

Installation d'espèces feuillues en forêt de pin d'Alep: interactions avec les strates arborées et arbustives

J. Gavinet

▶ To cite this version:

J. Gavinet. Installation d'espèces feuillues en forêt de pin d'Alep: interactions avec les strates arborées et arbustives. Sciences de l'environnement. 2016. Français. NNT: 2016AIXM4371. tel-02606108

HAL Id: tel-02606108

https://hal.inrae.fr/tel-02606108

Submitted on 16 May 2020

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.



Thèse

Présentée par Jordane GAVINET

Pour obtenir le grade de Docteur en Sciences de l'Environnement

Délivré par Aix-Marseille Université

École doctorale Sciences de l'Environnement (ED 251)

INSTALLATION D'ESPÈCES FEUILLUES EN FORÊT DE PIN D'ALEP: INTERACTIONS AVEC LES STRATES ARBORÉES ET ARBUSTIVES

Soutenue le 8 décembre 2016 à Marseille devant le jury composé de :

Directrice de thèse

Emmanuel Corcket, Université Bordeaux 1

Jean-Claude Gégout, Agroparistech

Phillippe Balandier, Irstea

Examinateur

Virginie Baldy, Imbe

Examinateur

Lluís Coll, Centre Tecnic Forestal de Catalunya

Bernard Prévosto, Irstea

Rapporteur

Examinateur

Examinateur

Directeur de thèse

Catherine Fernandez, Imbe

"One reason for the lack of understanding on the part of most botanists results from their failure to take into account the phenomenon of regeneration in plant communities"

Grubb, 1977

"Young vegetation is so plastic that what is done during the period of regeneration or establishment determines the future development of trees and stands. [...] Physicians can bury their worst mistakes, but those of foresters can occupy the landscape in public view for decades."

Smith, 1996

"...the essential qualities that determine the ecology of a species may only be detected by studying the reaction of its individuals to their neighbours."

Harper, 1964

AVANT PROPOS

Cette thèse a été financée par une bourse de la Région Provence-Alpes-Côte-d'Azur et de l'Institut national de recherche en sciences et technologies pour l'environnement et l'agriculture (Irstea). Elle a reçu le soutien de l'Office National des Forêts, partenaire socio-éconoomique.

Le travail présenté a été réalisé grâce aux financements du ministère de l'écologie (MEDDE – DEB), de l'Agence nationale de la recherche (projet SecPriMe², ANR12-BSV7-0016), de la Région PACA et du projet européen FUME (FP7-Environment, GA. 243888).

Cette thèse a été réalisée à l'Institut national de recherche en sciences et technologies pour l'environnement et l'agriculture (Irstea) d'Aix en Provence, sous la direction de Bernard Prévosto, ainsi qu'à l'Institut méditerranéen de biodiversité et d'écologie marine et continentale (Imbe), sous la direction de Catherine Fernandez.

Ce manuscript se présente sous forme d'une thèse sur article. Il se compose d'une introduction générale et d'une description des méthodes employées, puis de 3 parties thématiques contenant chacune un ou deux articles en anglais. Chaque article est suivi d'un résumé des points essentiels en français ainsi que d'un résumé graphique.





RÉSUMÉ

L'installation de plantules est une phase critique fortement influencée par les interactions avec la végétation établie - compétition ou facilitation. Dans cette thèse, nous montrons que l'effet du pin d'Alep ou d'arbustes sur l'installation d'espèces feuillues dépend de la densité du couvert, de la stratégie des espèces cibles et nurses et des conditions locales.

Sous couverts très denses, la survie et la croissance des plantules sont drastiquement limitées par compétition lumineuse et hydrique, le stress hydrique des plantules étant renforcé par une faible allocation de biomasse vers les racines. À l'autre extrémité du gradient, en milieu ouvert, la photoinhibition et la concurrence avec les herbacées peuvent limiter l'installation des plantules.

Les espèces sclérophylles sempervirentes sont peu sensibles aux fortes irradiances, températures et demandes évaporatives et peuvent profiter de conditions favorables momentanées par polycyclisme. L'effet d'un couvert végétal sur ces espèces est donc principalement compétitif, tandis que les espèces décidues à fort SLA bénéficient d'un couvert modéré qui tamponne les extrêmes.

En pépinière, la litière des principales espèces ligneuses modifie les propriétés physico-chimiques et microbiologiques du sol sous-jacent mais sans effet sur des plantules de chêne au bout de 2 ans, montrant un faible effet allélopathique.

L'éclaircie des peuplements de pin d'Alep denses est une stratégie pour faciliter l'installation d'espèces feuillues et ainsi améliorer la diversité et la résilience au feu des forêts. L'optimum de couvert semble se déplacer vers des couverts plus denses dans des sites à conditions climatiques ou édaphiques plus sévères et pour les espèces décidues.

Mots clés: régénération, forêt méditerranéenne, microclimat, allélopathie, litière, feuillus, chênes

SUMMARY

Seedling establishment is a critical demographic phase, strongly influenced by plant-plant interactions. This thesis shows that the effect of Aleppo pine and shrubs on broadleaved seedling establishment depends on vegetation cover density, target and nurse species strategies and local conditions.

A dense vegetation cover strongly limits seedling establishment by a shortage of light and water resources, seedlings water stress being worsened by a low biomass allocation to roots. At the other extreme, in the open, photoinhibition and competition with grasses can limit seedling establishment.

Sclerophyllous species are poorly sensitive to high temperature, irradiances and evaporative demand and can take advantage of favorable conditions at any time of the year by polycyclism: interactions with pine are thus mostly competitive. In contrast, deciduous species with high SLA are more sensitive to photo-inhibition and benefit from the protection of a moderate cover.

In a nursery experiment, pine and shrub litters modified soil chemical and microbiological properties but without feedback on oak seedlings, indicating a poor allelopathic effect.

Pine thinning is a strategy to enhance broadleaved seedling establishment and increase Mediterranean forest diversity and fire-resilience. However, the optimum thinning intensity seems to decrease in harsher climatic or edaphic conditions and for deciduous species.

Keywords: regeneration, mediterranean forest, microclimate, allelopathy, litter, oaks, broadleaved

REMERCIEMENTS

Avant tout je remercie mes directeurs de thèse : Bernard Prévosto et Catherine Fernandez. Merci à tous les deux de m'avoir fait confiance et de m'avoir permis de passer quatre années enrichissantes. J'ai eu de la chance d'avoir des directeurs de thèse profondément humains, merci pour votre gentillesse, votre soutien infaillible, votre aide et vos conseils.

Mes remerciements vont ensuite aux membres du jury, Emmanuel Corcket, Jean-Claude Gégout, Virginie Baldy, Philippe Balandier et Lluís Coll, pour avoir accepté de lire et juger ce travail.

Merci également aux membres de mon comité de thèse : Christiane Gallet, Anne Bousquet-Melou, Jean Ladier et Philippe Balandier, pour avoir pris le temps de m'écouter et de discuter de mon projet de thèse.

Je remercie les membres du CEAM qui nous ont accueillis à Alicante et qui ont accepté de me confier la rédaction d'un article en commun : un grand merci pour leur accueil, leur gentillesse et leur confiance à Ramon Vallejo, Alberto Vilagrosa et Esteban Chirino.

De l'Irstea à l'Imbe, d'Aix à Marseille en passant par St Mitre, Barbentane et St Michel l'Observatoire : passer d'une équipe à l'autre n'a pas toujours été simple mais a été grandement facilité par l'accueil chaleureux des membres des équipes EMAX et DFME. Merci à tous, c'est appréciable d'être entourée par une équipe solidaire, toujours prête à aider en cas de besoin.

Compter, mesurer, récolter, débroussailler, clôturer, réparer, déterrer, emballer, peser... et recommencer... Un énorme merci à tous ceux qui m'ont aidée sur le terrain, en labo ou en pépinière, et ils sont nombreux à avoir mis la main à la pâte! Du côté d'EMAX, un grand merci à l'équipe technique de choc : Christian Ripert, Roland Estève, Jean-Michel Lopez et Fabien Guerra, ainsi que Bernard, qui ont accompagné les plus grosses campagnes de terrain de ma thèse. Grâce à vous et à votre bonne humeur légendaire j'en garde un souvenir impérissable! De jour comme de nuit, sous un soleil de plomb ou dans la boue, St Mitre et Barbentane n'ont plus de secret pour moi. À vos côtés, j'ai appris par coeur l'état des plantules, mais aussi celui des pistes, le moral des chasseurs, la qualité des andouillettes et les vertus du céleri cru, la logistique des véhicules et trajets, comment bien encaper (ou mal) des mesures de potentiel hydrique ou encore éviter que ça gansaille... Merci à Mathieu Audouard et Christian Travaglini qui ont pris le relais avec brio sur la fin. Un grand merci à Philippe Balandier et Vincent Seigner pour être descendus de Nogent sur Vernisson avec leur matériel et leur savoir-faire en matière de mesures de lumière! Merci aussi pour l'étalonnage des sondes et le temps consacré à m'avoir expliqué Capsis ou aidée à élaborer des scripts pour tenter de gérer les milliers de mesures de microclimat. À l'Imbe, un grand merci à Sylvie Dupouyet pour sa disponibilité malgré un emploi du temps chargé et son efficacité. Côté laboratoire, merci à Caroline Lecareux, Stéphane Greff et Raphaël Gros de m'avoir aiguillée dans ce nouveau monde des analyses chimiques et microbiologiques. Merci ax stagiaires, Elodie Quer pour son aide sur les analyses microbiologiques des sols, Quentin Foucault et Loan Blanchetry pour l'analyse des terpènes des litières. Enfin, merci à tous ceux qui m'ont donné un coup de main au fil des années et que j'aurai oublié de nommer ici...

En parlant de terrain, il y a aussi ceux que je ne remercierai pas... Les sangliers, ceux qui n'ont pas trouvé d'autre chose à se mettre sous la dent que mes 460 points de semis à St Mitre, 210 à l'O₃HP, et 70 encore l'année suivante...Débroussaillage, pose de grillages et clôture électrique se sont invités au programme! Dans un autre registre, la fermeture de la pépinière des mille en tout début de thèse ne nous a pas non plus facilité la tâche et m'a conduite à renoncer à quelques manips. Merci à Bernard, Cathy, Patrice Brahic, Sylvie et tous ceux qui m'ont permis de trouver des solutions et rebondir... Ils ont voyagé ces petits chênes!

Mes années de thèse ont aussi été une découverte de l'enseignement à l'université, d'abord en monitorat puis en tant qu'ATER. Une expérience très enrichissante et valorisante, mais aussi très exigeante et difficile. Un grand merci à toutes les personnes qui m'ont aidée à trouver mes repères. Je pense en particulier à Anne Bousquet-Melou, toujours disponible pour des conseils ou une aide pour préparer des enseignements. Bravo pour ton implication auprès des étudiants, et merci pour ton soutien et tes relectures de fin de thèse. Merci également à Thierry Gauquelin et Virginie Baldy, pour leur bonne humeur et leurs blagues mais aussi pour m'avoir associée à leurs enseignements.

À tous les thésards et post-doc avec qui j'ai partagé un bout de chemin et dont plusieurs sont devenus des amis : à l'Irstea, Thibaut Fréjaville, Fabien Buissard, Jeanne Bodin, Juliet Abadie ; à l'Imbe, Mathilde Chomel, Mathieu Santonja, Amélie Saunier, Susana Pereira, Hazem Hashoum. Merci pour votre présence et nos discussions, professionnelles ou autres - et bon courage à ceux qui n'ont pas fini. Dans la catégorie des collègues qui deviennent de bons amis, une dédicace spéciale pour Mathilde avec qui j'ai partagé un bureau, pas mal de TP, des stats, des scripts et bien d'autres choses encore en dehors de la fac. À Teresa Valor Ivars également, pour tous les bons moments passés lors de son séjour à Marseille.

Vouloir faire de la recherche après 4 ans dans le monde professionnel n'a pas été facile. Quand j'y repense, je dois remercier mon directeur de l'époque, Michel Dubost, de m'avoir facilité la tâche malgré la surcharge de travail que cela a engendré pour lui. Première mise à l'épreuve donc avec un M2 recherche Ecosystèmes et un stage dans l'équipe Bioflux du Cefe : merci aux enseignants, chercheurs et thésards rencontrés lors de cette année et qui ont attisé mon envie de continuer en thèse.

Et surtout, merci JB pour m'avoir toujours encouragée dans cette voie, soutenue et accompagnée dans mes choix de vie. Merci aussi pour ta relecture attentive de fin de thèse, ton aide morale et logistique dans les périodes difficiles.

Quatre années en thèse, c'est aussi quatre années de vie. Je ne vais pas mentionner ici tous ceux qui comptent, mais je ne peux pas m'empêcher de dédier ce document à la petite tornade qui a chamboulé ma vie en cette fin de thèse : à Elsa.

TABLE DES MATIÈRES

Introduction	17
I. Mécanismes d'interaction entre plantes	19
II. Compétition ou facilitation ? Facteurs influençant le résultat des interactions entre pla	ntes 23
III. Interactions entre plantes et régénération en forêt méditerranéenne	29
IV. Le cas des espèces feuillues en forêt méditerranéenne	33
V. Objectifs et structure de la thèse	37
Matériel et Méthodes	41
I. Dispositifs expérimentaux in situ	
II. Dispositif expérimental en pépinière	47
III. Les espèces cibles étudiées	49
IV. Mesures expérimentales	52
Partie I : Interactions avec la strate arborée de pin d'Alep	57
Chapitre 1 : Interactions avec le pin d'Alep : rôle de la densité du couvert et réponse fond	ctionnelle
de différentes espèces feuillues.	58
Chapitre 2 : Influence de l'intensité d'une éclaircie de pin d'Alep sur l'installation de	plantules
d'espèces feuillues	85
Partie II : Interactions avec la strate basse arbustive et herbacée	109
Chapitre 3 : Effet d'une strate arbustive et herbacée de sous-bois sur l'installation de pla	antules de
chêne	110
Chapitre 4 : Effet de la présence d'arbuste en découvert et en sous-bois : modific	ations du
microclimat et rôle de l'espèce d'arbuste	131
Partie III : Interactions chimiques via la litière	149
Chapitre 5 : Effet de la litière d'espèces ligneuses méditerranéennes sur le sol et le dével-	oppement
de plantules de chêne	150
Synthèse et discussion générale	169
I. Impact de la surface terrière du pin d'Alep	
II. Des réponses différentes selon les caractéristiques des espèces cibes	172
III. Interactions avec la strate arbustive	174
IV. Le rôle de la litière et de l'allélopathie	175
V. Implications pour la gestion et la restauration	176
VI. Interactions à 3 strates: vers une modélisation des interactions pour les ressources	179
VII. Perspectives.	181
Conclusion	183
Références	185

TABLE DES ARTICLES

<u>Article 1 -</u> Gavinet J., Prévosto B. & Fernandez C. (2016). Introducing resprouters to enhance Mediterranean forest resilience: importance of functional traits to select species according to a gradient of pine density. <i>Journal of Applied Ecology</i> , online first
Article 2 - Gavinet J., Vilagrosa A., Chirino E., Granados M.E., Vallejo V.R. & Prévosto B. (2015). Hardwood seedling establishment below Aleppo pine depends on thinning intensity in two Mediterranean sites. <i>Annals of Forest Science</i> , 72 , 999–1008
Article 3 - Gavinet J., Prévosto B. & Fernandez C. (2016). Do shrubs facilitate oak seedling establishment in Mediterranean pine forest understory? Forest Ecology and Management, 381 , 289-296
<u>Article 4 -</u> Gavinet J., Prévosto B., Bousquet-Mélou A., Baldy V., Gros R. & Fernandez C. (in prep) Do litter-mediated interactions play a role in Mediterranean oak regeneration? En préparation pour Plant and Soil
<u>Article 5 -</u> Prévosto B., Gavinet J., Monnier Y., Corbani A. & Fernandez C. (2016) Influence of neighbouring woody treatments on Mediterranean oak development in an experimental plantation: Better form but weaker growth. <i>Forest Ecology and Management</i> , 362 , 89–98Annexe I, p. 205
<u>Article 6 -</u> Prévosto B., Reque J.A., Ripert C., Gavinet J ., Estève R., Lopez JM. & Guerra F. (2015) Semer les chênes méditerranéens (<i>Quercus ilex, Quercus pubescens</i>): pourquoi, comment et avec quelle réussite? <i>Forêt Méditerranéenne</i> , XXXVI , 3–16

Introduction

La régénération sexuée des espèces végétales permet leur adaptation à des conditions changeantes, la colonisation de nouveaux milieux et détermine en grande partie la composition et la diversité des communautés (Grubb 1977). C'est aussi un processus fondamental pour assurer le maintien d'un couvert végétal ou son renouvellement après perturbation. C'est cependant un processus complexe et fragile (Kitajima 2007). Il regroupe un ensemble de stades de vies (graine, plantule, juvénile) connectés par des processus (dispersion, germination, survie et croissance) qui aboutissent à l'installation d'un nouvel individu mature (Clark et al. 1999, Pausas et al. 2009). Le succès de régénération d'une espèce dépend de la réussite successive de chacune des étapes, de sorte qu'un échec dans une seule des étapes peut compromettre la persistance de tout un peuplement (Houle 1995, Pulido & Díaz 2005). On distingue généralement deux grands types de limitations : i) celles dues à une insuffisance de l'apport de graines, en lien avec un manque d'adultes féconds à proximité, un manque de vecteur de dispersion efficace ou une forte prédation sur les graines et ii) celles dues à une mauvaise installation des plantules, du fait de l'absence de sites favorables pour l'émergence, la survie et la croissance (Clark et al. 1999, Mendoza et al. 2009). La phase de jeune plantule est en effet particulièrement sensible aux conditions environnementales et aux interactions biotiques (Kitajima 2007, Niinemets 2010). Malgré sa courte durée, cette phase a donc une forte importance pour les dynamiques, la composition et la diversité des communautés forestières (Bazzaz 1979, Kobe et al. 1995, Poorter 2007, Green et al. 2014). Dans un contexte de changement global qui met en cause la capacité des espèces à se maintenir et à s'adapter aux conditions futures, la compréhension des facteurs contrôlant les mécanismes de régénération est cruciale notamment pour prédire la réponse des communautés forestières aux changements climatiques (Brooker 2006, Lindner et al. 2010).

Le succès de régénération d'une espèce à un endroit donné dépend non seulement de la présence de graines et de la tolérance de cette espèce aux conditions abiotiques locales, mais aussi des interactions biotiques, en particulier avec la végétation déjà établie (Lortie et al. 2004). La présence de plantes matures peut empêcher ou limiter l'installation de plantules, mais aussi dans certains cas permettre à des espèces de s'installer dans des milieux où leurs tolérances physiologiques au stade de plantules ne leur permettraient pas de survivre sans la présence d'une couverture végétale (Bruno et al. 2003). La gestion de la végétation établie est un des modes d'action par lequel il est possible d'influencer les trajectoires de végétation pour favoriser des espèces cibles (Balandier et al. 2006, Wagner et al. 2006, Valdecantos et al. 2009). Cependant, les interactions entre la végétation établie et des plantules d'espèces cibles sont complexes et varient grandement en fonction de nombreux paramètres, de manière encore incomplètement comprise. Il est donc nécessaire d'examiner, en fonction du contexte local, comment les interactions avec la végétation établie influencent la régénération d'espèces cibles afin de concevoir des stratégies pertinentes de gestion de la végétation.

En Méditerranée, la régénération des espèces forestières est souvent difficile pour de multiples raisons. De nombreuses espèces méditerranéennes présentent à la fois des limitations liées aux graines et à l'installation des plantules (Mendoza et al. 2009). La sècheresse estivale caractéristique du climat méditerranéen représente une contrainte majeure à la survie et à la croissance des jeunes plantules (Marañón et al. 2004, Pérez-Ramos et al. 2012, Vilà & Sardans 1999). De plus, les problèmes de régénération rencontrés par de nombreuses espèces risquent de s'aggraver dans le futur, compte tenu de l'augmentation de la sècheresse prévue par les modèles de changement climatique. Le renforcement de la sècheresse peut, en effet, affecter toutes les étapes du processus de régénération, comme cela a été démontré pour le chêne vert - Quercus ilex L. - une espèce caractéristique du bassin méditerranéen (Pérez-Ramos et al. 2013a). À ces contraintes climatiques viennent s'ajouter des pressions d'origine anthropique. Dès le Néolithique, les espaces méditerranéens ont été intensément occupés et les forêts défrichées, pâturées ou exploitées pour leur bois (Barbero et al. 1990, Quézel & Médail 2003). Cette intense utilisation a conduit à une dégradation de la plupart des forêts et à des problèmes d'érosion des sols, voire de désertification (Barbero et al. 1990, Vallejo et al. 2006). Vers le milieu du XIXè siècle, de vastes opérations de reboisement ont été mises en place pour tenter de mettre un frein à la dégradation des sols et des forêts, en s'appuyant sur des espèces résineuses capables de s'implanter sur des sols très dégradés, comme le pin d'Alep en Espagne et au Sud de la méditerranée (Pinus halepensis Mill; Cortina et al. 2011) ou le pin noir (Pinus nigra Arnold) dans les montagnes du Sud de la France. Au cours du XX^è siècle, en particulier depuis la fin de la deuxième guerre mondiale, l'exode rural et l'abandon des activités agricoles et forestières au Nord du bassin Méditerranéen a conduit à l'expansion des surfaces forestières, principalement par des espèces pionnières arbustives ou résineuses comme le pin d'Alep (Acherar et al. 1984, Barbero et al. 1990). Aujourd'hui, les activités anthropiques continuent de fortement influencer la végétation méditerranéenne à travers la modification des régimes d'incendies (Pausas & Vallejo 1999, Pausas et al. 2008), l'urbanisation et les activités touristiques au Nord ou la surexploitation et le pâturage intensif au Sud du bassin Méditerranéen (Vallejo et al. 2006). Les dynamiques de recolonisation forestière des milieux méditerranéens sont donc relativement récentes et fortement influencées par les activités humaines passées et actuelles. Dans ce contexte, l'écologie de la régénération de nombreuses espèces reste encore mal connue - en particulier en ce qui concerne l'effet de la végétation établie sur la régénération (Valladares & Gianoli 2007).

