosystems. *Journal of Ecology* 89: 464-480.

Scott, N.M., David, D.B., Clifon, W.M., 2000. Spatial distributions of understory light along the grassland/forest continuum: effects of cover, height, and spatial pattern of tree canopies. *Ecological Modelling* 126: 79-93.

Sebei, H., Albouchi, A., Rapp, M., El Aouni, M.H., 2001. Evaluation de la biomasse arborée et arbustive dans une séquence de dégradation de la subéraie à Cytise de Kroumirie (Tunisie). *Annals of Forest Sciences* 58 : 175-191.

Serrada, R., 1995. Manuel de repoblaciones forestales. Escuela Universitaria de Ingeniería Técnica Forestal, Madrid, Spain.

Serrano-Bernardo, F., Rosúa, J.L., Díaz-Miguel, M., 2007. Light and temperature effects on seed germinationof four native species of Mediterranean high mountains (Spain). *International Journal of Experimental Botany* 76: 27-38.

Sghaier, T., Garchi, S., Khouja, A., 2006. Etude de la croissance des reboisements de Pin pignon (*Pinus pinea*) en Kroumirie tunisienne. Geo-Eco-Trop. 30: 1-10.

Sghaier, T., Palahi, M., Garchi, S., Bonet, J.A., Ammari, Y., Pique, M., 2011. Modeling dominant height growth in planted *Pinus pinea* stands in Northwest of Tunisia. *International Journal of Forestry Research*. Doi : 10. 1155/2012/902381.

Shaiek, O., 2005. Etude des caractéristiques dendrométriques du pin maritime dans la forêt de Rimel (Région de Bizerte). Diplôme de Master. Faculté des Sciences de Bizerte. 69p.

Shearer, R.C., Schmidt, W.C., 1971. Ponderosa pine cone and seed losses. *Journal of Forestry* 69: 370-372.

Shepperd, W.D., Edminster, C.B., Mata, S.A., 2006. Long-term seedfall, establishment, survival, and growth of natural and planted ponderosa pine in the Colorado front range. Western Journal of Applied Forestry 21: 19-26.

Shugart, H. H., West, D. C., Emanuel, W. R., 1981. Patterns and dynamics of forests: an application. Pages 74-94 in West, D.C., Shugart, H.H., Botkin, D.B., editors. Forest succession: concepts and application. Springer-Verlag, New York, New York, USA.

Sibthorp, J., Smith, J. E., 1813. Florae Graecae Prodromus, 2: 247.

Siemann, E., Rogers, W.E., 2003. Changes in light and nitrogen availability under pioneer trees may indirectly facilitate tree invasions of grasslands. *Journal of Ecology* 91: 923-931.

Silvertown, J.W., Lovett-Doust, J., 1993. Introduction to Plant Population Biology. Blackwell Science, Oxford.

Silvertown, J., Charlesworth, D., 2001. Introduction to plant population biology, 4th (Ed.) Oxford, Blackwell.

Singh, H.P., Batish, D.R., Kohli, R.K., 1999. Autotoxicity: concept, organisms, and ecological significance. *Critical Reviews in Plant Science* 18: 757-772.

Sirois, L., 2000. Spatiotemporal variation in black spruce cone and seed crops along a boreal forest-tree line transect. *Canadian Journal of Forest Research* 30: 900.

Sipe, T.W., Bazzaz, F.A., 1995. Gap partitioning among maple (Acer) in central New England: survival and growth. *Ecology* 76: 1587-1602.

Skordilis, A., Thanos, C.A., 1995. Seed stratification and germination strategy in the Mediterranean pines *Pinus brutia* and *Pinus halepensis*. *Seed Science Research* 5: 151-160.

Skordilis, A., Thanos, C.A., 1997. Comparative ecophysiology of seed germination strategies in the Seven Pine species Naturally Growing in Greece. In: Ellis, R.H., Black, M., Murdoch, A.J. and Hong, T.D. (Eds) Basic and Applied Aspects of Seed Biology. Dordrecht, Kluwer Academic Publishers, pp 623-632.

Socolowski, F., Vieira, D.C.M., Takaki, M., 2008. Interaction of temperature and light on seed germination in *Tecoma stans* L. ex Kunth (Bignoniaceae). *Brazilian Archives of Biology and Technology* 51: 723-730.