I. Mécanismes d'interaction entre plantes

La capacité d'une plantule à s'installer dans un endroit donné dépend non seulement des conditions climatiques, mais aussi des interactions avec les plantes voisines déjà établies (Lortie et al. 2004). Les interactions sont dans ce cas dites asymétriques, les plantes déjà installées (que nous appellerons par la suite plantes matures ou plantes « nurses ») ayant un fort impact sur les plantules (plantes « cibles ») tandis que ces dernières n'influencent pas (ou peu) la plante mature. La présence de végétation déjà établie entraîne la modification de nombreux facteurs, dans un sens négatif (compétition) mais aussi positif (facilitation).

I.1 Les interactions négatives : la compétition

Les interactions négatives entre individus peuvent prendre la forme d'une interaction directe entre deux plantes, via une interférence physique ou l'émission de molécules actives (allélopathie), ou d'une interaction indirecte principalement via une compétition pour les ressources (Reynolds & Rajaniemi 2007).

La **compétition pour les ressources** intervient lorsque deux plantes utilisent la même ressource disponible en quantité limitée. Par exemple, le CO₂ est suffisamment abondant et réparti de manière homogène pour qu'on considère qu'il n'y pas de compétition entre les plantes pour cette ressource. Par contre, l'espace, la lumière, l'eau et les nutriments sont généralement disponibles en quantité limitée et la compétition pour les ressources joue un grand rôle dans les communautés végétales (Craine & Dybzinski 2013). L'intensité de la compétition entre deux plantes A et B dépend alors de l'**effet** de la plante A sur le niveau de ressource et de la **réponse** de la plante B à la diminution de cette ressource (Goldberg 1990 ; Figure 1).

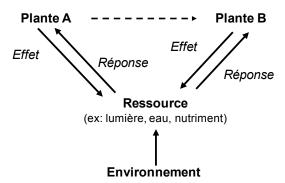


Figure 1: Modèle de compétition entre 2 plantes. Cette compétition peut être directe (flèche en pointillés) - par exemple par préemption de l'espace - ou indirecte (flèches pleines) – par l'intermédiaire d'une ressource. D'après Goldberg (1990) et Reynolds & Rajaniemi (2007).

L'effet d'une plante sur le niveau de ressource dépend de sa taille, de son activité physiologique, de l'allocation de biomasse vers les organes qui acquièrent la ressource et de leur arrangement spatial (Goldberg 1990). La réponse d'une plante au niveau de ressource peut se concevoir selon 2 grands types de stratégie : i) une maximisation de l'acquisition de la ressource et ii) une limitation des pertes. Le premier type de stratégie est souvent relié à un fort effet sur la ressource.

Les ressources en lumière, eau et nutriments possèdent des caractéristiques différentes qui impliquent des mécanismes de compétition différents (Craine & Dybzinski 2013). La lumière est une ressource aérienne directionnelle pour laquelle la compétition est clairement asymétrique et structurée par la hauteur : les individus les plus grands captent le plus de lumière. En plus de cet avantage direct, l'interception de lumière par les individus les plus grands leur donne un avantage compétitif en limitant la lumière disponible pour les individus voisins plus petits. Dans des écosystèmes composés de plusieurs strates de végétation, la lumière décroît donc sous chaque strate. En plus de la hauteur des individus, d'autres paramètres déterminent leur interception de lumière, notamment l'architecture du houppier, la densité du feuillage ou l'angle d'inclinaison des feuilles (Valladares 2004, Mediavilla & Escudero 2010). À faible niveau de lumière, la croissance des plantules est limitée, voire leur survie si les pertes de carbone deviennent supérieures aux gains. L'adaptation des plantes à de faibles niveaux de lumière peut passer par une maximisation des gains de carbone, notamment par une forte allocation aux parties aériennes plutôt que racinaires, des feuilles de grande taille et légères maximisant l'interception de la lumière ou une efficacité de conversion photosynthétique élevée (Givnish 1988, Messier et al. 1999, Valladares & Niinemets 2008). Elle peut aussi passer par une minimisation des pertes de carbone, à travers une croissance lente, des tissus résistants et à longue durée de vie et une forte concentration en composés de défense évitant la prédation (Kitajima 1994, Reich et al. 2003). L'élongation des plantes (augmentation du ratio hauteur/diamètre) en réponse aux changements qualitatifs de lumière sous couvert végétal est impliquée dans des mécanismes d'évitement de l'ombre (Franklin 2008): en favorisant la croissance en hauteur, les plantes voisines pourront être plus rapidement dépassées. Ce type de stratégie est courant pour les plantes pionnières héliophiles, mais n'est pas d'une grande utilité pour les plantes de sous-bois devant faire face à une limitation prolongée de la lumière.

La compétition pour les ressources souterraines est plus symétrique. Elle implique des traits racinaires comme la longueur et la densité des racines, en particulier des racines fines, ou la profondeur d'enracinement (Casper & Jackson 1997). L'absorption efficace des nutriments peut aussi être liée à une forte cinétique enzymatique ou à des associations mycorhiziennes (Casper & Jackson 1997). De même, l'absorption d'eau est régulée par des traits physiologiques liés au fonctionnement hydraulique, comme la conductance stomatique et la résistance du xylème à la cavitation (Vilagrosa et al. 2014). En conditions de faible niveau de ressource, la tolérance à la sècheresse est souvent reliée à un enracinement profond (maximisation du prélèvement), une faible surface évaporative et des feuilles denses (Padilla & Pugnaire 2007, Markesteijn & Poorter 2009, Lopez-Iglesias et al. 2014) ainsi qu'à des échanges gazeux réduits (minimisation des pertes), bien que là encore une variété de stratégies permettent aux espèces de tolérer ou d'éviter la sécheresse (Acherar & Rambal 1992, Vilagrosa et al. 2014). Par exemple, certaines espèces évitent la sècheresse par perte des feuilles durant la saison sèche (Kozlowski & Pallardy 2002). En milieu pauvre en nutriments, la minimisation des pertes passe par des caractères tels que la longévité des tissus ou une forte retranslocation avant la chute des feuilles (Sardans & Peñuelas 2013).

L'allélopathie est une interaction chimique entre plantes. Bien que certains auteurs parlent d'allélopathie pour toute interaction chimique, positive ou négative (Rice 1984), nous nous tiendrons

ici à la définition de l'allélopathie comme un effet inhibiteur d'une plante sur une autre par libération de composés chimiques (Inderjit & Callaway 2003, Fitter 2003). Ces composés - dits allélochimiques sont issus du métabolisme secondaire de la plante, qui n'intervient pas directement dans la croissance de la plante mais joue un rôle important pour la survie et la défense des plantes en interaction avec d'autre organismes et leur environnement (Hartmann 2007). Les allélochimiques appartiennent à trois classes principales : les alcaloïdes, les phénols et les terpènes. Les plantes produisent puis libèrent ces composés dans l'environnement par volatilisation, lessivage, exsudats racinaires ou au cours de la décomposition de la litière (Inderjit & Duke 2003). Dans certains écosystèmes, l'allélopathie peut avoir un impact équivalent à la compétition pour les ressources (Nilsson 1994). L'effet allélopathique potentiel d'une plante dépend de la nature et de la quantité des allélochimiques qu'elle contient et qu'elle libère. La réponse des plantes aux molécules phytotoxiques varie en fonction des espèces (e.g. Fernandez et al. 2013). Ces différences de sensibilité peuvent être liées à une absorption différente des allélochimiques, ou encore à des mécanismes internes de compartimentation ou de détoxification de ces composés (Inderjit & Duke 2003). Les effets allélopathiques sont souvent indirects, via une modification des sols ou des micro-organismes associés (Inderjit & Weiner 2001, Inderjit 2005, Cipollini et al. 2012), par exemple des symbiontes mycorhiziens des plantes cibles (Rose et al. 1983, Souto et al. 2000). L'observation d'interactions allélopathiques repose souvent sur des expérimentations in vitro testant l'effet d'extraits de tissus végétaux sur la germination ou la croissance d'autres plantes (bioessais). Ces méthodes permettent la mise en évidence d'un potentiel allélopathique d'une plante sur une autre, mais ne suffisent pas à démontrer l'existence d'interactions allélopathiques dans des conditions plus réalistes. D'autre part, la distinction sur le terrain entre compétition pour les ressources et allélopathie est particulièrement difficile à réaliser, d'autant plus qu'un effet allélopathique sur une plante cible peut entraîner un avantage vis-à-vis des ressources (Fuerst & Putnam 1983, Inderjit & Callaway 2003).

I.2 La facilitation

L'existence d'interactions positives entre plantes est connue de longue date, notamment par les études portant sur la régénération du cactus Saguaro (*Carnegia giganteum*) dans le désert de Sonora, qui dépend de la présence d'arbustes ou arbres voisins dans son voisinage (Niering et al. 1963). Cependant, ce n'est que récemment que les écologues ont pris conscience que des processus de facilitation se produisent communément dans de nombreux écosystèmes et ont des conséquences importantes pour les communautés végétales (Callaway 1995, Bruno et al. 2003).

Les mécanismes impliqués dans les phénomènes de facilitation reposent sur une atténuation du niveau de stress, une augmentation des ressources ou des interactions indirectes.

L'un des principaux mécanismes évoqués est l'ombrage par la plante mature qui peut atténuer plusieurs facteurs de stress. De très forts niveaux d'irradiance peuvent conduire à des phénomènes de photoinhibition entraînant une baisse de l'assimilation de carbone (Valladares 2004); l'ombrage permet alors de protéger les plantules contre la photoinhibition. L'ombrage atténue également les amplitudes de température (von Arx et al. 2012), limitant ainsi l'exposition au gel ou à de fortes températures qui peuvent directement endommager les tissus des plantules. L'ombrage peut améliorer

le statut hydrique des plantules par diminution de la demande évaporative (Holmgren et al. 1997). L'ombrage diminue aussi l'évaporation au niveau du sol, ce qui peut diminuer la concentration en sel dans les marais salants et permettre ainsi à des plantes de s'installer dans ces milieux très contraignants (Bertness & Callaway 1994).

Le voisinage d'une plante mature peut aussi directement améliorer le niveau de certaines ressources. La décomposition de la litière issue d'une plante adulte peut enrichir le sol en nutriments et ainsi bénéficier aux plantules se développant sous la canopée (e.g. Perez-Moreno & Read 2000, Brearley et al. 2003, Quested et al. 2003). L'exemple des fabacées, qui fixent l'azote atmosphérique et peuvent enrichir le sol sous leurs canopées est un autre exemple bien connu d'amélioration des ressources par la présence d'une plante voisine. La ressource en eau du sol peut être augmentée par limitation de l'évapotranspiration du sol, par des modifications de texture et porosité du sol conduisant à l'augmentation de la capacité de rétention en eau du sol (Joffre & Rambal 1988, Pugnaire et al. 2004) ou encore par des phénomènes de lift hydraulique, c'est-à-dire de remontées d'eau des couches profondes par les racines de la plante mature (Prieto et al. 2011).

La facilitation est dite indirecte lorsque les interactions entre plantes sont modifiées par un troisième protagoniste (Levine 1999). Dans la Figure 2; une plante A a un effet direct négatif sur une plante B. Cependant, si la plante A a un effet négatif sur une plante C, qui a elle-même un effet négatif sur la plante B, alors la plante A peut faciliter indirectement la plante B par réduction de sa compétition avec la plante C. Ce type d'interaction nécessite que l'effet négatif de C sur B soit plus important que celui de A sur B. Par exemple, la suppression d'herbacées très compétitives pour la ressource en eau par l'ombrage de plantes matures peut indirectement faciliter l'installation de plantules d'arbres (Kunstler et al. 2006, Caldeira et al. 2014).

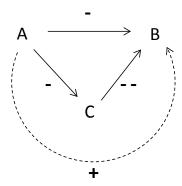


Figure 2 : Modèle de facilitation indirecte. Les flèches pleines représentent une interaction directe, la flèche en pointillés une interaction indirecte. Les signes indiquent le type d'interaction : négative (-), très négative (--) ou positive (+). D'après Levine (1999).

La végétation établie peut aussi indirectement faciliter la régénération d'une espèce donnée par l'intermédiaire d'un agent biotique appartenant à un autre niveau trophique. La présence d'un arbre ou d'un arbuste peut faire office de perchoir pour les oiseaux frugivores et ainsi faciliter la colonisation de nouveaux milieux par des espèces ornitochores (Cavallero et al. 2013). Des plantes matures peuvent faciliter l'installation de plantules d'arbres appétants en les protégeant physiquement des herbivores (Rousset & Lepart 2000, Anthelme & Michalet 2009, Perea & Gil 2014). Enfin, certains

auteurs ont récemment montré que la modification des micro-organismes du sol ou des mycorhizes par une plante peut jouer un rôle dans la facilitation (Richard et al. 2009, Duponnois et al. 2011, Rodriguez-Echeverria et al. 2013).

II. Compétition ou facilitation ? Facteurs influençant le résultat des interactions entre plantes

Les divers mécanismes d'interactions négatives et positives mentionnés ci-dessus ne sont pas exclusifs, au contraire plusieurs mécanismes se produisent généralement simultanément. L'effet observé d'une plante sur une autre est alors la résultante globale de toutes les interactions (Brooker & Callaghan 1998). Lorsque les effets bénéfiques sont supérieurs aux effets négatifs, on observe une facilitation; inversement des effets négatifs plus importants que les positifs conduisent à une compétition (Padilla & Pugnaire 2006, Figure 3). Les deux processus peuvent aussi se contrebalancer pour résulter en un effet neutre.

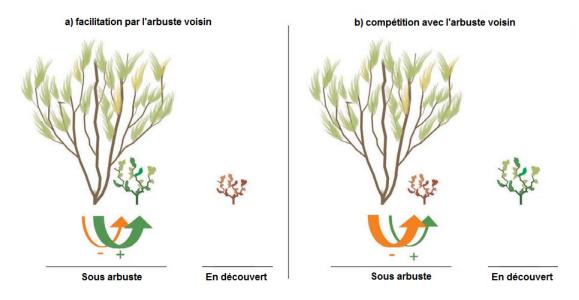


Figure 3 : Facilitation ou compétition dépendent de l'équilibre entre interactions positives et négatives. À gauche (a) les effets positifs sont plus importants que les effets négatifs, la plante cible se porte mieux à proximité de l'arbuste : il y a facilitation. À droite (b) : les effets négatifs surpassent les effets positifs, la plante cible se porte mieux en découvert : il y a compétition. Extrait de Padilla & Pugnaire (2006).

Alors que la compétition a longtemps été considérée comme l'interaction dominante, la mise en évidence d'interactions de facilitation et de leur importance dans les communautés végétales a relancé, ces deux dernières décennies, la recherche des facteurs influençant l'équilibre entre facilitation et compétition.

II.1 Le niveau de stress

L'hypothèse dite du « gradient de stress » (HGS - Bertness & Callaway 1994) propose que la fréquence des interactions positives augmente avec la sévérité environnementale. La sévérité environnementale peut s'entendre en termes de stress – par exemple faible niveau de ressources en eau et nutriments, salinité, températures extrêmes – ou perturbation. Brooker & Callaghan (1998) étendent ce modèle en proposant que la fréquence, mais aussi l'intensité et l'importance de la facilitation augmente avec le degré de stress. Inversement, la compétition serait plus importante dans les milieux plus favorables. Les prédictions de ce modèle impliquent que la nature des interactions varie spatialement le long d'un gradient de stress, par exemple le long d'un gradient altitudinal (Callaway et al. 2002), mais aussi temporellement avec le niveau de stress de l'année considérée (e.g. année sèche ou année humide, Gómez-Aparicio et al. 2004) ou même de la saison au niveau intra-annuel (Brooker & Callaghan 1998, Schiffers & Tielbörger 2006).

Les prédictions de l'HGS ont été vérifiées dans de nombreux contextes (Callaway et al. 2002, Armas et al. 2011, Anthelme et al. 2012, He et al. 2013). Cette hypothèse a cependant aussi généré d'importantes controverses, amenant plusieurs auteurs à proposer une révision du modèle initial.

La validité de cette hypothèse dans les milieux arides, lorsque le stress est lié à un manque d'eau a fait l'objet de débats intenses (Maestre et al. 2005, 2006, Lortie & Callaway 2006). Plusieurs auteurs proposent que l'HGS se vérifierait lorsque le stress n'est pas lié à un manque de ressource – stress lié à la chaleur, le froid ou la salinité par exemple - mais que sa validité reste à vérifier lorsque le stress est lié au manque d'une ressource dont les plantes en interaction ont toutes besoin, comme la lumière, l'eau du sol ou les nutriments (Michalet 2007, Maestre et al. 2009, le Roux & McGeoch 2010). Mod et al. (2014) soulignent cependant que les facteurs de stress, liés à des ressources ou non, covarient le long de gradients environnementaux et interagissent pour définir la sévérité environnementale.

La forme de la relation entre facilitation et sévérité environnementale est aussi discutée (Kawai & Tokeshi 2007, Figure 4). Certains auteurs mettent en évidence une relation linéaire (Armas et al. 2011, Pugnaire et al. 2015), d'autres une relation « en plateau » (le Roux & McGeoch 2010, tracé a Figure 4) et d'autres encore une relation « en cloche » (Michalet et al. 2006, Holmgren & Scheffer 2010). Dans ce dernier cas de figure, les interactions positives atteignent une intensité maximale pour des niveaux de stress intermédiaires puis diminuent pour disparaître à des niveaux de stress extrêmes (tracé b) voire laisser place à un retour à la compétition (tracé c, Michalet et al. 2014). Ces deux derniers types de courbes proviendraient de mécanismes différents provoqués soit par une réponse de la plante cible non linéaire, soit par une décroissance de l'effet de la plante nurse (Michalet et al. 2014). Si le stress est lié à une ressource, la compétition pour les ressources pourrait reprendre le dessus sur les bénéfices procurés par la présence de la plante nurse : un retour à la compétition pourrait s'observer à des niveaux de stress trop forts (Michalet et al. 2014). Ce type de situation a notamment été observé lorsque la ressource en eau est le principal facteur limitant (Maestre & Cortina 2004a). À des niveaux de stress élevés mais non liés à une ressource, le stress conduirait à une baisse de performance des plantes nurses elles-mêmes, qui ne seraient plus à même d'améliorer les conditions pour les plantes cibles. Par exemple, Schöb et al. (2013) étudient la relation entre la vigueur et la morphologie des « coussinets » d'Arenaria tetraquetra L. et son effet sur la diversité d'espèces herbacées le long d'un gradient altitudinal dans le sud de l'Espagne. À forte altitude, les coussinets d'Arenaria sont compacts et larges. Sous les coussinets, le sol est plus riche en matière organique, plus humide et la diversité et l'abondance des espèces herbacées plus élevées qu'en l'absence d'*Arenaria*. Par contre, à faible altitude, les paramètres physiologiques indiquent une faible vigueur d'*Arenaria*, qui se traduit par des coussinets moins denses et plus petits, qui améliorent peu les propriétés du sol et la diversité des herbacées.

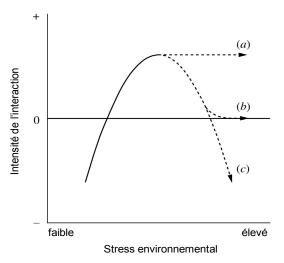


Figure 4: relation entre stress environnemental et interactions: différentes formes possibles. Extrait de Kawai & Tokeshi (2007).

Ces débats montrent que l'hypothèse du gradient de stress est un cadre utile mais insuffisant pour prédire les interactions entre espèces (e.g. Maestre 2009, Michalet & Pugnaire 2016).

II.2 Les caractéristiques des espèces en interaction

Dans un même environnement, pour un même niveau de stress, la direction et l'intensité des interactions entre plantes varient en fonction de l'identité des espèces en interaction (Callaway 1998, Michalet 2007).

La **forme de vie** des espèces matures influencent grandement leur effet sur des plantules (Balandier et al. 2006, Gómez-Aparicio 2009, He et al. 2013). Par exemple, dans une méta-analyse des interactions dans des milieux dégradés de différents écosystèmes, Gómez-Aparicio (2009) montre globalement un effet négatif des herbacées mais un effet neutre à positif des arbustes et arbres (Figure 5).

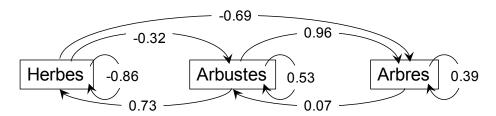


Figure 5: Interaction entre herbes, arbustes et arbres mises en évidence par Gómez-Aparicio (2009) à partir d'une méta-analyse. Les valeurs représentent la moyenne du logarithme du ratio des chances de survie avec voisin par rapport à sans voisin (Odd Ratio). Des valeurs positives indiquent une facilitation, des valeurs négatives une compétition. Pour la croissance, les valeurs sont différentes mais les signes identiques, à l'exception de l'effet des arbres sur eux-mêmes qui devient légèrement négatif.

Ces effets différents sont liés à des caractéristiques propres à chaque forme de vie qui impactent leur effet sur les ressources. Les herbacées exercent une forte compétition pour les ressources souterraines mais interceptent peu de lumière : leur effet est généralement fortement négatif, surtout dans des systèmes où l'ombrage est l'un des principaux mécanismes de facilitation. Les arbustes et les arbres conduisent généralement à des interactions moins compétitives et souvent positives, en raison de leur fourniture d'ombrage et de leur capacité à améliorer les ressources en eau et en nutriments (Callaway & Walker 1997). Les arbustes étant de taille inférieure, ils pourront être dépassés plus rapidement par des plantules: la durée de la compétition aérienne et de l'ombrage sur les plantules sera donc plus courte (Balandier et al. 2006, Prévosto et al. 2016). En ce qui concerne les espèces cibles, il a été montré que les arbres sont globalement plus souvent facilités que les autres formes de vie (Gómez-Aparicio 2009, He et al. 2013).

Cependant, au sein de ces formes de vie coexistent des espèces aux stratégies très différentes, ayant à la fois des effets sur les ressources et des réponses très différentes. Par exemple, au sein des herbacées, il a été montré que les graminées ont une capacité de prélèvement des ressources souterraines plus fortes que les dicotylédones en lien avec une plus forte densité de racines fines et, en conséquence, des effets négatifs plus marqués sur des plantules voisines (e.g. Coll et al. 2003). Dans une méta-analyse d'études conduites dans le Sud de l'Espagne incluant 16 espèces nurses arbustives différentes, Gómez-Aparicio et al. (2004) montrent que les effets positifs sur des plantules sont plus intenses lorsque les arbustes sont des légumineuses et moins intenses voire négatifs lorsque les arbustes sont des Cistes (Cistus sp.). Ces résultats sont probablement liés à l'existence d'interactions chimiques, les légumineuses étant connues pour leur fixation d'azote et les cistes pour leurs propriétés allélopathiques. Des différences dans le niveau d'interception des ressources peuvent aussi conduire à un effet différent en fonction de l'espèce d'arbuste considéré (Rolo et al. 2013, Leiva et al. 2015). De la même manière, la réponse des espèces cibles à la présence de voisins dépend probablement de différentes stratégies d'acquisition de ressources et de tolérance au stress (Maestre et al. 2009). Gómez-Aparicio et al. (2004) montrent par exemple que les pins sont moins facilités par les arbustes que les autres espèces arborées, ce qui peut s'expliquer par leur meilleure tolérance à la sècheresse et moins bonne tolérance à l'ombre. La tolérance à l'ombre est pointée par plusieurs études comme facteur clé expliquant qu'une espèce puisse être facilitée par des plantes voisines (Callaway 1992, Pages & Michalet 2006). Liancourt et al. (2005) ont étudié les interactions entre 3 espèces cibles ayant différents niveaux de tolérance à la sècheresse et de capacité compétitive (dans le sens de capacité à prélever les ressources rapidement en réponse à une augmentation des ressources). Ils montrent que la facilitation est plus intense pour les espèces intolérantes au stress et à forte capacité compétitive. De manière générale, il a été suggéré que les espèces éloignées de leur optimum écologique sont plus susceptibles d'être facilitées (Choler et al. 2001, Madrigal-González et al. 2014).

L'utilisation de **traits fonctionnels** peut permettre de décrire la stratégie des espèces et de mieux comprendre les mécanismes d'interaction à l'œuvre. On entend par trait fonctionnel des traits morphologiques, physiologiques ou phénologiques affectant la survie, croissance ou reproduction des individus (Violle et al. 2007). En effet, certains traits fonctionnels sont liés à l'effet des plantes sur les facteurs environnementaux ou à leur réponse à ces facteurs (voir par exemple les traits évoqués dans la

partie I sur les mécanismes d'interaction). Par exemple, une stratégie d'optimisation de la capture des ressources lumineuses sera liée notamment à une forte surface foliaire, des feuilles à fort ratio surface/ masse et une forte plasticité morphologique, tandis que les espèces à stratégie conservative présenteront plutôt les traits inverses (Grime 1977, Valladares et al. 2000, Westoby et al. 2002, Valladares & Niinemets 2008). Les traits physiologiques traduisent de manière fine les stratégies des plantes vis-à-vis des facteurs environnementaux (e.g. Vilagrosa et al. 2014) et sont révélateurs du type et du niveau de stress subi par la plante. Enfin, les traits phénologiques révèlent les stratégies temporelles employées par les espèces pour exploiter les ressources et faire face aux périodes de stress (Kikuzawa 1995, Caffarra & Donnelly 2010). L'utilisation de traits fonctionnels permet de standardiser la description des plantes pour les comparer entre elles et présente ainsi un potentiel pour généraliser les résultats obtenus dans diverses études (Clark et al. 2012, Butterfield & Callaway 2013, Soliveres et al. 2014).

La densité des espèces « nurses »

La densité des plantes matures influence les plantules, à travers une modulation de leur effet sur les ressources et sur les facteurs de stress : par exemple, plus un peuplement forestier est dense plus il intercepte de lumière (Sonohat et al. 2004) – mais moins il atténuera les écarts de températures par rapport au découvert (von Arx et al. 2013). En se basant sur l'hypothèse de gradient de stress, Callaway & Walker (1997) proposent qu'en conditions de fort stress abiotique la facilitation augmente avec la densité des espèces voisines tandis qu'en conditions plus favorables, la compétition augmente avec la densité (Figure 6). Dans le sud de l'Espagne, Schöb et al. (2013) montrent effectivement une augmentation de la facilitation avec la compacité de la plantes nurse *Arenaria tetraquera*, mais Bellot et al. (2004) trouvent au contraire une augmentation des effets négatifs du pin d'Alep sur divers arbustes feuillus au fur et à mesure que la densité du peuplement augmente.

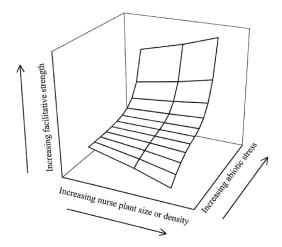


Figure 6 : Modèle de Callaway & Walker (1997) sur l'effet de la densité (ou taille, ou âge) des espèces nurses sur l'importance relative des interactions positives le long d'un gradient de stress abiotique. L'augmentation de la densité des voisins intensifie la compétition à faible niveau de stress et intensifie la facilitation à fort niveau de stress. Les interactions positives augmentent avec le stress abiotique.

Le stade de développement des espèces cibles

L'effet d'une plante sur une autre peut aussi varier en fonction du stade de développement de la plante cible (e.g. graine, plantule, juvénile). Le stade de développement d'un individu s'entend comme une fonction de son âge, de son taux de croissance et de sa longévité. En se développant, un individu voit sa taille augmenter ce qui lui confère une meilleure capacité compétitive : par exemple, un individu plus grand peut surmonter ses voisins et capter plus de lumière, le développement de racines plus profondes peut lui permettre d'échapper à la compétition d'espèces herbacées (Balandier et al. 2006). Ce développement lui permet aussi de mieux tolérer une sècheresse temporaire ou encore une perte de biomasse par herbivorie (Niinemets 2010). Cependant, les besoins en ressources augmentent aussi en fonction de la taille de l'individu : il a été montré que les besoins en lumière augmentent avec la taille des individus du fait d'une plus forte proportion de tissus non photosynthétiques (Messier 1999). Du fait d'une augmentation des besoins en ressources et d'une augmentation de la tolérance au stress, les interactions négatives sont souvent supposées augmenter avec l'âge de l'espèce cible. Ainsi, dans le désert du Colorado, Miriti (2006) montrent que la présence d'individus adultes de l'arbuste Ambrosia dumosa améliore la performance de ses propres plantules mais décroît celle d'individus plus âgés. Le même type de résultat est trouvé par plusieurs études, notamment par Armas & Pugnaire (2009) concernant l'effet de Pistacia lentiscus sur Juniperus phoenicea dans le sud de l'Espagne. Des résultats contradictoires sont cependant observés : par exemple, Soliveres et al. (2010) constatent une baisse de la compétition entre la graminée Stipa tenacissima (plante nurse) et l'arbuste Lepidium subulatum suite au développement de ce dernier, probablement car le développement de l'arbuste lui a permis d'éviter la compétition en dépassant la plante nurse. De même, Prévosto et al. (2016, Annexe 1) montrent que la compétition de l'arbuste Coronilla valentina sur des plantules de chêne diminue dès que ces derniers ont dépassé l'arbuste.

III. Interactions entre plantes et régénération en forêt méditerranéenne

III.1Compétition et facilitation dans les écosystèmes méditerranéennes

Les écosystèmes méditerranéens sont contraints par un climat caractérisé par une combinaison de fortes chaleurs et de faibles précipitations en été, souvent accompagnées de forts niveaux d'irradiance. La sècheresse estivale représente l'une des principales causes de mortalité des plantules d'arbres (e.g. Marañón et al. 2004, Pérez-Ramos et al. 2012). D'après l'hypothèse du gradient de stress, la facilitation peut donc jouer un rôle important dans l'installation de plantules d'arbres. Ce stress estival est cependant plus ou moins marqué selon les contextes locaux : le niveau de précipitations peut varier fortement du climat méditerranéen aride au sub-humide, et l'altitude, l'exposition ou encore la profondeur et la texture des sols vont fortement moduler l'intensité du stress hydrique, autant de facteurs particulièrement hétérogènes en Méditerranée (Quézel & Médail 2003, Vallejo et al. 2006, Blondel 2006). Plusieurs études mettent en avant une forte représentation des interactions positives dans les milieux secs (Flores & Jurado 2003, Gómez-Aparicio et al. 2004, Armas et al. 2011). Les mécanismes de facilitation évoqués sont essentiellement l'amélioration des conditions microclimatiques par l'ombrage de la canopée mais aussi l'amélioration des ressources souterraines, eau, matière organique ou nutriments (Gómez-Aparicio et al. 2005a, Padilla & Pugnaire 2006). Concernant l'effet bénéfique de l'ombrage, Holmgren et al. (1997) considèrent qu'en milieu sec, le coût photosynthétique de l'ombrage est plus à même d'être compensé par un bénéfice hydrique pour les espèces cibles car les différences d'humidité atmosphérique existant entre les milieux ouverts et les milieux fermés sont plus marquées qu'en climat plus humide.

Cependant, la compétition pour l'eau peut aussi entraîner des interactions négatives. Par exemple, dans le sud de l'Espagne Maestre & Cortina (2004a) ont étudié les interactions entre Stipa tenacissima (plante nurse) et Pistacia lentiscus (plante cible) le long d'un gradient de précipitations de 90 à 180mm/an. Ils constatent une augmentation de l'effet positif de la plante nurse jusqu'à un niveau de précipitations d'environ 140mm, puis les interactions positives décroissent en intensité pour finalement constater un retour à la compétition à l'extrémité la plus aride du gradient. Pour expliquer cela, ils proposent que dans des conditions de trop fort stress hydrique, les bénéfices hydriques procurés par l'ombrage d'une plante voisine ne compensent pas son prélèvement d'eau. Valladares et al. (2008) montrent, en effet, que la présence d'une canopée conduit à une réduction de l'humidité du sol et aggrave les conséquences d'une année sèche. De même, des études trouvent une facilitation de l'installation de plantules de chêne par des arbustes uniquement lors d'une année humide mais pas lors d'une année sèche (Leiva et al. 2015) ou uniquement avec un apport d'eau par irrigation (Badano et al. 2009). Ces deux études suggèrent qu'en conditions trop sèches la compétition pour la ressource en eau viendrait annuler les effets bénéfiques de l'ombre. La compétition pour l'eau est bien documentée entre des herbacées (en particulier des graminées) et des plantules, mais moins claire entre espèces ligneuses (Vilà & Sardans 1999). L'influence d'un couvert arbustif ou arboré sur le bilan en eau est complexe car il réduit les apports en interceptant une partie des précipitations et consomme de l'eau, mais réduit les pertes par évapotranspiration du sol et du sous-étage et peut redistribuer verticalement l'eau du sol (Aussenac 2000, Prieto et al. 2011). Il reste donc difficile de prédire les interactions pour l'eau entre espèces ligneuses.

De plus, la présence d'une couverture végétale modifie à la fois le niveau de ressources en eau et en lumière. Ces deux facteurs interagissent de manière encore débattue. D'une part, un compromis entre la tolérance à l'ombre et à la sècheresse est attendu du fait d'adaptations opposées pour tolérer chacun de ces 2 stress, notamment allocation aux parties aériennes pour la tolérance à l'ombre, aux parties racinaires pour la tolérance à la sècheresse (Smith & Huston 1989). Ceci implique que les plantes ne peuvent pas tolérer à la fois une limitation de lumière et d'eau (Niinemets & Valladares 2006). Plusieurs études démontrent une meilleure tolérance à la sècheresse en pleine lumière qu'à l'ombre (Valladares & Pearcy 2002, Rodríguez-Calcerrada et al. 2008). Pourtant, d'autres études montrent une amélioration de la survie de plantules à l'ombre en milieu sec (e.g. Gómez-Aparicio et al. 2005a, Badano et al. 2011), un phénomène attribué à la baisse des températures, de la demande évaporative et de la photoinhibition par l'ombrage. Enfin, des études en conditions contrôlées ne trouvent pas d'interaction entre le niveau d'irradiance et de stress hydrique ou trouvent un effet interactif uniquement pour certaines espèces (Sack & Grubb 2002, Sánchez-Gómez et al. 2006). À partir d'une méta-analyse sur le sujet, Holmgren et al. (2012) mettent en évidence un effet probablement non linéaire de la sècheresse le long un gradient d'irradiance. À très faible niveau d'irradiance, la limitation de la photosynthèse et les compromis entre allocations aériennes et racinaires empêcheraient une bonne tolérance à la sècheresse. A très forte irradiance, l'effet de la sècheresse serait aggravé du fait de l'augmentation simultanée de la température et de la demande évaporative, voire de phénomènes de photoinhibition. Sack et al. (2003) montrent cependant que certaines plantes survivent en sous-bois très ombragé dans des milieux arides. Ces plantes convergent vers une stratégie conservative qui limite la demande à la fois en eau et en lumière : des feuilles à longue durée de vie, physiquement protégées, à faible surface spécifique foliaire et une allocation relativement forte vers les compartiments souterrains. En conclusion, l'ombrage d'une canopée peut améliorer ou aggraver les effets de la sècheresse estivale, notamment en fonction du niveau d'ombrage et de la stratégie de l'espèce considérée.

III.2Interactions entre plantes et dynamiques forestières

Après une perturbation ou suite à l'abandon de terres agricoles, l'évolution de la végétation en Méditerranée suit schématiquement la séquence suivante : formations herbacées et/ou arbustives, arbres pionniers comme le pin d'Alep, espèces feuillues de fin de succession (Barbero et al. 1990, Zavala et al. 2000). La Figure 7 illustre ces dynamiques en Provence calcaire et montre comment des incendies récurrents peuvent modifier les trajectoires.

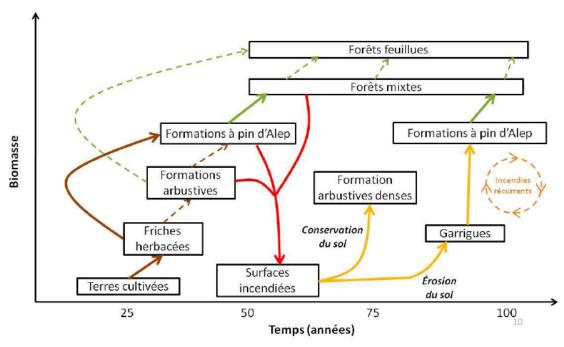


Figure 7 : Dynamique de la végétation en Provence calcaire. Les flèches en pointillés indiquent des transitions moins probables du fait de l'intervention d'incendies récurrents. D'après Tatoni (2007) modifié par Monnier (2011)

Cependant, les mécanismes d'interaction entre stades de végétation conduisant à ces dynamiques sont encore sont peu clairs.

La théorie de succession autogénique de Clements (1916) considère que les espèces présentes à chaque stade de la succession modifient le milieu de manière à ce qu'il devienne plus favorable pour d'autres espèces qui les remplaceront graduellement. En d'autres termes, les espèces pionnières facilitent l'installation des espèces de stades de succession plus tardifs. Dans cette vision, les stades pionniers sont indispensables pour permettre l'installation des stades ultérieurs. Connell & Slatyer (1977) montrent cependant qu'une même succession végétale peut être observée quel que soit le type d'effet de la végétation pionnière sur les espèces de fin de succession. Dans un modèle basé sur la compétition, les espèces pionnières empêchent l'établissement des autres espèces, qui ne peuvent s'installer qu'une fois les espèces pionnières disparues. Les espèces de fin de succession étant plus longévives que les espèces pionnières, elles vont tout de même progressivement dominer les communautés. Dans un modèle où les espèces pionnières n'affectent pas l'installation des autres espèces, la succession végétale est uniquement déterminée par les caractéristiques des espèces : les espèces de fin de succession ont une croissance plus lente ou sont arrivées sur le site plus tard que les espèces pionnières, mais tolèrent mieux les modifications environnementales engendrées par les espèces pionnières, notamment la faible disponibilité de lumière. En passant en revue les données empiriques disponibles, Connell & Slatyer (1977) concluent que le modèle de compétition domine largement. En forêt tempérée, la compétition pour la lumière est considérée comme le moteur des dynamiques forestières : les modèles de dynamiques forestières se basent essentiellement sur la réponse des espèces à la lumière et leur capacité à tolérer l'ombre (e.g. Canham et al. 1994, Pacala et al. 1996, Messier et al. 1999). Cependant, ces modèles basés sur la lumière ne sont pas forcément pertinents en milieu méditerranéen où la disponibilité en eau joue un rôle prépondérant dans la distribution et la performance des espèces (Zavala et al. 2000).

Le rôle des interactions allélopathiques dans les dynamiques des forêts méditerranéennes est encore peu pris en compte. De nombreuses espèces méditerranéennes sont pourtant particulièrement riches en métabolites secondaires et ont de forts potentiels allélopathiques (Bonanomi et al. 2011a, Scognamiglio et al. 2013). Certaines études ont notamment montré des phénomènes d'autotoxicité qui peuvent être impliqués dans la mauvaise régénération du pin d'Alep (Fernandez et al. 2008) et du Ciste ladanifer (*Cistus ladanifer* L., Alías et al. 2006) sous eux-mêmes. Fernandez et al. (2013) ont aussi montré que des macérats de pin d'Alep pouvaient inhiber ou favoriser des plantules d'espèces herbacées, les résultats obtenus en laboratoire étant cohérents avec la différence d'espèces constatées sur le terrain en présence ou absence de pin d'Alep. Récemment, Fernandez et al. (2016) ont montré un effet négatif de macérats d'aiguilles de pin d'Alep sur le chêne pubescent (*Quercus pubescens* Willd.), qui pourraient ralentir la succession.

III.3Implications en termes de gestion et restauration des écosystèmes forestiers

L'utilisation des arbustes comme plantes nurses pour la restauration des forêts méditerranéennes est de plus en plus avancée comme une pratique à développer (Castro et al. 2004, Gómez-Aparicio et al. 2004, Padilla & Pugnaire 2006) : en ciblant l'introduction des espèces cibles à proximité d'arbustes favorisant leur installation, on espère améliorer le succès tout en diminuant les coûts des opérations de restauration. Cependant, ce type de pratique requiert une bonne connaissance des conditions dans lesquelles des interactions positives sont susceptibles de se produire. La plupart des expérimentations portant sur les arbustes nurses ont été menées en condition aride ou semi-aride. La pertinence de ces méthodes en milieu méditerranéen sub-humide est moins évidente. De plus, comme mentionné précédemment différentes espèces d'arbustes peuvent donner des résultats différents (Rolo et al. 2013, Leiva et al. 2015), mais encore peu d'études se sont intéressées à comprendre cet effet spécifique (Bonanomi et al. 2011b).