Sonesson, L.K., 1994. Growth and survival after cotyledon removal in *Quercus robur* seedlings, grown in different natural soil types. *Oikos* 69: 65-70.

Sonohat, G., Balandier, P., Ruchaud, F., 2004. Predicting solar radiation transmittance in the understory of even-aged coniferous stands in temperate forests. *Annals of Forest Science* 61: 629-641.

Stachowicz, J. J., 2001. Mutualism, facilitation, and the structure of ecological communities. *BioScience* 51: 235-246.

Standish, R.J., Cramer, V.A., Wild, S.L., Hobbs, R.J., 2007. Seed dispersal and recruitment limitation are barriers to native recolonization of old-fields in Western Australia. *Journal of Applied Ecol*ogy 44: 435–45.

Stein, S.J., Kimberling, D.N., 2003. Germination, establishment, and mortality of naturally seeded southwestern ponderosa pine. *Western Journal of Applied Forestry* 18: 109-114.

Strothmann, R., 1972. Douglas-fir in northern California: effects of shade on germination, survival and growth. USDA Forest Service Res. Pap. PSW-RP-84, 10 p.

Suding, K.N., Goldberg, D. E., 1999. Variation in the effect of vegetation and litter on recruitment across productivity gradients. *Journal of Ecology* 87: 436-449.

Szewczyk, J., Smagrzyk, J., 1996. Tree regeneration on rotten wood and on soi1 in old-growth stand. *Vegetatio* 122: 37-46.

T

Tapias, R., Gill, L., Fuentes-Utrilla, P., Pardos, J.A., 2001. Canopy seed banks in Mediterranean pines of southeastern Spain: a comparison between *Pinus halepensis* Mill., *Pinus pinaster* Ait., *Pinus nigra* Arn. and *Pinus pinea* L. *Journal of Ecology* 89: 629-638.

Tapias, R., Climent, J., Pardos, J. A., Gill, L., 2004. Life histories in Mediterranean Pines. *Plant Ecology* 171: 53-68.

Tappeiner, J.C., Zasada, J.C., 1993. Establishment of salmonberry, salal, vine maple, and bigleaf maple seedlings in the coastal forests of Oregon. *Canadian Journal of Forest Research* 23: 1775-1780.

Taylor, K.M., Aarssen, L.W., 1989. Neighbour effects in mast year seedlings of *Acer Saccharum*. *American Journal of Botany* 76: 546-554.

Taylorson, R.B., Hendricks, S.B., 1972. Interaction of light and a temperature shift on seed germination. *Plant Physiology* 49: 127-130.

Thanos, C.A., Skordilis, A., 1987. The effects of light, temperature and osmotic stress on the germination of *Pinus halepensis* and *Pinus brutia* seeds. *Seed Science of Technology* 15: 163-174.

Thanos, C.A., K., Georghiou, K., Kadis, C., Pantazi, C., 1992. Cistaceae: a plant family with hard seeds. *Israel Journal of Botany* 41: 251-263.

Thanos, C.A., Daskalakou, E.N., 2000. Reproduction in *Pinus halepensis* and *Pinus brutia*. In: Ne'eman G, Trabauld L (eds) Ecology, biogeography and management of *Pinus halepensis* and *Pinus brutia* forest ecosystems in the Mediterranean basin, Backhuys Publishers, Leiden, Nederland, pp. 79–90.

Thevathasan, N.V., Reynolds, P.E., Kuessner, R. and Bell, F.W., 2000. Effects of controlled weed densities and soil types on soil nitrate accumulation, spruce growth and weed growth. Forest Ecology and Management 133: 135-144.

Thomas, P.A., Wein, R.W., 1985. The influence of shelter and the hypothetical effect of fire severity on the postfire establishment of conifers from seed. *Canadian Journal of Forest Research* 15: 148-155.

Thomas, S.C., Halpern, C.B., Falk, D.A., Liguori, D.A., Austin, K.A., 1999. Plant diversity in managed forests: understory responses to thinning and fertilization. *Ecological Applications* 9: 864879.

Thompson, K., Grime, J. P., 1983. A comparative study of germination responses to diurnally fluctuating temperatures. *Journal of applied Ecology* 20: 141-156.

Tielbörger, K., Kadmon, R., 2000. Temporal environmental variation tips the balance between facilitation and interference in desert plants. *Ecology* 81: 1544-1553.