Le modèle de facilitation de Clements a fortement influencé les gestionnaires forestiers dans leurs stratégies de restauration des terrains dégradés (Maestre & Cortina 2004b). Les stades pionniers de pin d'Alep ont ainsi été considérés comme une étape nécessaire pour l'établissement d'espèces feuillues de fin de succession, argument mis en avant pour l'utilisation de cette espèce dans de vastes campagnes de reforestation en Espagne ou en Israël (Pausas et al. 2004, Cortina et al. 2011). Les patrons spatiaux montrent effectivement une plus forte abondance de jeunes *Quercus ilex* et *Quercus pubescens* sous peuplements de pins pionniers (Lookingbill & Zavala 2000), mais ce résultat peut être dû à une dissémination préférentielle des chênes sous les pins par l'intermédiaire du geai (Gómez 2003). D'autres études montrent au contraire un effet négatif du pin d'Alep sur des arbustes feuillus (Maestre et al. 2003, Bellot et al. 2004) qui pourrait être lié à une compétition pour l'eau (Bellot et al. 2004) ou à des interactions indirectes avec des herbacées (Maestre et al. 2004). Plusieurs auteurs concluent que le pin d'Alep n'accélère pas les dynamiques de succession comme escompté (Maestre & Cortina 2004b, Chirino et al. 2006). Le rôle du pin d'Alep pour l'installation d'autres espèces, en particulier des feuillus de fin de succession, est donc peu clair.

La densité du peuplement de pin d'Alep semble jouer un rôle important. Elle peut facilement être contrôlée par les gestionnaires par des éclaircies plus ou moins fortes, mais la pertinence de cette pratique et son niveau d'intensité optimal sont encore loin d'être compris. Bellot et al. (2004) dans le sud de l'Espagne et Prévosto et al. (2011) dans le sud de la France montrent une augmentation des interactions négatives avec la densité du pin d'Alep, plaidant pour de fortes éclaircies. Par contre, Gómez-Aparicio et al. (2009) et Sheffer et al. (2013) trouvent une abondance de jeunes chênes plus importante sous couvert intermédiaire de pin. Cependant, dans ces différentes études la notion de « densité du peuplement » est appréhendée de manière différente : par la densité des arbres (nombre de tiges à l'hectare), la surface terrière – souvent utilisée par les gestionnaires pour déterminer des opérations sylvicoles - ou encore des mesures d'ouverture de la canopée ou d'irradiance. L'application de méthodes d'éclaircies requiert donc de préciser les mécanismes d'interaction selon les caractéristiques du peuplement dans différents contextes.

De plus, l'éclaircie d'un peuplement de pin d'Alep peut conduire à une colonisation du sous-bois par une végétation spontanée dont l'impact sur la régénération reste à évaluer en milieu méditerranéen. En effet, l'ouverture de la canopée peut donner lieu au développement d'espèces très compétitives qui peuvent bloquer la régénération d'arbres moins compétiteurs (Lorimer et al. 1994, Royo & Carson 2006). La présence de canopée peut alors indirectement faciliter la régénération d'espèces arborées par facilitation indirecte. En milieu où le principal facteur limitant est la lumière, ce phénomène est courant et conduit au constat que les couverts arborés modérés sont les plus favorables à la régénération car ils permettent de limiter le développement d'une strate de sous-bois compétitive, tout en allégeant les limitations de lumière (Paquette et al. 2006). En Méditerranée, ce type d'interactions à trois strates est encore peu étudié, mais Caldeira et al. (2014) montrent par exemple que l'effet positif d'un couvert arboré sur l'installation des chênes lièges provient d'une facilitation indirecte par suppression des herbacées. À partir d'une analyse des données de l'IFN espagnol, Vayreda et al. (2013) trouvent par contre un effet léger mais positif du couvert de sous-bois sur l'abondance de plantules de pins et sur la croissance de plantules d'espèces feuillues. Dans le sous-bois de forêts de pin noir en Catalogne, Martín-Alcón et al. (2015) observent aussi un effet positif du recouvrement d'arbustes de sous-bois sur la densité de plantules de chênes, mais cet effet est modulé par le degré d'ouverture de la canopée et peut devenir négatif pour de forts recouvrements arbustifs. La question de l'effet des arbustes en sous-bois reste donc à explorer plus en détail.

IV. Le cas des espèces feuillues en forêt méditerranéenne

IV.1 Intérêt des espèces feuillues pour la résilience des écosystèmes forestiers méditerranéens

La grande part d'incertitude liée aux changements climatiques conduit à rechercher des méthodes favorisant la résilience des forêts (Lindner et al. 2014), c'est-à-dire maximisant leur capacité à maintenir ou stabiliser ses fonctions fondamentales en réponse à une perturbation (Mori 2016). L'augmentation de la représentation des espèces feuillues est considérée comme une stratégie particulièrement intéressante pour améliorer la résilience des écosystèmes forestiers méditerranéens face aux changements climatiques (Vallejo et al. 2006, Lindner et al. 2008, Schelhaas et al. 2010, FAO 2013, Jönsson et al. 2013, Villar-Salvador 2016).

Les écosystèmes méditerranéens sont actuellement dominés par des espèces résineuses, notamment le pin d'Alep (*Pinus halepensis*). Cette espèce pionnière et frugale a bénéficié à la fois de l'abandon des terres agricoles (Acherar et al. 1984) et des campagnes de reforestation, notamment en Espagne (Ortuño 1990, Cortina et al. 2011). Or, le pin d'Alep forme habituellement de vastes peuplements monospécifiques, très inflammables et qui favorisent l'expansion des feux de forêts par leur couvert continu (Pausas et al. 2004, 2008). La régénération de cette espèce repose sur la présence de cônes sérotineux qui libèrent des graines matures après passage du feu. Cependant, cette stratégie de régénération n'est plus efficace lorsqu'un incendie intervient avant la maturité des peuplements (Daskalakou & Thanos 1996, Ne'eman et al. 2004). Un intervalle de feux inférieur à 10-20 ans peut donc conduire à une absence de régénération (Daskalakou & Thanos 1996, Pausas et al. 2008). Les peuplements de pin d'Alep sont donc relativement peu résilients face à une augmentation des fréquences d'incendies.

En revanche, la plupart des espèces feuillues possèdent la capacité de rejeter de souche à partir de réserves stockées dans les parties souterraines. Elles favorisent par conséquent une récupération plus rapide du couvert végétal après un incendie et seraient donc moins sensibles à des incendies fréquents (Keeley 1986, Pausas et al. 2004, Schelhaas et al. 2010), permettant une meilleure protection des sols. Certains auteurs considèrent par conséquent les espèces feuillues rejetant de souche comme des espèces « clé de voûte » pour la résilience des écosystèmes forestiers face aux incendies de forêt (Puerta-Piñero et al. 2012). Les espèces feuillues sont, de plus, considérées comme moins sensibles face aux forts vents grâce à un enracinement plus profond que les conifères (Schelhaas et al. 2010).

De manière générale, une plus grande diversité est supposée favoriser un bon fonctionnement des écosystèmes et leur résilience face aux perturbations (Yachi & Loreau 1999, Elmqvist et al. 2003), en particulier dans le cas des écosystèmes forestiers (Thompson et al. 2014). Par exemple, les peuplements diversifiés sont moins sensibles à des attaques d'insectes herbivores et de pathogènes que les peuplements monospécifiques (Pautasso et al. 2005, Jactel & Brockerhoff 2007, Guyot et al. 2015). Cet aspect est particulièrement intéressant dans les cas du pin d'Alep qui est assez sensible aux attaques d'insectes (Maestre & Cortina 2004b). Les peuplements de pin d'Alep limitent la richesse des espèces de sous-bois (Chirino et al. 2006) tandis que les peuplements comprenant plusieurs espèces d'arbres favorisent généralement la biodiversité en fournissant différents micro-habitats (Cavard et al. 2011). La diversité d'espèces d'arbres a aussi été reliée à une meilleure productivité des forêts méditerranéennes (Vilà et al. 2007, Ruiz-Benito et al. 2014). Le mélange d'espèces permettrait aussi une meilleure résilience face à un épisode de sècheresse (Mölder & Leuschner 2014, de Dios García et al. 2015), bien que d'autres études ne concluent pas qu'il y ait un intérêt particulier au mélange pour cet aspect (Grossiord et al. 2014). Les principaux mécanismes établissant le lien entre diversité et fonctionnement de l'écosystème sont (i) l'augmentation de la probabilité d'avoir des espèces efficaces dans leur réponse à une perturbation ou dans leur utilisation des ressources limitantes dans des conditions changeantes et ii) l'existence de complémentarité fonctionnelle entre les espèces, optimisant l'utilisation des ressources (Loreau 2000).

Favoriser les espèces feuillues est donc proposé comme stratégie pour améliorer la biodiversité et la résilience des forêts méditerranéennes, en particulier dans les paysages dominés par des peuplements

pionniers et inflammables comme le pin d'Alep. Afin d'atteindre cet objectif, une bonne connaissance des conditions permettant l'implantation et le développement des espèces feuillues est donc nécessaire.

IV.2 La régénération des feuillus méditerranéens

Les chênes

Les espèces feuillues de fin de succession sont généralement des chênes, notamment dans le sud de la France : *Quercus ilex* L. et *Quercus pubescens* Willd. La régénération naturelle sexuée des chênes est lente et aléatoire, car de nombreux obstacles peuvent entraver le processus à chaque étape (Figure 8).

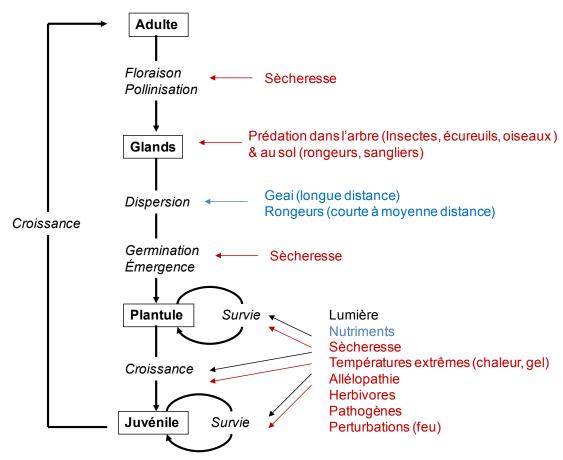


Figure 8 : Cycle de régénération du chêne et principales menaces sur les différents stades. En rouge, les facteurs négatifs, en bleu, les facteurs positifs. L'influence de la lumière peut être positive ou négative. Modifié d'après Tyler et al. (2006) et Pausas et al. (2009).

La production de glands est très irrégulière au niveau interannuel, avec des années de très fortes productions suivies de production faible voire nulle. Le régime de précipitation semble jouer un rôle dans cette variabilité inter-annuelle, les années plus humides favorisant notamment une bonne production (Abrahamson & Layne 2003, Pérez-Ramos et al. 2010). Les glands sont souvent consommés dans la canopée même par des larves. Le vecteur principal de dissémination des glands est le geai des chênes (*Garrulus glandarius*), qui peut les cacher à plusieurs centaines de mètres voire quelques kilomètres de l'arbre source et montre une préférence pour certains habitats comme les pinèdes (Gómez 2003). Les coléoptères et rongeurs peuvent aussi disperser les graines sur de plus

petites distances (quelques mètres, Pérez-Ramos et al. 2013b). Cependant les rongeurs sont un vecteur de dispersion peu efficace du fait de taux de prédation très élevés : des expériences examinant le devenir de glands de chêne disposés sur le sol montrent qu'environ 3% seulement des glands sont cachés par les rongeurs, le reste étant consommé (Gómez et al. 2008, Pérez-Ramos et al. 2013b). Cette prédation massive des glands, par les rongeurs mais aussi par les sangliers, est d'ailleurs un obstacle majeur à la régénération (Puerta-Piñero 2010, Leverkus et al. 2013). La germination des glands dépend en grande partie des réserves contenues dans la graine (Urbieta et al. 2008, Pérez-Ramos et al. 2012) mais nécessite tout de même une humidité ni trop faible (Broncano et al. 1998, Pérez-Ramos et al. 2012), ni trop élevée (Urbieta et al. 2008). La proximité d'une source de graines est un facteur primordial pour la recolonisation des chênes (Gómez-Aparicio et al. 2009), ce qui peut être problématique dans des paysages où les chênes se font rares.

Ces limitations liées aux graines peuvent être surmontées par des semis artificiels avec protection contre la prédation (Prévosto et al. 2015a, Annexe 2), mais le choix d'un micro-site adapté reste important pour assurer la survie et la croissance des plantules. Les chênes sont des espèces à croissance très lente. Les chênes décidus comme le chêne pubescent sont considéré comme moins résistant à la sècheresse, car ils dominent les forêts matures dans des conditions hydriques relativement favorables (étage supra-méditerranéen ou sols profonds), tandis que le chêne vert domine dans les situations les plus contraignantes (Barbero et al. 1990, Zavala et al. 2000, Quézel & Médail 2003, Rameau et al. 2008). Cependant, les données historiques et paléoécologiques attribuent au chêne pubescent une aire bien plus étendue qu'actuellement et suggèrent que l'impact anthropique soit en grande partie responsable de la diminution de son aire de répartition au profit du chêne vert (Barbero et al. 1990, Reille et Pons 1992).

Le chêne vert est décrit comme une espèce très conservative (Valladares et al. 2000, Mediavilla & Escudero 2003), ce qui lui permet de survivre à de forts niveaux d'ombrage et de sècheresse combinés (Sánchez-Gómez et al. 2008), mais une certaine quantité de lumière semble nécessaire pour lui permettre de dépasser le stade de plantule (Espelta et al. 1995, Martín-Alcón et al. 2015). Le chêne pubescent est par contre considéré comme capable d'une meilleure croissance dans des environnements favorables (Miglioretti 1987). L'intervention de phénomènes d'allélopathie dans l'installation de plantules de chênes a été peu étudiée, mais une expérimentation de Li & Romane (1997) montre que le sol issu de forêt de chêne vert inhibe la germination du chêne vert, mais pas celle du chêne pubescent.

Enfin, la régénération asexuée des chênes méditerranéens par rejet de souche est utilisée depuis longtemps pour la production de bois de chauffage. Cette gestion en taillis permettait de renouveler relativement rapidement le stock de bois en s'appuyant sur les réserves accumulées dans la souche et en s'affranchissant ainsi de la longue et difficile phase de germination et d'installation des plantules. Or, ce type de reproduction ne favorise pas le brassage génétique nécessaire à l'adaptation à un environnement qui change. De plus, les réserves de la souche peuvent s'épuiser au bout d'un certain temps. Dans le sud de la France, l'exploitation des taillis a majoritairement été abandonnée après la seconde guerre mondiale. Aujourd'hui, les taillis de chêne sont vieillissants et souvent en assez mauvais état sanitaire : de nombreuses descentes de cimes sont observées, surtout chez le chêne

pubescent. La régénération sexuée de ces taillis est problématique : des plantules apparaissent mais ne se développent pas, sans que les raisons en soient encore élucidées (Bourdenet 1996, Prévosto et al. 2013).

Autres espèces feuillues

Les autres espèces feuillues méditerranéennes sont soit des espèces arborées secondaires, ne formant pas de peuplements denses, soit des espèces arbustives de milieux ouverts ou de sous-bois. Dans la plupart des cas, leur dynamique de recolonisation est récente et fortement influencée par le régime de perturbation, de sorte que leur autécologie est peu connue en particulier dans la phase de régénération.

V. Objectifs et structure de la thèse

L'analyse de la littérature montre que de nombreuses incertitudes persistent quant à la nature et aux mécanismes des interactions entre plantes, et en particulier entre végétation pionnière et plantules d'espèces de fin de succession en forêt méditerranéenne. Sur le plan appliqué, l'amélioration des connaissances sur ce sujet est nécessaire pour proposer des méthodes de gestion de la végétation et de sélection des espèces en fonction des habitats pour favoriser la régénération d'espèces feuillues, dans l'objectif de restaurer, diversifier ou améliorer la résilience des écosystèmes forestiers.

L'objectif de cette thèse est de mieux comprendre les interactions entre une végétation établie de début de succession – pin d'Alep et formations arbustives – et l'installation de plantules feuillues. L'accent sera mis sur la compréhension des mécanismes d'interactions, à travers l'analyse :

- i. De l'effet de la végétation sur les principales ressources du milieu (eau et lumière) et les facteurs de stress non liés directement à une ressource (température et demande évaporative) à travers des mesures de terrain, ainsi que sur son effet sur le sol via la décomposition de la litière.
- ii. De la réponse des plantules sera analysée à travers l'analyse de leurs performances et de traits fonctionnels à même de traduire les mécanismes d'interaction.

Les espèces feuillues étudiées sont principalement les chênes en raison de leur place prépondérante dans les forêts matures de fin de succession, mais également d'autres espèces couvrant une large gamme de forme de vie et de groupe fonctionnel.

La **Partie I** analyse l'**effet du pin d'Alep**, l'une des principales espèces pionnières arborées, sur l'environnement et l'installation d'espèces feuillues de milieu et de fin de succession. La question centrale de cette partie est de définir dans quelles conditions les interactions avec la régénération sont négatives ou positives. Les hypothèses testées sont :

- L'effet du pin d'Alep est modulé par la densité, une densité intermédiaire étant plus à même de produire des interactions positives
- Les réponses des espèces feuillues diffèrent et sont plus susceptibles d'être positives pour les espèces intolérantes au stress
- Dans les sites aux conditions stressantes, les interactions sont plus positives et la densité optimale de pin d'Alep plus forte

Dans le <u>Chapitre 1</u>, l'effet du pin d'Alep par rapport au découvert est examiné en testant l'hypothèse que cet effet varie avec i) la densité du couvert forestier, ii) les traits des espèces cibles et iii) l'âge des espèces cibles (entre 1 et 6 ans). Ce chapitre se compose d'un article publié dans *Journal of Applied Ecology* sur 4 espèces feuillues secondaires, complété par des résultats non publiés sur les chênes vert et pubescent.

Le <u>Chapitre 2</u> se centre sur l'installation d'espèces feuillues dans des peuplements de pin d'Alep. Il analyse comment la modulation de la surface terrière du pin d'Alep par éclaircie influence les facteurs environnementaux, le développement du sous-bois et l'installation de plusieurs espèces feuillues dans 2 sites expérimentaux, en France et en Espagne. Nous faisons l'hypothèse qu'une éclaircie modérée est plus favorable car elle permet de conserver l'effet bénéfique de l'ombrage et de limiter la croissance du sous-bois, tout en allégeant les limitations de lumière. En se basant sur l'Hypothèse du Gradient de Stress, on s'attend toutefois à ce qu'une éclaircie forte du pin d'Alep soit plus favorable en France (zone climatique méditerranéen subhumide) qu'en Espagne (zone climatique semi-aride). Enfin, on s'attend à ce que les différentes espèces testées répondent de manière différente à l'éclaircie. Ce chapitre se compose d'un article publié dans *Annals of Forest Science*.

La **Partie 2** examine le rôle de la **strate basse** – essentiellement **arbustive** – sur l'installation de chêne vert et pubescent. La revue de la littérature montre en effet une influence plutôt positive de la strate arbustive et négative de la strate herbacée par rapport au plein découvert. Ces hypothèses sont-elles vérifiées en milieu méditerranéen subhumide et peut-on les formuler également dans des conditions de sous-bois ? L'hypothèse est que la strate arbustive génère des interactions:

- Plus positives lorsque les conditions du site sont stressantes
- Plus positives lorsque les espèces cibles sont intolérantes au stress
- Plus positive en l'absence de couvert arboré est absent
- D'intensité variable en fonction des espèces d'arbuste

Le <u>Chapitre 3</u> examine l'effet d'une strate basse ayant spontanément colonisé les sous-bois de peuplements éclaircis de pin d'Alep. Les performances de plantules de chêne vert et chêne pubescent sont reliées au recouvrement des strates arbustives et herbacées spontanées dans 2 sites situés dans le sud-est de la France. L'hypothèse de départ est une influence négative de la strate herbacée et positive de la strate arbustive, plus forte pour le chêne pubescent (intolérant au stress) et dans un site aux conditions plus difficiles. Ce chapitre se compose d'un article publié dans la revue Forest Ecology and Management.

Le <u>Chapitre 4</u> vise à approfondir les mécanismes d'interaction entre strate arborée, arbustive et plantules de chênes à travers une modification des facteurs environnementaux. L'hypothèse testée est qu'en milieu découvert les arbustes ont un effet facilitateur grâce à l'atténuation des irradiances et températures extrêmes, tandis qu'en sous-bois la strate arborée joue déjà ce rôle et les arbustes ont un effet positif moins marqué. Ce chapitre teste aussi l'impact de l'identité et de la morphologie de l'espèce d'arbuste sur l'interception des ressources lumineuses et sur l'installation des plantules.

Les parties 1 et 2 se centrent donc sur l'effet de la végétation sur les facteurs environnementaux comme explication des réponses des plantules.

La **Partie 3** s'intéresse aux **interactions chimiques** avec la végétation établie, par l'intermédiaire de la décomposition de la litière des plantes matures. Ces interactions peuvent-elles jouer un rôle sur le développement des plantules? Peut-on mettre en évidence un effet différent en fonction de la composition chimique de la plante nurse et de l'espèce cible? Les résultats obtenus sur le terrain peuvent-ils être en partie expliqués par ces interactions chimiques?

Le <u>Chapitre 5</u> étudie le rôle des interactions chimiques *via* la décomposition de la litière des espèces arbustives et arborées considérées dans les chapitres précédents sur le développement de plantules. Grâce à une expérimentation en pépinière, nous testons l'hypothèse que différentes qualités chimiques de litières entraine une modification des propriétés du sol, qui ont en retour un effet sur le développement des plantules de chêne. L'hypothèse est que les litières les plus riches en métabolites secondaires auront un effet négatif sur les microorganismes et les plantules. Ce chapitre se compose d'un article en préparation pour *Plant & Soil*.

La structure globale de la thèse est résumée dans la Figure 9.

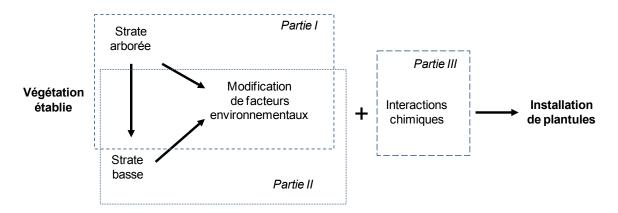


Figure 9 : Structure globale de la thèse

MATÉRIEL ET MÉTHODES

Cette thèse repose sur des approches expérimentales in situ et en pépinière.

Les expérimentations *in situ* ont consisté à introduire des plantules d'espèces cibles sous différents couverts végétaux et à suivre leurs performances ainsi qu'à analyser l'effet des différents couverts végétaux sur plusieurs paramètres environnementaux. Ces expérimentations permettent de se centrer sur la phase d'installation des plantules, en évitant les effets confondants des études observationnelles liés notamment à la dissémination préférentielle des graines dans certains habitats.

L'expérimentation en pépinière vise à aborder l'effet des interactions chimiques entre les principales espèces arborées et arbustives testées sur le terrain et les plantules. Nous nous sommes centrés sur les interactions chimiques liées à la décomposition des litières.

VI. Dispositifs expérimentaux in situ

Plusieurs dispositifs expérimentaux ont été utilisés, permettant d'aborder l'effet de plusieurs types de couverts végétaux (arborés, arbustifs et herbacés) dans différents sites aux conditions contrastées (Tableau 1). Deux sites sont situés en France dans le département des Bouches-du-Rhône et un site en Espagne dans la province de Valence (Figure 10).

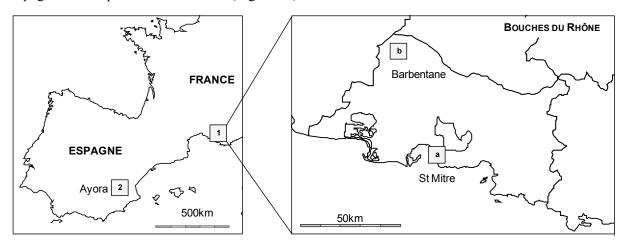


Figure 10 : Localisation des sites expérimentaux

Une partie des dispositifs expérimentaux a été mis en place avant le début de la thèse par l'Irstea sous la direction de Bernard Prévosto (Site 1a, dispositif en pinède et site 1b - voir tableau ci-dessous) ou par le CEAM sous la direction de Ramón Vallejo et Alberto Vilagrosa (Site 2). Ces expérimentations ont permis d'avoir des données sur la survie et la croissance à 3 ans (site 2), 5ans ou 8 ans (sites 1a et 1b). Elles ont été complétées par la mise en place en début de thèse d'une expérimentation visant à approfondir le rôle de la strate arbustive (site 1a). Les données de microclimat et de traits fonctionnels des plantules ont été acquises pendant la thèse. Dans l'ensemble des dispositifs, les plantules ont été protégées de la prédation et de l'herbivorie afin de se concentrer sur l'effet des ressources et du microclimat.

Tableau 1 : Récapitulatif des interactions étudiées dans les différents sites expérimentaux (les espèces de chênes sont soulignées)

Site expérimental	Localisation	Ecosystème	Espèces cibles	Espèce(s) en interaction	Chapitres de la thèse	Année de mise en place
1a -St Mitre les Remparts	Bouches du Rhône, France	Pinède	Quercus ilex, Quercus pubescens Fraxinus ornus, Sorbus domestica, Arbutus unedo, Pistacia lentiscus, Ceratonia siliqua	Pinus halepensis	Chapitres 1 & 2 (strate arborée) Chapitre 3 (strate arbustive de sousbois)	2007 (chênes) 2010 (autres essences)
		Formation arbustive & Pinède	Quercus ilex, Quercus pubescens	Quercus coccifera, Cistus albidus, Rosmarinus officinalis, Phyllirea angustifolia, Ulex parviflorus	Chapitre 4	2013
1b-Barbentane	Bouches du Rhône, France	Pinède	Quercus ilex, Quercus pubescens	Divers arbustes (principalement <i>Q. coccifera</i>)	Chapitre 3	2005
2-Ayora	Valence, Espagne	Pinède	Quercus ilex ballota, Quercus faginea Fraxinus ornus, Acer granatense, Arbutus unedo, Rhamnus alaternus	Pinus halepensis	Chapitre 2	2010

VI.1 Site 1 : St Mitre les Remparts, pinède et formations arbustives

Le site expérimental

Le principal site expérimental est situé sur la commune de St Mitre les Remparts (43°4'N; 5°0'W), dans le département des Bouches du Rhônes à 80km au Nord-Ouest de Marseille. Le site était autrefois utilisé pour des cultures et aménagé en terrasses. Une partie du site, située sur un plateau à 130m d'altitude, est actuellement recouverte par des pinèdes régulières à pin d'Alep d'environ 50-60 ans qui se sont mise en place après un incendie (date non connue avec précision). En bas du plateau se trouvent des terrasses dont la végétation a été maintenue ouverte plus longtemps par des activités de pâturage, recouverte de formations arbustives et en cours de colonisation par le pin d'Alep. Sur ce site ont donc été testés l'influence i) d'un couvert de pin d'Alep à différentes densités et ii) d'une strate arbustive en découvert et en sous-bois sur des plantules de chêne et autres espèces feuillues.

La température moyenne annuelle est de 15.2°C et les précipitations moyennes de 545mm (1980-2010, station météo d'Istres). Pour les années qui ont concerné l'expérimentation (2008-2014), on constate que les pluies ont été beaucoup plus abondantes que la normale sur la période 2008-2011 ainsi qu'en 2014, avec en particulier un été pluvieux les années 2011 et 2014. Par contre, en 2012 et 2013 la pluviométrie a été inférieure à la normale avec 327 mm et 483 mm (Figure 11).

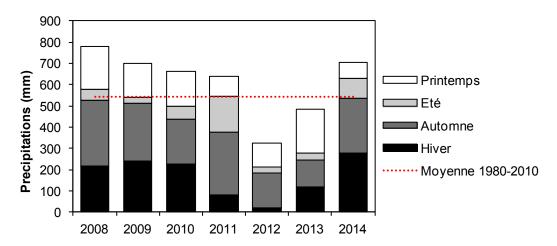


Figure 11 : Répartition des précipitations annuelles lors des années d'expérimentation

Les sols sont sur constitués d'un limon sableux avec très peu d'éléments grossiers sur roche mère calcaire gréseuse (calcarénite), mais largement anthropisés du fait du passé agricole du site. Un sol forestier se reconstitue lentement sous pinède, avec des horizons organiques de surface encore minces (moins de 10 cm). La profondeur du sol jusqu'à la roche est en moyenne de 40cm et varie de 20 à 50 cm. La potentialité de ce substrat est moyenne (7, selon le modèle d'évaluation de la potentialité forestière du Cemagref qui varie de -80 à+80).

Dispositif 1: interactions avec le pin d'Alep

Les interactions avec le pin d'Alep ont été abordées via l'introduction de plantules de feuillues sous différents couverts de pin d'Alep obtenus par éclaircie. Le dispositif comprend 12 placettes en forêt de

25m x 25m sur lesquelles ont été appliqués trois intensités d'éclaircie: le témoin non éclairci qui correspond à des peuplements denses et fermés (surface terrière de 30 m²/ha), l'éclaircie faible qui abaisse la surface terrière à environ 20 m²/ha, l'éclaircie forte qui abaisse la surface terrière à environ 10 m²/ha. Les éclaircies des placettes ont été réalisées en octobre 2007 par l'équipe de l'ONF. Le sousbois arbustif a été coupé au ras du sol et les rémanents évacués. Ce dispositif est complété en découvert par 4 placettes de 10m x 10m, débroussaillées puis maintenues ouvertes par arrachage régulier de la végétation ligneuse.



Photo 1: Dispositif d'étude des interactions avec le pin d'Alep à différentes densités à St Mitre. Chaque traitement est répliqué sur 4 placettes de 25 x 25 m. Photos prises en 2014.

Sur chaque placette ont été introduites des espèces feuillues.

En novembre 2007, des semis de glands de chêne vert (*Quercus ilex*) et de chêne pubescent (*Quercus pubescens*) ont été réalisés dans chaque placette forestière puis en novembre 2009 en découvert. Les glands de chêne pubescent et de chêne vert ont été ramassés à l'automne sur plusieurs individus et dans plusieurs sites présentant des caractéristiques écologiques proches de celles du site expérimental. Les glands ont ensuite été flottés et triés visuellement pour écarter les semences endommagées et conservés au froid humide jusqu'à leur mise en place. A chaque point de semis, 3 glands de la même espèce ont été disposés dans un potet creusé manuellement (environ 10cm x 10 cm et 4-5cm de profondeur), recouverts d'une couche de terre puis d'une grille métallique pour les protéger de la prédation par les rongeurs et enfin d'une couche supplémentaire de terre. Sur chaque placette, les points de semis ont été disposés en lignes en alternant chêne vert et chêne pubescent, à raison de 52 points de semis par placette pour chaque espèce en forêt et 20 points de semis en découvert.

En novembre 2009, des plants de 5 autres espèces feuillues ont été introduits. Les espèces introduites sont le cormier ou sorbier domestique (*Sorbus domestica*), le frêne à fleurs (*Fraxinus ornus*), le caroubier (*Ceratonia siliqua*), l'arbousier (*Arbutus unedo*) et le pistachier (*Pistacia therebinthus*) –

voir plus bas description des espèces cible étudiées. Les plants sont tous de provenance locale et ont été conditionnés en godets WM de contenance 560 cm3 avec un substrat composé d'un mélange 50% tourbe, 50% écorce, triés et mesurés en pépinière (diamètre, hauteur), afin de sélectionner les plants de dimensions comparables, puis marqués au niveau du collet avant d'être plantés sur le terrain. La plantation a été effectuée à la pioche à raison de 18 plants par espèce (20 en découvert) soit au total 1480 plants. Après plantation, les plants ont été coupés 3-4 cm au dessus du collet pour limiter le choc de transplantation.

Dispositif 2 : effet de la strate arbustive en découvert et sous-bois

Un dispositif expérimental supplémentaire a été mis en place au début de cette thèse sur ce même site, afin d'approfondir les interactions chêne-arbuste et examiner si cet effet variait i) en découvert et en sous-bois, ii) en fonction des espèces arbustives.

Les glands de chêne ont été récoltés à l'automne 2012 sur plusieurs individus matures sur le site, puis triés et stockés comme décrit précédemment. La mise en place s'est faite aussi de manière similaire, mis à part que les points de semis comprennent cette fois 2 glands de chaque espèce de chêne afin de s'assurer que les 2 espèces partagent le même microsite. Des points de semis ont été mis en place en découvert et dans les parcelles éclaircies de pin d'Alep où le sous-bois s'était développé, en testant 5 types de couvert arbustif en forêt : chêne kermès (*Quercus coccifera*), ciste (*Cistus albidus*), romarin (*Rosmarinus oficinalis*) et filaire (*Phyllirea angustifolia*) et témoin (absence d'arbuste) et deux supplémentaires en découvert : ajonc de provence (*Ulex parviflorus*) et jeunes pins d'Alep.







Photo 2: Dispositif testant l'effet d'arbustes de différentes espèces sur des plantules de chêne. Plantules installées en découvert sous abri d'ajonc de provence (A) et de romarin (B) et points de semis en forêt sous abri de filaire (C). Sur cette dernière photo, les protections ont été soulevées et les glands consommés par les sangliers...

Initialement, 560 potets ont été mis en place en Novembre 2012. Cependant, durant l'hiver 2012/2013 la quasi totalité des points de semis ont été dévastés par les sangliers... preuve que la prédation par les sangliers peut représenter un obstacle majeur à la régénération des chênes! Aucune prédation n'ayant pourtant été observée lors des expériences de semis précédentes, il semblerait que la population ait fortement augmenté. Suite à cette destruction du dispositif expérimental, les glands ont été réinstallés en forêt en mars 2013 après pose d'un grillage autour des 12 parcelles. La clôture des terrasses étant impossible en découvert, des jeunes plantules ont été élevées en pépinière à partir des mêmes glands et mis en terre à 3 mois, en mai 2013. À chaque point, un plant de chêne vert et un plant de chêne

pubescent ont été mis en place côte à côte. Au total, 200 potets ont été mis en place en forêt et 260 plants de chaque espèce en découvert, soit 40 emplacements par type de couvert arbustif dans chaque milieu (forêt et découvert). Les plantules ont été protégées de l'herbivorie par des manchons en plastique en forêt, par des abris en grillage plus solides en découvert en raison du passage occasionnel de troupeaux. Les plants et points de semis ont été installés à chaque fois en bordure nord de l'arbuste (Castro et al. 2004, Gómez-Aparicio et al. 2004).

VI.2 Site 2 : Barbentane, pinède

Le site expérimental est localisé sur la commune de Barbentane (43°5'N-4°4'W), à environ 100km au nord de Marseille. Le site est situé sur une pente douce orientée au nord à une altitude de 105m. La température moyenne annuelle est de 14°C et les précipitations annuelles de 689mm (1991-1996, station météo d'Avignon). Les sols sont calcaires et très superficiels avec une texture limoneuse et une très forte charge en éléments grossiers et une profondeur moyenne de 15cm.

Le site était autrefois utilisé pour du pâturage puis a été colonisé par des peuplements de pin d'Alep. Le peuplement de pin d'Alep, d'environ 90 ans, a été éclairci en 2003 à $12\text{m}^2/\text{ha}$ (Photo 3). Différents traitements du sol ont été testés dans le but de favoriser la régénération du pin d'Alep: crochetage, brûlage dirigé à différentes intensité, broyage de la végétation, avec enlèvement ou non des rémanents issus de l'éclaircie. Dix traitements ont ainsi été appliqués sur des parcelles de 14m x 14m réparties en 4 blocs. Ces traitements ont abouti à un développement hétérogène d'une strate herbacée dominée par le brachypode rameux (*Brachypodium retusum* (Pers.) Beauv.) et d'une strate arbustive composée principalement de chêne kermès (*Quercus coccifera*), chêne vert (*Quercus ilex*) et buis (*Buxus sempervirens* L.).



Photo 3 : Vue du peuplement de pin d'Alep de Barbentane

Des glands de chêne pubescent et de chêne vert ont été introduits en automne 2005. Les glands ont été collectés, triés et mis en place de la même manière que sur le site de St Mitre (dispositif 1). Dix points de semis par placette et par espèce ont été mis en place, pour un total de 400 points de semis par espèce de chêne. Sur chaque point de semis, le couvert herbacé et arbustif a été estimé visuellement en

utilisant un cercle de 25cm de rayon par une méthode proche de l'abondance/dominance de Braun-Blanquet : 1 = <1%, 2 = [1-5%[, 3 = [5-25%[, 4 = [25-50%[, 5 = [50-75%[, 6 = [75-100%]]. La survie et les dimensions (hauteur et diamètre) des plantules ont été analysées en relation avec le couvert herbacé et arbustif. Ces résultats sont comparés à ceux issus du site de St Mitre selon la même approche et présentés dans le chapitre 2, partie 1.

VI.3 Site 3: Ayora, pinède

Ce site est géré par le CEAM (Centro de Estudios Ambientales del Mediterraneao) en Espagne. Il est situé sur la commune d'Ayora, dans la région de Valence. Le dispositif suit les mêmes objectifs que le dispositif 1 de St Mitre, à savoir tester l'impact d'une éclaircie de pin sur l'installation de jeunes plants de différentes espèces feuillues.

Le peuplement de pin étudié ici est issu d'une plantation. De la même manière qu'à St Mitre, 2 intensités d'éclaircie ont été appliquées sur des peuplements initiaux denses de 32m²/ha. Le dispositif comprend 3 placettes clôturées de 30 x 30m pour chaque traitement : témoin non éclairci, éclaircie modérée (G=12.5m²/ha) et éclaircie forte (G=7.5m²/ha).







Photo 4 : Dispositif expérimental d'Ayora : effet d'une éclaircie du pin d'Alep sur l'installation de plantules d'espèces feuillues.

Les espèces feuillues ont été plantées à la pelle mécanique à partir de plants de 1 an de provenance locale élevés en pépinière à raison de 15 plants par parcelle et par espèce. Les espèces introduites sont l'arbousier (*Arbutus unedo* L.), le chêne vert (*Quercus ilex ballota* Desf.) et le frêne à fleurs (*Fraxinus ornus* L.), aussi testés à Saint Mitre, ainsi que le chêne marcescent *Quercus faginea* Lam., le nerprun alaterne (*Rhamnus alaternus* L.) et l'érable *Acer opalus granatense* Boiss.

VII. Dispositif expérimental en pépinière

Pour tester l'existence d'interactions chimiques entre les principales espèces nurses testées sur le terrain et des plantules de chêne, une expérimentation a été mise en place en pépinière afin de distinguer l'allélopathie de la compétition pour les ressources, tout en essayant de se rapprocher le plus possible des conditions naturelles.

Nous avons choisi de tester l'effet de la litière, une des voies de libération des métabolites secondaires, qui donne aussi lieu à une libération de nutriments. Le potentiel allélopathique de la litière a été montré pour de nombreuses espèces méditerranéennes (Bonanomi et al. 2011a). De plus, un effet négatif de la litière de *Cotinus coggygria* (arbuste de sous-bois de chênaie pubescente) sur le

développement racinaire de plantules de chêne pubescent 2 mois après germination a été montré dans une expérience préalable (stage de Master 1, Peano 2011). Le choix de la litière est aussi fondé sur l'importance quantitative des apports de litière dans les écosystèmes naturels (Cebrian 1999). Par exemple, pour le pin d'Alep la production de litière annuelle a été estimée entre 100 et 327g/m²/an (Navarro et al. 2013, Lopez-Lopez et al. 2013). Le substrat utilisé est composé en majeure partie de sol naturel prélevé sur le site de St Mitre et la litière est disposée directement sur le substrat, afin de se rapprocher des conditions naturelles. Les expériences en allélopathie testent souvent l'effet de macérat de feuilles ou de litière, mais l'existence, en conditions naturelles, de solutions aussi concentrées que les macérats utilisés reste à prouver : on teste donc plutôt un potentiel allélopathique. De plus, les macérats ne permettent d'étudier que l'effet des molécules solubles, tandis que la décomposition des litières peut libérer d'autres types de molécules, y compris des composés transformés.

Les espèces de litière testées sont le pin d'Alep, le chêne pubescent, le romarin, le ciste blanc, le chêne kermès et le cotinus.

Les litières ont été récoltées sur les sites de St Mitre (espèces de découvert et pinède) et de l'O₃HP (espèces de chênaie), à l'aide de bacs à litière et en secouant les branches sur lesquelles se trouvaient des feuilles sénescentes. Les glands de chêne ont été récoltés à l'automne 2012 sur plusieurs arbres à proximité du site de St Mitre, triés par flottaison puis mis à germer dans un substrat organique. En juillet 2013, des plantules de dimensions similaires ont été choisies et repiquées dans des pots de 10L contenant un mélange de sol calcaire sablo-limoneux récolté à St Mitre, de perlite et de sable grossier (ration 3 :1 :1). La perlite et le sable ont été rajoutés pour s'adapter aux conditions de pépinière en ayant un substrat plus drainant. Chaque pot a été assigné à l'un des 8 traitements : témoin (sans litière), litière artificielle, ou litière de l'une des 6 espèces testées (Photo 5).





Photo 5 : Vue du dispositif expérimental en pépinière. Chaque pot contient une plantule de chêne (2 espèces : chêne vert et chêne pubescent) et un traitement de litière (8 modalités). A droite, vue d'une plantule de chêne pubescent avec de la litière de pin d'Alep.