Tillberg, E., 1992. Effect of light on abscisic acid con-tent in photosensitive Scots pine (*Pinus sylvestris* L.) seed. *Plant Growth Regulation* 11: 147-152.

Tilman, D., 1985. The Resource-Ratio Hypothesis of Plant Succession. *American Naturalist* 125: 827-852.

Tilman, D., 1990. Constraints and Tradeoffs toward a Predictive Theory of Competition and Succession. *Oikos* 58: 3-15.

Tilman, D., 1993. Species richness of experimental productivity gradients: how important is colonization limitation? *Ecology* 74:2179-2191

Tilman, D., 2004. Niche tradeoffs, neutrality, and community structure: A stochastic theory of resource competition, invasion, and community assembly. PNAS 101: 10854-10861.

Tilman, D., 2007. Resource competition and plant traits: a response to Craine et al. 2005. *Journal of Ecology* 95: 231-234.

Tirado, R., Pugnaire, F. I., 2005. Community structure and positive interactions in constraining environments. *Oikos* 111: 437-444

Tirén, L., 1952. On experiments in sowing pine and spruce seed in northern Sweden (In Swedish with English summary). Medd. F. Statens Skogsforskningsinstitut 41: 5-110.

Tíscar, P. A., Linares, J. C., 2011. Structure and Regeneration Patterns of *Pinus nigra* subsp. salzmannii Natural Forests: A Basic Knowledge for Adaptive Management in a Changing Climate. *Forests* 2: 1013-1030.

Toole, V. K., 1973. Effects of light, temperature and their interactions on the germination of seeds. *Seed Science and Technology* 1: 339-396.

Tornatora, R., 1887. "Il patrio pino" da sentiment Calabresi in "Rocco Tornatora (1831-1915)". 1972 Carograf. Reggiocala.

Trabaud, L., Oustric, J., 1989. Influence du feu sur la germination des semences de quatre espèces ligneuses méditerranéennes à reproduction sexuée obligatoire. *Seed Science and Technology* 17: 589-599.

Trabaud, L., 1995. Modalités de germination des cistes et des pins méditerranéens et colonisation des sites perturbés. Revue d'Ecologie (Terre et Vie) 50: 3-14.

Tubbs, C.H., 1970. Allelopathic relationships between yellow birch and sugar maple seedlings. *Forest Science* 19: 139-145.

Tubbs, C. H. 1973. Allelopathic relationship between yellow birch and sugar maple seedlings. *Forest Science* 19:139-145.

Turnbull, L.A., Crawley, M.J., Rees, M., 2000. Are plant populations seed-limited? A review of seed sowing experiments. *Oïkos* 88: 225-238.

U

Urbieta, I. R., Pérez-Ramos, I. M., Zavala, M. A., Marañón, T., Kobe, R. K., 2008. Soil water content and emergence time control seedling establishment in three co-occuring Mediterranean oak species. *Canadian Journal of Forest Research* 38: 2382-2393.

V

Vaartaja, O., 1950. On factors affecting the initial development of pine. *Oikos* 2: 89-108.

Vabre-Durrieu, 1956. Le froid et les graines de quelques Abiétacées. Trav. Lab. For. Toulouse, 5(1). Art. 29, pp 6.

Vacas De Carvalho, M. A., 1989. Algumas consideraçoes sobre o pinheiro manso, na regiao de Alcacer do Sal. Reunion sobre Selvicoltura, Mejora y Produccion de *Pinus pinea*, Madrid 11-12 Diciembre, 1989.

Valera-Burgos, J., Díaz-Barradas, M.C., Zunzunegui, M. 2012. Effects of *Pinus pinea* litter on seed germination and seedling performance of three Mediterranean shrub species. *Plant growth regulation* 66: 285-292.

Valladares, F., Dobarro, I., Sánchez-Gómez, D., Pearcy, R. W., 2005. Photoinhibition and drought in Mediterranean woody saplings: scaling effects and interactions in sun and shade phenotypes. *Journal of Experimental Botany* 56: 483-494.

Van Andel, J., 2006. Species interactions structuring plant communities. In: Van der Maarel, E. (Ed.) Vegetation ecology. Blackwell, Oxford, Oxfordshire, United Kingdom.

Vásquez-Yanes, C., Orozco-Segovia A., Rincón, E., Sánchez-Coronado, M.E., 1990. Light beneath the litter in a tropical forest: effect on seed germination. *Ecology* 71: 1952-1958.