La litière artificielle est réalisée en morceaux de fibre de verre afin de mimer l'effet physique de la litière sans effet chimique (Schlatterer & Tisdale 1969). Chaque combinaison de traitement et d'espèce de chêne a été répétée 10 fois, soit 160 pots au total. La litière a été apportée à raison de 10g par pot tous les 6 mois pendant 2 ans, soit 40g au total. Au bout de 6 mois, la litière de l'espèce se décomposant le plus rapidement (*Cotinus coggygria*) était pratiquement entièrement décomposée. La quantité de 10g par pot représente 520g/m²/an, soit une valeur supérieure aux apports annuels estimés

par analyse de la littérature (entre 200 et 330g/m² selon les espèces et les sites). La litière accumulée (horizon OL) sous les espèces testées a été estimée sur le site de St Mitre entre 400 à 1400g/m², avec une forte variation intraspécifique (pesée de la litière contenue dans un quadrats de 20x20cm, 5 réplicats par espèce). Les pots ont été recouverts d'un filet afin d'empêcher la sortie ou l'entrée de matériel végétal. Les pots ont été arrosés à l'aide d'asperseurs afin de simuler une précipitation naturelle sur la litière. Les traitements ont été répartis aléatoirement dans les pots et les pots ont été régulièrement changés de place afin de limiter des effets liés à l'hétérogénéité de l'apport en eau par les asperseurs.

VIII. Les espèces cibles étudiées

Les informations présentées ci-dessous sont principalement issues de Quézel & Médail (2003) et Rameau et al. (2008), sauf pour l'érable de grenade où elles sont tirées du site du ministère de l'agriculture, de l'alimentation et de l'environnement d'Espagne (MAGRAMA).

VIII.1 Les chênes

Les chênes (famille des Fagacées) sont les principales espèces arborées feuillues de méditerranée, ce sont les espèces dominantes en fin de succession forestière.

Le chêne vert (*Quercus ilex* L.) est une espèce sclérophylle sempervirente, qui tolère tous les types de substrats et se retrouve dans une grande variété de conditions écologiques. C'est une espèce qui rejette vigoureusement et rapidement de souche (Barbero et al. 1990) ce qui a probablement conduit l'homme à la favoriser pour la récolte de feu de bois. Le chêne vert présente un fort polymorphisme ayant donné lieu à plusieurs distinctions taxinomiques en sous-espèces, mais dont les critères génétiques et morphologiques restent peu clairs. La distinction la plus courante scinde *Quercus ilex* en deux sous-espèces, *Quercus ilex ilex* L. à partir de l'Est de la France et *Quercus ilex rotundifolia* Lam de la péninsule ibérique au Maghreb, incluant la sous espèce *Quercus ilex ballota* Desf (Quézel & Médail 2003).

Les chênes décidus — ou chênes blancs - ont également une taxinomie assez ambigüe. On distingue généralement un ensemble septentrional dont fait partie *Quercus pubescens* Willd., et un ensemble ibéro-maghrebin dominé par *Quercus faginea*, très polymorphe (Quézel & Médail 2003). Le chêne pubescent est aussi présent dans les zones tempérées. En Méditerranée, il domine dans l'étage supra-méditerranéen mais peut être présents dans des climats plus arides sur des sols profonds. Il tolère bien le froid, mieux que le chêne vert. Les chênes blancs sont considérés plus sensibles à la sècheresse et aux perturbations que les chênes sclérophylles, mais présentant une meilleure croissance en milieu à bilan hydrique favorable (Barbero et al. 1990). Cependant, les données historiques et paléoécologiques attribuent aux chênes blancs une aire bien plus étendue qu'actuellement et suggèrent que l'impact anthropique soit en grande partie responsable de la diminution de son aire de répartition au profit du chêne vert (Barbero et al. 1990, Reille et Pons 1992, Quézel & Médail 2003).



Photo 6 : Plantules de chêne vert (*Quercus ilex* L., à droite) et de chêne pubescent (*Quercus pubescens* Willd., à gauche) installés sur le terrain à St Mitre.

Dans cette thèse, l'installation des chênes vert pubescent a été étudiée dans tous les dispositifs expérimentaux, sur le terrain et en pépinière. Dans le site situé en Espagne, le chêne vert étudié est *Quercus ilex ballota* et le chêne blanc *Quercus faginea*.

VIII.2 Autres espèces feuillues

D'autres espèces feuillues moins abondantes et moins connues que les chênes ont été étudiées, en interaction avec une strate arborée de pin d'Alep (partie I). Ces espèces couvrent différentes formes de vie (arbustive et arborée), de type de phénologie (sempervirente ou décidue) et de tolérances écologiques.

Espèces étudiées sur le site de St Mitre et Ayora

L'arbousier (*Arbutus unedo* L., Ericaceae) est un arbuste sempervirent sclérophylle commun sur sols acides mais pouvant aussi se développer sur calcaire, pouvant atteindre des hauteurs de 10m. Il est présent sur quasiment tout le pourtour méditerranéen, principalement aux étages thermo et mésoméditerranéens. C'est une espèce très longévive, thermophile, xérophile et héliophile, à dissémination endozoochore. Ses fruits charnus sont comestibles et son bois utilisé pour le chauffage.

Le **frêne à fleurs** (*Fraxinus ornus* L., Oleaceae) est un arbre décidu pouvant atteindre 15m de haut, à dissémination anémochore et hydrochore. Cette espèce serait naturelle à l'Est du Var ainsi que dans une zone côtière de la région de Valence, mais subspontanée entre ces deux zones notamment en Provence occidentale (Quézel & Médail 2003). C'est une espèce décrite comme thermophile, héliophile mais tolérant un ombrage léger et nécessitant des sols à bilan hydrique faible à moyen.

Espèces étudiées sur le site de St Mitre uniquement

Le **pistachier térébinthe** (*Pistacia terebinthus* L., Anacardiaceae) est un arbuste décidu pouvant atteindre 5m de haut. C'est une espèce héliophile ou de demi-ombre, mésoxérophile à xerophile, à dissémination endozoochore.

Le **cormier** (*Sorbus domestica* L., Rosaceae) est un arbre décidu à dissémination endozoochore. C'est une espèce présente sur substrats calcaires ou acides, courante dans la zone méso et supraméditerranéenne en accompagnement des chênaies pubescentes ou en lisières de boisements. Elle est aussi présente plus au nord, bien que plus rare. Elle est décrite comme relativement thermophile,

héliophile ou de demi-ombre et supportant des sols à bilan hydrique faible. Ses fruits charnus sont comestibles et son bois est utilisé en ébénisterie, lutherie, marqueterie.

Le **caroubier** (*Ceratonia siliqua* L., Fabaceae) est un arbre sempervirent thermophile caractéristique de l'étage thermo-méditerranéen mais qui craint les gelées. Il est cultivé dans certains pays du Sud de la Méditerranée pour son fruit, la caroube. En France, il n'est présent que de manière ponctuelle le long de la côte méditerranéenne (peuplements probablement sub-spontanés). Il est considéré comme espèce menacée et fait l'objet de réglementation pour sa protection. L'introduction d'espèces plus tolérantes à la sècheresse a été avancée par certains comme une mesure d'anticipation du changement climatique (Lindner et al. 2008).



Photo 7 : Jeunes feuillus introduits sur le site de St Mitre. De gauche à droite : arbousier, frêne à fleurs, sorbier domestique, pistachier térébinthe, caroubier.

Espèces étudiées sur le site d'Ayora uniquement

Le **nerprun alaterne** (*Rhamnus alaternus* L., Rhamnaceae) est un arbuste sempervirent sclérophylle qui peut atteindre 6m de haut. Il est largement réparti dans le bassin méditerranéen, thermophile et xérophile et ne tolère pas le froid, à dissémination endozoochore.

L'érable de Grenade (*Acer opalus granatense* Boiss., Sapindaceae) est une espèce endémique des montagnes du Nord de l'Afrique, du sud et de l'Est de l'Espagne. C'est une espèce thermophile mais nécessitant un microclimat relativement humide et ombragé, à dissémination anémochore. Elle est sur la liste des espèces vulnérables en Andalousie et des espèces en voie de disparition dans la Région de Murcie.





Photo 8 : Jeunes feuillus introduits sous pinède à Ayora (Espagne). À gauche, *Rhamnus alaternus* ; à droite *Acer granatense* (photo CEAM)

IX. Mesures expérimentales

IX.1 Paramètres abiotiques

Nous avons cherché à caractériser l'effet des différents couverts végétaux sur les principaux facteurs environnementaux affectant les plantules en méditerranée : la lumière, l'humidité du sol, la température et l'humidité de l'air.

La lumière

La transmission de la lumière dans le domaine utile à la photosynthèse, ou PAR (Photosynthetically Active Radiation, de 400 à 700nm) par les différents types de végétation a été mesurée à l'aide de capteurs photosensibles. La mesure repose toujours sur l'utilisation d'un capteur en découvert mesurant le rayonnement incident pendant qu'un autre capteur mesure le PAR sous la végétation.

La lumière en sous-bois est très variable à la fois spatialement et temporellement (Valladares & Guzmán 2006). La variation spatiale est due à l'extrême hétérogénéité de la canopée avec l'existence de trouées entre les arbres mais aussi au sein du houppier d'un arbre, entre les branches et feuilles: à quelques centimètres de distance la valeur de la lumière sera complètement différente si le soleil est caché par une feuille ou non. A cette hétérogénéité spatiale s'ajoute une variabilité temporelle due à la course du soleil. La mesure d'une transmission de lumière en sous-bois doit tenir compte au maximum de ces variations.

Sur le dispositif étudiant l'effet d'une pinède à différentes densité (dispositif 1, site de St Mitre), nous avons réalisé deux campagnes de mesure de la transmission lumineuse, en Juillet 2013 et Septembre 2014 à l'aide de capteurs enregistrant la lumière toutes les minutes pendant 24h. Des capteurs PAR (SKP 215, Skye Instruments) étaient placés sur les parcelles forestières, à raison de 5 capteurs par parcelle et un capteur en découvert (Photo 9) et reliés à une centrale d'acquisition. En découvert, un capteur BF3 (Delta-T Devices) permettait de mesurer la proportion de rayonnement direct et diffus, utilisée ensuite pour corriger les valeurs des capteurs. Grâce à un enregistrement du PAR toutes les minutes sur 24h, la variation temporelle de la lumière est bien prise en compte - par contre, les capteurs ont une seule cellule photosensible qui effectue donc une mesure très ponctuelle de la lumière. La variation spatiale est prise en compte par la multiplication des capteurs dans une parcelle et la répétition sur 2 années. Une partie des capteurs étaient installés sur des perches afin de mesurer la lumière au-dessus de la strate de sous-bois, et une autre partie au sol - le recouvrement et la hauteur des arbustes étaient alors notés. L'ensemble des capteurs a été étalonné avant chaque campagne de mesure à l'Irstea de Nogent-sur-Vernisson.

Sur les autres dispositifs, l'interception de la lumière a été mesurée à l'aide de ceptomètres. Ce type de capteur se compose d'une barre de 80 cellules photosensibles divisée en 10 fragments. L'enregistrement de la lumière peut être programmé ou réalisé manuellement. L'avantage de cet appareil est de permettre une mesure rapide de lumière en de nombreux points, par contre la mesure étant instantanée la variation temporelle n'est prise en compte que par la répétition des mesures. Les mesures ont donc été répétées au minimum 2 fois par jour.

À chaque fois, l'emplacement de mesure de la lumière était noté afin de pouvoir par la suite la relier aux caractéristiques des plantules et du sous bois.

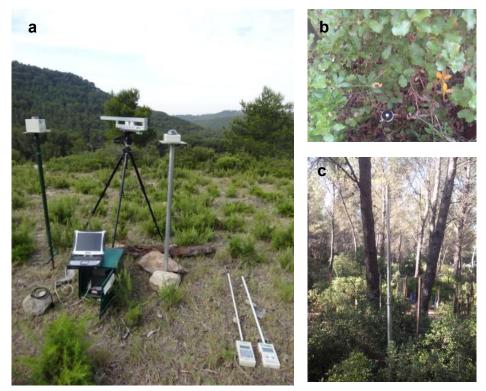


Photo 9 : Matériel de mesure de la lumière. En découvert (a), de gauche à droite : un capteur PAR relié à une centrale d'acquisition et à un ordinateur, un appareil photo hémisphérique doté d'un niveau afin d'assurer une prise de vue horizontale de la canopée, un capteur BF3 permettant d'enregistrer la proportion de lumière diffuse et direct et 2 ceptomètres (au sol). Des capteurs PAR étaient disposés en forêt, au sol sous couvert d'arbuste (b) ou sur une perche au-dessus de la strate arbustive (c). Photos JM Lopez.

L'humidité du sol

L'humidité du sol sous différents types de végétation a été suivie dans les sites de St Mitre et Ayora. Ce type de mesure était impossible avec le matériel en notre possession sur le site de Barbentane du fait de sols trop superficiels et caillouteux. Les mesures ont été réalisées à l'aide de sondes TDR, qui estiment la teneur en eau volumique du sol à partir du temps de retour d'une onde électromagnétique émise dans le sol. La teneur en eau dans les 10 premiers cm de sol a été mesurée à l'aide d'une sonde TDR portable (Wet sensor, Delta-T Devices) qui réalise des mesures instantanées. Douze autres sondes TDR (EC-5, Decagon) ont été installées de manière permanente dans le sol à 30cm de profondeur environ dans chaque traitement de couvert de pin d'Alep, dont la moitié sous un arbuste de chêne kermès (Photo 10). Ces sondes étaient reliées à une centrale d'acquisition (Campbell CR800), permettant l'enregistrement de l'humidité du sol toutes les 2 heures de début 2013 à fin 2015. Elles ont été préalablement étalonnées en laboratoire à l'Irstea de Nogent sur Vernisson.

La température et l'humidité de l'air

Sur le site de St Mitre, la température et l'humidité de l'air ont été mesurées à l'aide de 40 « ibuttons » (modèle DS1923, Maxim integrated) disposés dans des petits abris confectionnés à partir de coupelles

superposées et percées en leur centre à l'exception de la coupelle supérieure, de manière à laisser l'air circuler tout en protégeant le capteur du rayonnement et des précipitations directes. Ces abris ont été disposés à environ 50cm du sol sous chaque densité de pin d'Alep et en présence ou absence d'arbuste (Photo 10).





Photo 10 : Mesure de l'humidité du sol à 30cm par des sondes TDR (a) et abri pour capteur de température et humidité de l'air (b).

IX.2 Mesures sur les plantes cibles

Nombre et dimension des plantules d'espèces feuillues introduites

Les plantules d'espèces feuillues introduites ont été comptées et mesurées en diamètre et hauteur chaque année, après la saison de végétation - en hiver. La mesure du diamètre a été réalisée au pied à coulisse électronique dans 2 directions perpendiculaires, la valeur moyenne des 2 mesures est retenue pour les analyses. Dans le cas des semis de chêne, un comptage supplémentaire a été effectué au printemps suivant le semis afin d'évaluer l'émergence. Lorsque les points de semis comprenaient plusieurs plantules toutes les plantules ont été mesurées et les dimensions maximales et moyennes par points de semis ont été calculées. Lorsque les plantules ont rejeté de souche et comprenaient plusieurs brins, seul le plus grand brin a été mesuré. Les autres espèces feuillues ont été suivies individuellement.

Des mesures destructives de biomasse ont été réalisées sur les chênes du dispositif 2 de St Mitre (interactions avec les arbustes de chêne kermès en découvert et sous-bois de pinède) et de l'expérimentation en pépinière. Les plants ont été déterrés et séparés en feuilles, tiges et racines. Les feuilles ont été scannées puis analysées à l'aide du logiciel WinFolia (Regent Instruments, Canada) afin de calculer la surface foliaire. Le poids sec de tige, feuille et racine a ensuite été mesuré après séchage à l'étuve (3jours, 60°C) ou congélation puis lyophilisation.

Traits physiologiques, morphologiques et suivi phénologique

Deux traits physiologiques ont été mesurés sur l'ensemble des feuillus du dispositif de St Mitre : le potentiel hydrique de base, indicateur du stress hydrique subi par la plante, et la fluorescence chlorophyllienne, indicateur de l'état du système photosynthétique.

Le potentiel hydrique mesure la pression nécessaire pour extraire l'eau des tissus de la plante. C'est un bon indicateur du stress hydrique : plus la pression nécessaire est élevée, plus le stress hydrique subi

par la plante est important. Nous avons mesuré le potentiel hydrique foliaire de base, c'est-à-dire en l'absence de rayonnement et de transpiration. La mesure doit être réalisée à l'aube avant le lever du soleil, lorsque le potentiel hydrique du végétal est en équilibre avec celui du sol. Le potentiel hydrique a été mesuré à l'aide d'une chambre à pression de Scholander : la feuille est insérée dans la chambre à pression reliée à une bonbonne d'azote, mise sous pression et observée à la loupe binoculaire (Photo 11). La pression est notée lorsque la première goutte d'eau apparaît. Les feuilles ont été récoltées avant le lever du soleil et mises dans des sacs plastiques fermés et placés dans une glacière jusqu'à la réalisation de la mesure, qui s'est faite dans la foulée sur le terrain.

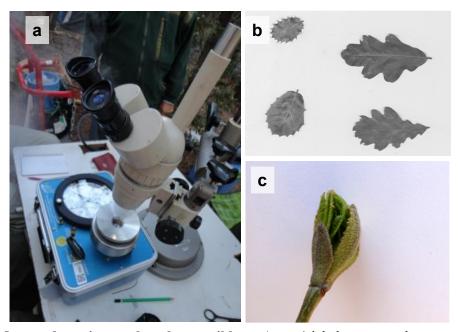


Photo 11: Mesure de traits sur les plantes cibles : a) matériel de mesure du potentiel hydrique foliaire de base (chambre à pression + loupe binoculaire), b) scan de feuilles de chêne vert et chêne pubescent pour analyses des surfaces foliaires et c) suivi phénologique, exemple du début de débourrement chez le frêne à fleurs.

La fluorescence chlorophyllienne est mesurée à l'aide d'un fluorimètre portable (Pocket Pea, Hansatech). Le principe de cette mesure est d'appliquer un flash de lumière (ici, 3500µmol.m⁻².s⁻¹ pendant 10 secondes) sur une feuille adaptée mise à l'obscurité et de mesurer la fluorescence émise en réponse. En effet, à la réception de photons, 2 voies antagonistes de désexcitation existent : la dissipation d'énergie (émission de chaleur ou de fluorescence) ou l'émission d'électrons dans la chaîne photosynthétique. L'augmentation de la fluorescence indique donc une diminution de l'émission d'électrons dans la chaîne photosynthétique, donc de l'efficacité photosynthétique. L'efficacité photosynthétique peut être réduite par de nombreux types de stress, par exemple par un manque d'eau, un excès de lumière, une carence en nutriments ou par des températures extrêmes (Maxwell & Johnson 2000) : son interprétation est donc parfois difficile. La mesure parallèle de paramètres abiotiques et du stress hydrique permet d'affiner l'interprétation des variations de fluorescence.

Des traits morphologiques ont été mesurés sur 4 espèces feuillues : le frêne à fleur, le sorbier domestique, l'arbousier et le pistachier térébinthe (dispositif 1 de St mitre). La Surface Spécifique Foliaire (SLA pour « Specific Leaf Area » en anglais) est le rapport entre la surface et la masse sèche

d'une feuille. Une forte valeur de SLA révèle un investissement fort dans l'interception de la lumière par rapport à la résistance mécanique et à la longévité. La SLA est positivement reliée à la potentialité de croissance d'une plante (Westoby et al. 2002, Poorter 2009, Pérez-Harguindeguy et al. 2013) et est notamment un indicateur de la stratégie des espèces en réponse à l'ombrage (Valladares & Niinemets 2008). La Teneur en Matière Sèche des Feuilles (LDMC pour « Leaf Dry Matter Content ») est le rapport entre matière sèche et matière fraiche d'une feuille et est un indicateur de la résistance physique des feuilles.

Un suivi phénologique a été réalisé d'Avril à Novembre en 2013 et 2014 sur ces mêmes espèces. Le suivi a concerné un sous-échantillon de 15 individus par espèce et par traitement. En début de saison de végétation, l'unité de croissance de l'année précédent était marquée et le stade du bourgeon apical noté 0 (dormant), 1 (bourgeon gonflé), 2 (bourgeon éclaté— exemple Photo 11c), 3 (feuilles sorties, collées) ou 4 (feuilles étalées). La longueur de l'unité de croissance et le nombre de feuilles étaient notés tous les 15 jours au printemps et en automne, une fois par mois en été.

IX.3 Analyses chimiques et microbiologiques

L'intégralité des mesures a été réalisée dans le laboratoire de l'Imbe à Marseille. Le détail des méthodes utilisées est décrit dans le chapitre 5, la motivation des analyses réalisées est exposée ici.

La composition chimique des litières utilisées dans l'expérimentation en pépinière a été analysée en termes de teneur en nutriments (N, P), rapport C/N et en allélochimiques (phénols et terpènes totaux). Ces différents composés sont connus pour influencer la capacité de décomposition des litières (Chomel et al. 2016). La quantité de terpènes solubles (contenus dans des macérats de litière) a aussi été analysée, composée principalement de terpènes oxygénés, cette fraction a en été reliée à une plus forte toxicité lors de bioessais (Fischer et al. 1994).

La teneur en azote et en phénol des feuilles des plantules de chêne a été analysée à l'issue de l'expérimentation en pépinière. La teneur en azote est liée au statut nutritionnel de la plantule. La teneur en phénols totaux reflète son investissement dans des composés de défense, qui peut évoluer en fonction d'un stress chimique.

Les interactions allélopathiques impliquant souvent des modifications du sol (Inderjit and Weiner 2001), l'effet des différentes litières sur les paramètres physico-chimiques et microbiologiques des sols a été analysée. Après enlèvement de la litière, la couche superficielle de sol (0-3cm) a été prélevée et tamisée à 2mm. L'humidité du sol, la teneur en azote et en carbone organique ont été mesurées pour leur influence potentielle sur la croissance des plantules. La respiration basale microbienne du sol traduit l'activité des micro-organismes, tandis que la respiration induite par un ajout de glucose (SIR) reflète plus la biomasse totale microbienne. La diversité catabolique des communautés microbiennes a été mesurée pour illustrer l'effet de la litière sur la diversité fonctionnelle microbienne. Cet indice se base sur la mesure de la consommation de différents substrats carbonés par les communautés microbiennes extraites des sols

PARTIE I INTERACTIONS AVEC UNE STRATE ARBORÉE DE PIN D'ALEP



Chapitre 1 : Interactions avec le pin d'Alep – rôle de la densité du couvert et réponse fonctionnelle d'espèces feuillues

Ce chapitre présente des résultats issus du site expérimental 1a (St Mitre les Remparts) sur l'effet d'un gradient de couvert de pin d'Alep sur 4 espèces feuillues : Pistachier térébinthe, Arbousier, Frêne à fleur et Sorbier domestique. Il met l'accent sur la réponse fonctionnelle des plantules au gradient de couvert de pin d'Alep par comparaison avec le plein découvert. Un panel de traits morphologiques, physiologiques et phénologiques est suivi afin de caractériser la stratégie des espèces et les mécanismes d'interaction avec la strate arborée.

Article paru dans la revue Journal of Applied Ecology

Introducing resprouters to enhance Mediterranean forest resilience: importance of functional traits to select species according to a gradient of pine density

Authors:

Jordane GAVINET*1, Bernard PRÉVOSTO1, Catherine FERNANDEZ2

- 1 Institut national de recherche en sciences et technologies pour l'environnement et l'agriculture (Irstea), UR RECOVER, 3275 route de Cézanne, 13100 Aix-en-Provence, France
- 2 Institut Méditerranéen de Biodiversité et d'Écologie marine et continentale (IMBE), Aix-Marseille Université, CNRS, IRD, Avignon Université, UMR 7263, 3 place Victor-Hugo, 13331 Marseille cedex 3, France

*Corresponding author:

Key-words: Plant–plant interactions, leaf traits, phenology, resprouters, restoration, functional strategy, seedling establishment, forest dynamics, forest resilience, pine habitat

Summary

- Resprouter species are important for Mediterranean ecosystem resilience, but they are scarce in landscapes dominated by pioneer pines. Sound knowledge of resprouter seedling functional responses and establishment success across different pine habitats would help guide forest restoration efforts.
- Four broadleaved resprouter species, i.e. two shrubs Arbutus unedo and Pistacia terebinthus
 and two trees Fraxinus ornus and Sorbus domestica were planted under an experimentally-created gradient of pine cover from totally open conditions to dense pine cover.
- 3. Seedling survival and growth were monitored for 5 years. Phenological, physiological and morphological traits were measured to gain insight into mechanisms of pine–seedling interaction.
- 4. Interaction outcomes varied according to species identity, pine cover treatment and time. Light-to-moderate pine cover induced greater height growth and little or no effects on diameter and survival of the two trees. Competition was always detected for shrubs whereas competition and facilitation were noted for trees. Within pine stands, negative interactions increased with tree cover, making dense stands the most limiting. Interactions were only detectable after 2–3 years but increased in intensity with time.
- 5. Functional responses to increasing pine cover indicated a seedling strategy of carbon gain optimization in the shade (increased specific leaf area and leaf area, decreased leaf dry matter content), particularly in tree species seedlings. Increasing pine cover induced higher water stress but lower photochemical stress. The deciduous species had a longer vegetation season under pine canopies whereas the evergreen shrub *Arbutus unedo* showed a lower polycyclism rate and flower production.
- 6. Synthesis and applications. Moderate pine cover facilitates the establishment of deciduous trees at the expense of shrubs. This pattern can be attributed to a higher shade tolerance of the trees than the shrubs combined with a low tolerance of trees to photoinhibition. We therefore recommend using evergreen shrubs for restoration of open land and high-specific-leaf-area deciduous trees for pine stand diversification. However, in dense forests, thinning is needed to increase light availability prior to seedling introduction.

Introduction

Restoration of Mediterranean forest cover is a major factor in meeting global change challenges (Vallejo et al. 2006, 2012; Lindner et al. 2010). In particular, the expected increase in wildfire frequency and intensity (Moriondo et al. 2006) may have dramatic consequences for the maintenance of vegetation cover and soil protection (Lindner et al. 2010). In this context, broadleaved resprouters are particularly interesting candidates for restoration projects as their resprouting ability reduces both time needed for vegetation recovery and vulnerability to fire intervals (Pausas et al. 2004; Vallejo et al. 2006; Puerta-Piñero et al. 2012). Broadleaves are considered keystone species for protection against desertification and fire impacts (Pausas et al. 2004; Puerta-Piñero et al. 2012) as they promote ecological resilience, i.e. the ecosystem's capacity to absorb changes without losing fundamental functional and structural integrity (e.g. see Mori, 2016). These species are nevertheless poorly represented in Mediterranean landscapes where recent land abandonment and reforestation patterns have favored pioneer species such as Aleppo pine (Pinus halepensis Mill.) (Barbero et al. 1990). Broadleaved population dynamics are severely limited by both seed arrival and seedling establishment in ecosystems where summer drought is a strong constraint for seedlings (e.g. Mendoza et al. 2009). Seed limitations can be overcome by artificial introduction, but the question of which safe site favors seedling establishment remains. The presence of an already settled plant has a huge influence on ability of seedlings to establish (Lortie et al. 2004), as vegetation cover modifies resource availability, abiotic stress and the hazards seedlings have to deal with, resulting in either facilitative or competitive interactions (Callaway & Walker 1997). The influence of pioneer vegetation on the establishment of later-successional species is a long-standing debate in ecology (Connell & Slatyer 1977)—a debate that is still not resolved but has direct relevance for ecosystem management and restoration actions (Walker, Walker & del Moral 2007). The use of Aleppo pine in reforestation has largely been based on the expectation that it will facilitate the establishment of other late-successional, broadleaved species like oaks (Pausas et al. 2004; Cortina et al. 2011). Although supported by observational studies (Lookingbill & Zavala 2000), this pattern may be attributable to preferential dispersal within the habitat (Gómez 2003) rather than any facilitation of seedling establishment. Indeed, experiments tend to find negative effects of pine cover on broadleaved seedling establishment (Maestre et al. 2003; Bellot et al. 2004; Maestre & Cortina 2004). However, pine-seedling interaction outcomes can vary with pine density (Gómez-Aparicio et al. 2009; Prévosto et al. 2011; Sheffer et al. 2013), target species identity (Callaway 1998) and response variables, as conflicts between survival and growth have often been evidenced (e.g. Benavides et al. 2015).

Attempts to introduce resprouters in the Mediterranean basin have mostly focused on the dominant species of mature forests, most often oaks (*Quercus sp*), yet very little is known about the regeneration ecology of a number of other species that might nevertheless prove good candidates for restoration

(Padilla *et al.* 2009). It has been proposed that species-specific interaction outcomes are linked to species strategies in terms of stress tolerance and competitive ability (Liancourt, Callaway & Michalet 2005; Maestre *et al.* 2009). Incorporating functional traits (*sensu* Violle *et al.* 2007) into plant–plant interaction studies is suggested as a promising approach to emerge such plant strategies (Reich *et al.* 2003; Pérez-Harguindeguy *et al.* 2013) and interaction mechanisms (Butterfield & Callaway 2013). This approach can help understand the principles guiding species-specific responses to neighbors and thus to select which species would be best adapted to the local habitat conditions (Clark *et al.* 2012; Butterfield & Callaway 2013). Among functional traits, the role of phenology in mediating plant–plant interactions has received little attention despite being a major axis of plant strategy along with species-specific environmental drivers (Kikuzawa 1995; Caffarra & Donnelly 2010). Mediterranean plants show various phenological strategies in response to the summer drought constraint (Lillis & Fontanella 1992), so changes in phenology across habitats can largely influence seedling establishment success (Monnier *et al.* 2012).

This study examined the interactions between Aleppo pine and seedlings of four resprouter species over a 5-year period using an experimental *in situ* approach in which we manipulated pine density to create a canopy cover gradient from totally open to closed pine stands. Seedling development patterns and functional trait variations across this gradient were monitored. The target species were two shrubs – *Arbutus unedo* L. and *Pistacia terebinthus* L. – and two trees – *Sorbus domestica* L. and *Fraxinus ornus* L. These species are all naturally present in the region but scattered within forest and shrubland habitats without forming dense stands. As they established recently and at low densities, their ecology is still poorly known — particularly in the regeneration phase.

The aim of this study is to assess the Mediterranean forests restoration potential of the four target resprouter species based on their functional responses to habitat conditions created by pine cover. We hypothesized that i) increasing pine density would improve seedling survival but reduce seedling growth, ii) pine-seedling interaction outcomes would be more competitive for shrubs and facilitative for trees. In addition, we expected to find that functional traits would reflect adaptation to environmental factors and thus help select the most suitable species for each pine cover condition.

Materials and methods

Site and experimental design

The experiment was conducted in Southern France, at Saint-Mitre-les-Remparts (80 km west of Marseille city), in a flat area on the Mediterranean coast at a mean altitude of 130 masl (43°4'N;5°0'W). The site was former terraced agricultural land that was abandoned in the middle of the XXth century but recently partly reused by cattle. The landscape today is a mosaic of areas kept open by grazing activities or covered by 50–60-year-old stands of Aleppo pine that naturally colonized

the abandoned lands. Soils are calcareous with a sandy-loam texture (55% sand, 30% silts and 15% clay), low stoniness and a mean depth of 40 cm (25–48 cm). The climate is typically Mediterranean with a summer drought period from June to August and rainy springs and autumns. Mean temperature is 14.5°C, and mean precipitation is 550 mm based on historical records (1961–2010, Istres weather station). During the experiment (2009–2014), mean annual precipitation was 563 mm (min. 327, max. 705) with high seasonal variability, and mean annual temperature was 15.6°C (min. 14.6, max. 16.2).

We selected neighboring areas of natural pine stands and open lands. Vegetation in open lands was manually cut each year to prevent closure of the system. In 2007, natural pine stands were thinned to produce four pine cover treatments: (i) no pine cover (open), (ii) light pine cover, (iii) moderate pine cover, and (iv) dense pine cover. Each treatment was replicated in four 25×25 m plots surrounded by a 5 m-wide buffer zone. In each plot, 18 seedlings per species were planted systematically every 2 m, alternating species (i.e. 72 seedlings per plot, 1152 plants in total) in hand-dug holes ($30 \times 30 \times 30$ cm). Plots were fenced to prevent herbivorous damage by wild (forest) or domestic (open areas) animals. In 2013, light (photosynthetically active radiation; PAR) transmittance, mean summer soil moisture and air temperature were measured by placing probes under each pine cover treatment, as described in Gavinet *et al.* (2015). The treatment characteristics are listed in Table1.

Table 2. Characteristics of the different pine cover treatments, measured in 2014 (n= 4 plots per treatment).

-	Open	Light pine cover	Moderate pine cover	Dense pine cover
Basal area (m²/ha)	0	10.2 ± 0.9	19.2 ± 0.7	32.0 ± 3.9
Transmitted PAR (%)	100 31.1 ± 1.4		15.5 ± 1.2	8.6 ± 0.5
Summer soil moisture (%)	20.4 ± 1.3	15.6 ± 0.6	16.5 ± 0.7	16.3 ± 0.6
Summer daily maximum temperature (°C)	35.2 ± 0.3	34.8 ± 0.4	33.0 ± 0.4	30.8 ± 0.2

Our four target species are described in databases as intermediate shade- and drought-tolerant (Gachet, Véla & Tatoni 2005; Niinemets & Valladares 2006; Rameau *et al.* 2008), although their relative tolerance varies among databases. All four target species possess the desired trait of being resprouters. The two trees also produce valuable wood and *A. unedo* and *S. domestica* produce edible fleshy fruits with useful properties for managers. Seeds were collected at different sites sharing similar ecological conditions, using different trees for each species to allow for intra-specific variability.

Seeds were germinated and cultivated in a nursery for 1 year, transplanted in the field in November 2009 using containers of volume 560 cm³, and then immediately cut at 10 cm to limit transplant shock.

Seedling monitoring

Seedlings were individually tagged and seedling survival, stem basal diameter and height were recorded yearly for 5 years (2010–2014). Phenological, morphological and physiological traits were followed on a subset of 15 randomly-selected seedlings per species per treatment (3–4 seedlings per species per plot, i.e. 240 seedlings in total).

Phenology was followed from April to November during the two last years (2013 and 2014). Apical bud stage at the first sampling date was recorded using a method adapted from the scale of Meier (2001): bud stage was rated 0 for dormancy, 1 for beginning of bud swelling, 2 for beginning of budburst, 3 for beginning of leaf-out and 4 for first fully expanded leaf. The previous year's growth unit was identified on each seedling. Current growth unit length was recorded twice monthly in spring and autumn and monthly in summer, and used to compute a height increment per day since the last census date. Number of leaves on the growth unit was recorded at each census date and used to calculate percentage of fallen leaves at the last sampling date.

Pre-dawn leaf water potential, indicating plant water stress, was measured at the end of the drought season during the last week of August. Before sunrise, a healthy leaf was cut, placed in a plastic bag and transported in an icebox for immediate in situ measurement with a pressure chamber (PMS/1000, PMS Instrument, USA). Chlorophyll fluorescence was measured in the middle of the day (12:00-16:00) at the end of summer using a portable fluorimeter (Pocket Pea, Hansatech Instruments, UK). Leaf clips were installed to allow the sampled leaves to adapt to the dark for at least 30 min. Fluorescence was measured using a flash of 3500 µmol.m⁻².s⁻¹ for 10 s. Maximal and minimal fluorescence ($F_{\rm m}$ and $F_{\rm 0}$) were used to calculate the efficiency of photosynthetic energy conversion: $F_{\rm v}/F_{\rm m} = (F_{\rm m} - F_0)/F_{\rm m}$. $F_{\rm v}/F_{\rm m}$ ratio gives an indication of the photosynthetic status of the plant, with values lower than 0.85 indicating that photosynthetic efficiency is reduced by stress (Maxwell & Johnson 2000). Specific leaf area (SLA), leaf dry matter content (LDMC) and mean leaf area (LA) were measured according to Pérez-Harguindeguy et al. (2013) on 15 leaves per species and cover condition. Leaves were cut in the field, wrapped in moist paper, placed in sealed plastic bags in an icebox, brought to the laboratory, placed in a refrigerator, and processed within 24 h. Leaves including petiole were gently blotted dry with tissue paper to remove any surface water before measuring watersaturated fresh mass. The leaf samples were scanned flat to measure their area using WinFOLIA software (Regent Instruments, Canada) and then oven-dried at 70°C for 3 days and weighed to determine their dry mass. SLA was calculated as the ratio of leaf area to dry mass, and LDMC was calculated as the ratio of water-saturated fresh mass to dry mass.

Data analysis

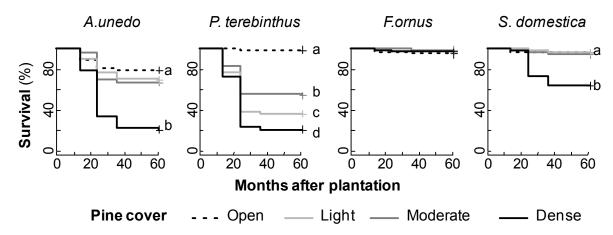
Survival differences between species, pine cover treatments and their interaction were tested using Cox proportional-hazard regression models which estimate seedling survival time according to the different factors and taking into account censored data (Cox 1972, R 'Survival' package). Changes in diameter and height over time were analyzed for each species by fitting linear mixed models with cover density, year and their interaction as fixed factor and individuals nested in plots as random factors, with an autocorrelation structure of order 1 (R 'nlme' package, 'lme' procedure). Data were log-transformed to improve normality, and heteroscedasticity was assessed with diagnostic plots. The effects of species identity, pine treatment and their interactions on growth parameters and traits were analyzed with linear mixed models ('nlme' package) for continuous variables and generalized linear mixed models for non-continuous variables ('lme4' package, 'glmer' procedure). We used a Poisson distribution for leaf number and a binomial distribution for percentage of fallen leaves. Bud stage was analyzed with an ordered logistic regression ('MASS' package, 'polr' procedure). Multiple comparisons were then performed with pre-defined linear contrasts ('multcomp' package, 'glht' procedure). To obtain an overview of pine interactions with seedlings, we calculated the relative interaction index (RII) according to Armas, Ordiales & Pugnaire (2004) for the final performance variables, i.e. final survival rate, diameter or height. This index is expressed as $(P_w - P_o) / (P_w + P_o)$, where P_w is the value of the plant performance variable with neighbors (i.e. with pines) and P_o is its value without neighbors (i.e. in open plots). This index ranges from -1 (competition) to 1 (facilitation), and was calculated for each pine cover treatment. The growth unit height increment was compared between cover conditions at each date using nonparametric tests. All analyses were performed using R software v. 3.1.0.

Results

Seedling survival and growth

Survival was influenced by pine treatment × species interaction (Likelihood ratio χ^2 =59.1, DF=9, P<0.001, see Table S1 in Supporting Information). In open plots, survival rates were high and did not significantly differ between species, ranging from 79 ± 20% (A. unedo) to 98 ± 3% (P. terebinthus) after 5 years (Fig. 1). This high survival rate was maintained in all pine cover treatments for F. ornus, whereas P. terebinthus survival rates decreased progressively with increasing pine cover to 21± 9% under dense pine cover. Survival of S. domestica and A. unedo decreased under dense pine cover to 64 ± 11% and 21 ± 6%, respectively. F. ornus and S. domestica thus showed better survival rates than the other two species under pine cover, and F. ornus was the best-surviving species under dense pine cover.

Figure 1. Probability of seedling survival the first 5 years. Letters indicate significant differences between pine cover treatments at 5 years (p < 0.05).



Pine cover treatment also affected seedling diameter and height, but this effect was time-dependent (Fig. 2). Pine cover treatment effects on seedling dimensions increased with time and were only detectable after the first 2-3 years except for P. terebinthus height. Final diameter and height were affected by pine treatment × species interaction (Table 2). Diameter was always highest in open conditions and lowest under dense pine cover, but the magnitude of diameter reduction differed strongly between species (Fig. 2 & 3). Diameter was reduced by about 70% for A. unedo and 40% for S. domestica under all pine covers, by 40% (light pine cover) to 70% (dense pine cover) for P. terebinthus and by 20% under dense pine cover only for F. ornus. Species ranking thus changed along the pine cover gradient: in open plots, A. unedo had the greatest diameter, followed by S. domestica, F. ornus and P. terebinthus. Under all pine cover treatments, F. ornus had the greatest diameter, followed by S. domestica, A. unedo and P. terebinthus. Unlike diameter, height showed contrasting responses to the pine cover gradient according to species. Height was not affected by pine cover for *P. terebinthus*, was reduced under moderate and dense pine cover for A. unedo, but was strongly stimulated for F. ornus and S. domestica under pine (Fig. 2). Height of F. ornus and S. domestica was significantly increased under light pine cover (5-fold and 2-fold higher than in open plots, respectively). As a result of this species-specific effect of pine cover on height growth, no species outperformed the others in all treatments. In the open, A. unedo was the tallest species, followed by S. domestica. Under pine cover, F. ornus was tallest, followed by S. domestica. P. terebinthus was the shortest species under all conditions.

Figure 2. Species diameter and height growth as a function of time and pine cover treatments. P and T indicate results of linear mixed models testing for influence of Pine cover treatment and Time, respectively, with *= p < 0.05, **p < 0.01, ***p < 0.001, ns: not significant. Letters indicate differences between pine cover treatments at 5 years (p < 0.05).