Vásquez-Yanes, C., Orozco-Segovia, A., 1993. Patterns of seed longevity and germination in the tropical rainforest. *Annual Review of Ecology and Systimatics* 24: 69-87.

Veechi, A., 1980. Les cultures des bois comustibles, les fruits du bouid. 147p.

W

Wagner, R.G., Little, K.M., Richardson, B., McNabb, K., 2006. The role of vegetation management for enhancing productivity of the world's forests. *Forestry* 79: 57-79.

Wangchuk, K., 2007. Natural Regeneration Ecology of Mixed Conifer Forests in Western Bhutan. Master. University of Natural Resources and Applied Life Sciences, Vienna. 69p.

Wardle, D.A., Barker, G.M., Bonner, K.I., Nicholson, K.S., 1998. Can comparative approaches based on plant ecophysiological traits predict the nature of biotic interactions and individual plant species effects in ecosystems? *Journal of Ecology* 86: 405-420.

Wedin, D., Tilman, D., 1993. Competition among Grasses along a Nitrogen Gradient - Initial Conditions and Mechanisms of Competition. *Ecological Monographs* 63: 199-229.

Weiher, E., Keddy, P. 1999. Ecological Assembly Rules: Perspectives, Advances, Retreats. Cambridge, UK: Cambridge University Press, 438.

Weiner, J., 1990. Asymmetric Competition in Plant-Populations. Trends in Ecology and Evolution 5: 360-364.

Whelan, C.J., Willson, M.F., Tuma, C.A., Souza-Pinto, I., 1991. Spatial and temporal patterns of postdispersal seed predation. *Canadian Journal of Botny* 69: 428-436.

Whitfield, J., 2002. Neutrality versus the niche. *Nature* 417: 480-481.

Wilby, A., Brown, V.K., 2001. Herbivory, litter and soil disturbance as determinants of vegetation dynamics during early old-field succession under set-aside. *Oecologia* 127: 259-265.

Wilson, M.J., 1987. The effects of harvest intensity on predicting tree basal area increment, volume increment, and herbage standing crop in ponderosa pine. M.Sc. thesis, School of Forestry, Northern Arizona University, Flagstaff, Ariz.

Winsa, H., 1995. Effects of seed properties and environment on seedling emergence and early establishment of *Pinus sylvestris* L. after seeding. Dissertation, Swedish University of Agricultural Sciences, Department of Silviculture.

Wullschleger, S. D., Jackson, R. B., Currie, W. S., Friend, A. D., Luo, Y., Mouillot, F., Shao, G., 2001. Below-Ground Processes in Gap Models for Simulating Forest Response to Global Change. *Climatic Change* 51: 449–473.

X

Xiong, S., Nilson, C., 1999. The effects of plant litter on vegetation: a meta-analysis. *Journal of Ecology* 87: 984-994.

Y

Yamamoto, S.I., 1993. Gap characteristics and gap regeneration in a Sub-Alpine Coniferous Forest on Mt Ontake, Central Honshu, Japan. *Ecological Research* 8: 277-285.

Yamamoto, S.I., 1995. Gap characteristics and gap regeneration in Sub-Alpine Old-Growth Coniferous Forests, Central Japan. *Ecological Research* 10: 31-39.

Yli-Vakkuri, P., 1962. Emergence and initial development of tree seedlings on burnt-over forestland. *Acta Forestalia Fennica* 74: 1-51.

Z

Zagas, T., Ganatsas, P., Tsitsoni, T., Tsakaldimi, M., 2004. Postfire regeneration of *Pinus halepensis* Mill. ecosystems in Sithonia peninsula, North Greece. *Plant Ecology* 171: 91-99.

Zhang, S.Y., Chauret, G., 2001. Impact of initial spacing on tree and wood characteristics, product quality and value recovery in black spruce (*Picea mariana*). Canadian Forest Service Report. Vol 35. Forintek Canada Corp. 47pp.

Zasada, J. C., Grigal, D.F., 1978. The effects of silvicultural system and seed bed preparation on natural regeneration of white spruce and associated species in interior Alaska. Pages 213-220 in Fifth North American Forest Biology Workshop, Gainesville, FL.

Résumé : La régénération naturelle du Pin pignon (*Pinus pinea* L.) est difficile à atteindre. Ce processus est soumis à de multiples contraintes abiotiques et biotiques et leurs interactions qui demeurent partiellement connues. Une meilleure connaissance de ces facteurs est nécessaire pour la mise au point de recommandations sylvicoles en vue de favoriser la régénération. Compte tenu de la littérature disponible, nous avons supposé que l'établissement des semis de Pin pignon est contrôlé principalement, par ordre d'importance, par : (i) la disponibilité de la lumière, (ii) la biomasse des aiguilles de la litière et enfin (iii) la concurrence avec la végétation du sous-bois. En outre, l'étude a été complétée par une caractérisation de la structure du peuplement en termes de croissance et de fructification. L'établissement des semis de *Pinus pinea* a été étudié *in situ* et sous des conditions contrôlées pour trois forêts au nord de la Tunisie (Mekna III, Ouchtata II et Bechateur). Les semis vivants ont été comptés sur 90 placettes de 500m² chacune distribuées sur les trois forêts, et mis en relation avec la lumière disponible, la biomasse de la végétation du sous-bois et la biomasse des aiguilles de litière. Une expérience complémentaire a été menée dans des pots en conditions contrôlées sous serre avec des graines des trois forêts. Trois régimes de lumière incidente ont été appliqués (3%,16% et 58%) combinés avec trois modalités de lit de germination : sol nu, sol couvert d'aiguilles de litière et sol arrosé d'extrait d'aiguilles. L'étude a montré que la limitation de la germination n'était pas directement due à la lumière, mais plutôt à la température et à l'humidité liées à leur tour à la disponibilité de la lumière. L'émergence des semis a été significativement entravée par les couches de litière imposant une barrière mécanique, tandis qu'aucun effet chimiotoxique n'a été détecté. La végétation du sous-bois ne semble pas avoir joué un rôle important dans les premiers stades d'établissement des semis de *Pinus pinea* sous ces conditions climatiques méditerranéennes. Les besoins en lumière des jeunes plantules augmentent au fur et à mesure de leur développement et par conséquent le type d'interaction avec la végétation du sous-bois passe de la neutralité à la compétition. Nos résultats peuvent servir comme base initiale pour affiner la sylviculture afin d'améliorer l'établissement des pins. Le plan de gestion doit inclure une scarification afin de réduire l'épaisseur des couches de litière et des éclaircies intensives pour augmenter la disponibilité de la lumière.

Mots clefs : Pin pignon, caractéristiques dendrométriques, régénération naturelle, compétition, lumière, végétation du sous-bois, litière.

Summary: Natural regeneration of *Pinus pinea* stands in Tunisia is difficult to achieve. This process is threatened by multiple abiotic and biotic stresses and their interactions which are still not well known, whereas, the knowledge of these factors is essential for sylvicultural recommendations. Given the available literature, we hypothesized that stone pine seedling establishment is mainly controlled in order of importance by (i) light availability, (ii) amount of needle litter, and (iii) competition with understory vegetation. Furthermore, the study was completed by a characterization of stand structure in terms of growth and fructification. The seedling establishment behaviour of *Pinus pinea* was studied under field and controlled conditions for three forests of north Tunisia (Mekna III, Ouchtata II and Bechateur). Live seedling were counted in 90 plots (500m² each) distributed in these forests, and related to light availability, biomass of understory vegetation, and biomass of needle litter collected in eight square subplots (0.5m × 0.5m). An additional experiment was conducted under controlled conditions in pots in greenhouse with seeds of the three forests. Three light regimes were applied (3%, 16%, and 58%) of incident light, combined with three seedbed modalities: bare soil, soil covered with needle litter and soil watered with needle extract.
The study showed that germination limitation was not directly related to light, but rather to temperature and humidity linked to the light regime. Seedling emergence was significantly suppressed by litter layer which imposed a mechanical barrier, whereas no chemotoxic effect was detected. The understory vegetation did not appear to play a significant role in *Pinus pinea* early seedling establishment in these Mediterranean climate conditions. During the subsequent development of seedlings, their light requirement increased and their interactions with understory woody vegetation moved from neutral relationship towards a competitive relationship. We use our results to propose an initial silvicultural approach to favour pine establishment. A management plan should first include scarification to reduce litter thickness and then heavy thinning to significantly increase light availability.

Key words: Stone pine, dendrometric characteristics, natural regeneration, competition, light, understory vegetation, litter.