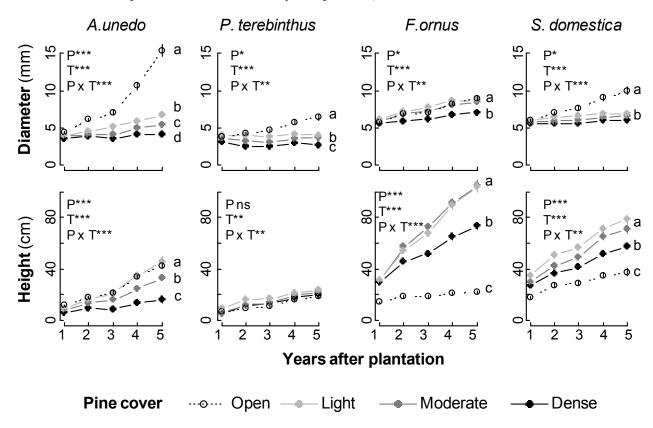


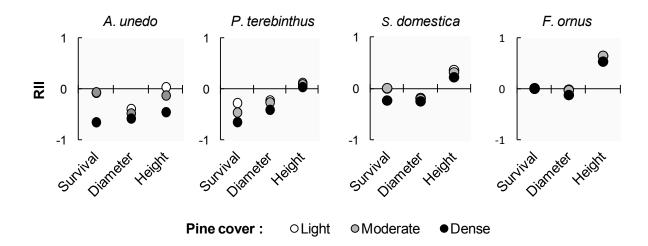
Table 2. Results of linear mixed models testing the effects of pine cover conditions, species identity and their interaction on growth parameters in 2014 after 5 years of growth (n=15-72 seedlings per Species \times Pine cover interaction). Plots were included as random factors. Significant P values are indicated in bold.

		Diameter		I.	Height	
	DF	F	P	\overline{F}	P	
Species (S)	3	213.2	<0.001	303	0.001	
Pine cover (P)	3	15.9	< 0.001	10.2	< 0.001	
$S \times P$	9	26.9	< 0.001	54.8	< 0.001	
Residuals	850					

The calculated RII values showed that outcomes of pine-seedling interactions depend on response variables, species identity and pine cover (Fig. 3). Under light and moderate stands, neutral interactions to competition with pine prevailed for the two shrub species for both survival and growth.

Neutral interactions for survival and facilitation of height growth were observed for the two trees, while competition for diameter growth occurred for *S. domestica* only. Nevertheless, negative effects increased with pine density for all species and response variables except for *F. ornus* survival. Denser pine cover increased competition survival and growth for the two shrubs and decreased facilitation for height of the two trees. Under the densest stands, the sign of interaction outcomes (RII values) shifted from neutral to competitive interactions for *S. domestica*, *A. unedo* height growth and, to a lesser extent, *F. ornus* diameter growth.

Figure 3. Relative interaction index (RII) for 5-year-old seedlings according to pine density, target species and response variable. RII was calculated according to Armas, Ordiales & Pugnaire (2004) by comparing species performance under pine and in the open, and ranged between -1 (only competition) and +1 (only facilitation).



Leaf physiology and morphology

Pre-dawn water potential gradually decreased with increasing pine cover, indicating a higher water stress under dense pines for all species (Table 3). Leaf photochemical efficiency $(F_{\rm v}/F_{\rm m})$ tended to decrease with decreasing pine cover, although this was significant only for F. ornus and P. terebinthus, and showed little difference between species: only A. unedo had a higher $F_{\rm v}/F_{\rm m}$ value than F. ornus in the open.

LDMC and leaf number were affected by pine cover and species identity, SLA and LA were affected by pine treatment × species interaction (Table 3). SLA was similar between all species in the open, and increased in response to increasing pine cover, but with different magnitudes (2.3-fold for *A. unedo* to 3.8-fold for *F. ornus* and *S. domestica*), leading to differences between species. LDMC decreased from open to dense pine conditions. LA was lower in open conditions for *F. ornus* and *S.*

domestica, but decreased under pines for *P. terebinthus* and did not change across cover conditions for *A. unedo*. LA was higher for the two tree species than for the shrubs under dense and moderate pine cover. Leaf number decreased sharply under pine cover for *A. unedo*, was lower in the open than under all pine treatments for *F. ornus*, peaked under moderate pine cover for *S. domestica* and did not change across cover conditions for *P. terebinthus*. Thus, *A. unedo* had the highest leaf number in the open while *F. ornus* had the highest leaf number under dense pine stands.

Phenology

Bud stage at first sampling date in 2013 was lower in the open that under all pine covers for the two trees, although only significantly lower for *F. ornus* and *S. domestica*, indicating an earlier budburst under pines (Table 4). Comparing across species, we found that *A. unedo* in the open and *F. ornus* under light or moderate pine cover had the earliest budburst. Leaf fall at last sampling date was higher in the open, although not significantly for *P. terebinthus*. Percentage of fallen leaves was lower for *P. terebinthus* in the open and for *F. ornus* under all pine covers.

Shoot elongation occurred mainly in early spring for all species, and much earlier in 2014 than in 2013 (Fig. 4). The growth unit increment tended to peak later in the open than under pine cover for A. unedo and F. ornus, and to decrease earlier under dense pine cover for A. unedo and S. domestica. In 2014, about half the A. unedo seedlings in the open and 20% under light pine cover produced a new growth unit in autumn, but this growth unit was very short (0.69 \pm 0.09 cm). Flowering was also observed for 25% of A. unedo seedlings in open plots.

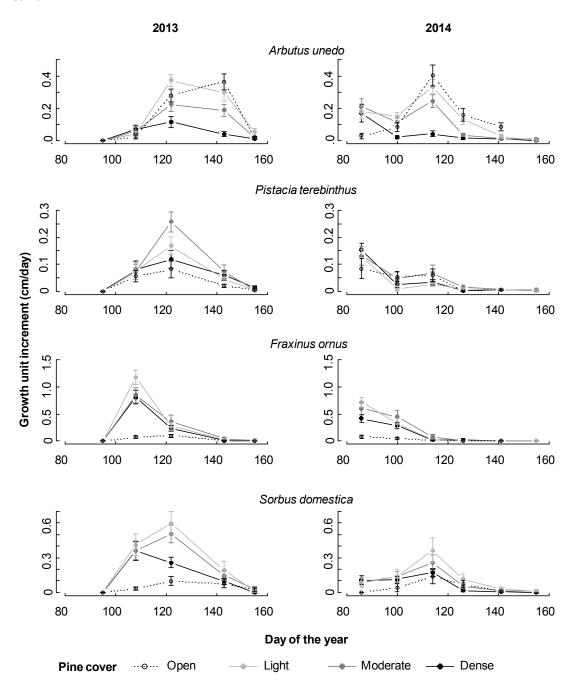
Table 3. Leaf physiological and morphological traits under different pine cover treatments. Data are means \pm standard errors of 12–15 individuals per species and treatment. F-values (χ^2 for leaf number) and significance levels are given for Species (S, DF=3), Pine cover (P, DF=3) and Species \times Pine Cover interaction (DF=9) for each trait (Residuals DF=213). Lowercase letters indicate differences between treatments and uppercase letters indicate differences between species detected by multiple comparison tests.

		A. unedo	P. terebinthus	F. ornus	S. domestica			
Physiological traits								
Pre-dawn water potential (MPa)								
S: 47.2*** P: 27.8***	Open	$-2.5 \pm 0.3 \text{ a B}$	$-0.8 \pm 0.1 \text{ a A}$	-3.0 ± 0.4 a B	$-2.7\pm0.2~a~B$			
	Light cover	$-3.3 \pm 0.2 \ b \ B$	$-1.4 \pm 0.1 \text{ b A}$	$-3.8 \pm 0.2 \text{ b B}$	$-3.9 \pm 0.3 \text{ b B}$			
	Moderate cover	$-4.1 \pm 0.2 \text{ b B}$	$-1.1 \pm 0.1 \text{ b A}$	$-4.3 \pm 0.2 \text{ b B}$	$-3.9 \pm 0.2 \text{ b B}$			
$S \times P$: 1.4	Dense cover	$-4.8 \pm 0.2 \text{ c B}$	$-2.3 \pm 0.6 \text{ c A}$	$-4.6 \pm 0.1 \text{ c B}$	$-5.1 \pm 0.2 \text{ c B}$			
$F_{ m v}/F_{ m m}$	Open	$0.77 \pm 0.02 \ b \ A$	$0.74 \pm 0.01 \text{ b A}$	$0.63 \pm 0.06 \ b \ B$	$0.73 \pm 0.02 \ b \ A$			
C. 5.1*	Light cover	$0.75 \pm 0.02 \ ab \ A$	$0.75 \pm 0.01 \text{ ab A}$	0.68 ± 0.02 ab B	0.74 ± 0.02 ab A			
S: 5.1* P: 10.1***	Moderate cover	$0.76 \pm 0.01 \text{ ab A}$	$0.78 \pm 0.01 \text{ ab A}$	0.71 ± 0.03 ab B	$0.77 \pm 0.01 \text{ ab A}$			
S × P: 0.9	Dense cover	$0.78 \pm 0.01 \ a \ A$	$0.8 \pm 0.01 \ a \ A$	$0.75 \pm 0.01 \text{ a B}$	$0.78 \pm 0.01 \text{ a A}$			
Morphologic	eal traits							
Specific leaf	area (cm²/g)							
S: 126.1***	Open	$57 \pm 1 a$	$53 \pm 10 \text{ a}$	$57 \pm 11 \text{ a}$	$64 \pm 13 \text{ a}$			
P: 30.4***	Light cover	$86 \pm 5 \text{ ab B}$	$154 \pm 6 \text{ b A}$	$158 \pm 5 \text{ b A}$	$179 \pm 7 \text{ b A}$			
$\mathbf{S} \times \mathbf{P} \colon 14^{***}$	Moderate cover	101 ± 2 ab C	$156 \pm 5 \text{ b B}$	$201 \pm 14 \text{ bc A}$	$196 \pm 6 \text{ b A}$			
5 ^ 1 . 14	Dense cover	$130 \pm 6 \text{ b C}$	$193 \pm 7 \text{ b B}$	$220 \pm 7 \ c \ A$	$240 \pm 9 \text{ c A}$			
Leaf dry matt	er content (mg/g)							
S: 59.9***	Open	$467 \pm 4 \ a \ C$	$508 \pm 5 \text{ a A}$	$438 \pm 9 \text{ a D}$	$508 \pm 13 \text{ a B}$			
P: 20.9***	Light cover	$473 \pm 14 \text{ a C}$	$506 \pm 14 \text{ a A}$	$428 \pm 12 \text{ a D}$	$470 \pm 5 \text{ a B}$			
S × P: 1.9	Moderate cover	$423 \pm 7 \text{ b C}$	$503 \pm 12 \text{ b A}$	$389 \pm 8\ b\ D$	$475\pm10~b~B$			
3 × 1 . 1.9	Dense cover	$404 \pm 15 \text{ c C}$	$480 \pm 11 \text{ c A}$	$370 \pm 11 \; D \; c$	$434 \pm 6 \text{ c B}$			
Mean leaf area (cm²)								
S: 116.2***	Open	$11.7 \pm 1.1 \text{ B}$	$25.1 \pm 3.1 \text{ a A}$	$22.2 \pm 2.5 \text{ b A}$	$21 \pm 3.5 \text{ b AB}$			
P: 14.1***	Light cover	14.4 ± 1.7	$23.9 \pm 3.4 \text{ ab}$	$71.3 \pm 7.2 \text{ a}$	$44.5 \pm 3.8 \text{ a}$			
S × P: 9.7***	Moderate cover	$13.9 \pm 0.6 \text{ B}$	$19.9 \pm 2.5 \text{ ab B}$	$106.2 \pm 21.1 \text{ a A}$	$45.4 \pm 3.3 \text{ a A}$			
	Dense cover	$10.3 \pm 1.2 \text{ B}$	$13.4 \pm 1.9 \text{ b B}$	$53.9 \pm 5.3 \text{ a A}$	$34.9 \pm 2.1 \text{ a A}$			
Mean leaf number								
S: 164.2***	Open	$16.7 \pm 1.1 \text{ a A}$	$5.2 \pm 0.4 \; \mathrm{B}$	$5.1 \pm 0.4 \text{ b B}$	$3.9 \pm 0.4 \text{ b B}$			
P: 25.6***	Light cover	$12.1 \pm 1.3 \text{ b A}$	$5.3 \pm 0.3 \text{ C}$	$8.7 \pm 0.5 \text{ a AB}$	$6.9 \pm 0.6 \text{ a BC}$			
$S \times P: 99.1^{***}$	Moderate cover	$8.7 \pm 0.8 \text{ b A}$	$5.2 \pm 0.5~\mathrm{B}$	$8.5 \pm 0.3 \text{ a A}$	$6 \pm 0.4 \text{ a AB}$			
3 × r. 99.1	Dense cover	$4.9 \pm 0.4 \text{ c B}$	$4.3 \pm 0.3 \; \mathrm{B}$	$8.2 \pm 0.4 \text{ a A}$	$4.7 \pm 0.4 \text{ b B}$			

Table 4. Phenological responses to pine cover treatments. Data are means \pm standard errors of 15 individuals per species and treatment. Likelihood ratio χ^2 values are given for Species (S), Pine cover (P) and Species \times Pine Cover interaction. Lowercase letters indicate differences between treatments for one species and uppercase letters indicate differences between species detected by multiple comparison tests.

		A. unedo	P. terebinthus	F.ornus	S. domestica			
Bud stage at first sampling date (5 April 2013)								
S: 16.4***	Open	$2 \pm 0.1 \text{ A}$	$1.3 \pm 0.3 \text{ AB}$	$0.7 \pm 0.2 \ b \ B$	$1.5\pm0.1~\mathrm{AB}$			
P:24.5***	Light cover	$2.1\pm0.2~AB$	$1.5\pm0.2~\mathrm{B}$	$2.5 \pm 0.2 \text{ a A}$	$2 \pm 0.2 \text{ AB}$			
S × P: 46.3***	Moderate cover	$1.7\pm0.2~\mathrm{AB}$	$1.6\pm0.1~\mathrm{B}$	2.4 ± 0.2 a A	$2.2 \pm 0.1 \text{ AB}$			
S × P: 46.3	Dense cover	2 ± 0.1	1.5 ± 0.2	$2.1 \pm 0.2 \text{ a}$	2.1 ± 0.2			
Percentage of fallen leaves at last sampling date (29 October 2013) for deciduous species								
S: 19.3***	Open	-	$26.9 \pm 8.7 \; \mathrm{B}$	$35.6 \pm 9.2 \text{ a AB}$	$57.4 \pm 9 \text{ a A}$			
P: 68.4***	Light cover	-	$19.5 \pm 4.6 \text{ AB}$	$8.5 \pm 1.5 \text{ b B}$	$19.7 \pm 4 \text{ b A}$			
S × P: 21.4**	Moderate cover	-	16.7 ± 5.9	$4 \pm 2.9 \text{ b}$	$18.4 \pm 7.5 \text{ b}$			
5 × P: 21.4	Dense cover	-	$16 \pm 5.3 \text{ A}$	$2.8 \pm 1.5 \text{ b B}$	$4.3 \pm 3 \text{ b AB}$			

Figure 4. Intra-annual dynamics of shoot elongation according to pine cover treatment for years 2013 & 2014



Discussion

Pine cover gradient influenced survival, growth and functional traits in a species-specific way. As a result, no species outperformed the others across all habitats. In open conditions, survival of all species was high but growth response was contrasted and the evergreen shrub *A. unedo* showed the better growth. Increasing pine cover reduced shrub survival and growth but enhanced tree height through increased vegetation season length and leaf development. Finally, dense pine cover was the most detrimental to survival and diameter growth for all species except *F. ornus*, which was the only species able to survive well in these conditions.

Seedling survival and growth depend on pine cover, species and time

Contrary to what was expected, increasing pine density did not improve survival. This result could be explained by a stronger resource limitation (light and soil moisture) in forest compared to open conditions (Table 1). Pine effect was neutral-to-negative for diameter growth and positive for tree height: the presence of pine cover triggered a 2-fold height increase for S. domestica and a 5-fold increase for F. ornus compared to open plots. This height increase occurred without changes in diameter for F. ornus, reflecting an overall better aerial growth. However, for S. domestica, height increase was paralleled by a reduction, although less important (factor 1.4) in diameter, which may reflect elongation in response to shade rather than any real improved growth. Pine-seedling interaction outcomes thus varied according to life-form, as hypothesized, i.e. neutral effects to competition for shrubs but facilitative outcomes for tree height. Interactions also varied with pine density: pine effects were more negative with increasing density, causing an increase in competition, a decrease in facilitation, and some shifts from neutral to competitive interactions. Comparing shrub species survival in open plots and under two pine densities, Bellot et al. (2004) also found that competition increased with pine cover. Over a broader gradient of pine cover (0-77 m²/ha), Gómez-Aparicio et al. (2009) observed that oak recruitment peaked under intermediate pine densities. Here, we also found that shrub seedling survival and growth were enhanced in open plots, but trees showed better height growth under moderate pine cover. Overall, these results confirm that neighbor density must be taken into account, as it can shift the balance between competition and facilitation (Callaway & Walker 1997). Here, dense pine stands were the most limiting conditions for most seedling survival and growth factors, so a reduction of pine density should be considered to improve resprouter establishment.

Interestingly, pine cover effects on seedling performance increased with time and only became distinct after 2–3 years: this result may reflect the fact that the seedlings needed this time period in order to overcome the initial transplant, which means further studies need to address at least this time interval. It has often been suggested that negative interactions increase with plant ontogenetic stage

(e.g. Callaway & Walker 1997; Schiffers & Tielbörger 2006). Here, we did not find this pattern: competition increased with time for shrubs whereas facilitation increased with time for tree height. Through years, differences in growth response increased between the habitats, especially between the most favorable habitats (open for shrubs and light pine cover for trees) and other conditions. However, a longer study period would be needed to determine whether the beneficial effect of light-to-moderate pine cover on tree height is lasting or if there is a shift to competition due to progressive increase in light requirements of the seedlings in parallel with a reduction of light availability due to pine canopy closure. In this case, further reduction of pine cover may be needed later on to ensure growth of established saplings and diversification of pine stands.

Functional responses to pine cover

The pine cover gradient strongly influenced most species functional trait values, indicating different plant functioning in response to environmental factors across habitats. Higher SLA and lower LDMC with increasing canopy cover reflect a strategy of carbon gain maximization under shade (Valladares & Niinemets 2008), which was particularly marked for the two trees with a parallel increase in leaf numbers and areas. However, these morphological adaptations to shade may have been partly responsible for a higher drought stress (decreasing pre-dawn leaf water potentials with pine cover) because drought tolerance conversely requires a low evaporative surface and a high belowground biomass relative to above-ground parts (Valladares & Pearcy 2002; Kozlowski & Pallardy 2002; Lopez-Iglesias, Villar & Poorter 2014). A decrease in photochemical efficiency in open plots was observed despite a lower water stress, which suggests a photosynthetic stress in open plots (Valladares 2004; Sánchez-Gómez, Valladares & Zavala 2006) probably due to the strong increase in temperature extremes and irradiance levels in open plots (respectively +4.4°C and +91% compared with dense plots, Table 1).

Surprisingly, pine cover induced an earlier budburst and a later leaf fall for the two deciduous trees. Budburst usually requires a certain value of degree-days, occasional chilling periods and a certain photoperiod length (Lechowicz 1984), all of which are requirements that are expected to be met earlier in open conditions (von Arx, Dobbertin & Rebetez 2012). However, budburst also requires carbohydrates (Kozlowski 1992) and so may be delayed by previous-year carbon shortage, for instance due to low light availability (Sanz-Pérez & Castro-Díez 2009) or excessive light (photoinhibition). The longer vegetation season may have partly compensated for the lower light availability under pines and explain why tree growth was maintained or improved. Polycyclism was observed only for *A. unedo* (Lillis & Fontanella 1992; Castro Díez & Montserrat-Marti 1998) and only in open or light pine cover conditions. This suggests that light availability is determining for polycyclism in *A. unedo* as also found in sessile oak (Nicolini, Barthélémy & Heuret 2000). The

polycyclism of this species can be seen as an advantage in a Mediterranean climate where the favorable growing season is split into two parts (spring and autumn) whereas the absence of polycyclism in deciduous species makes them very dependent on favorable early-spring conditions.

Species strategies explain adaptation to different habitats

The two trees exhibited higher SLA and LA than the shrubs. These traits are linked with a high efficiency of light capture under shaded environments (Poorter et al. 2009). This could explain the higher shade tolerance of the two trees revealed by their high survival rates under dense stands (Kobe et al. 1995). Recent attempts to examine interaction outcomes as a function of plant strategies have found that plants with acquisitive attributes such as high SLA and LA (Rolhauser & Pucheta 2016) or taller plants at maturity (Butterfield & Briggs 2011; Soliveres et al. 2014) are more liable to be involved in facilitative interactions. This relation was attributed to higher transpiration rates of tall plants with thin and large leaves due to their higher leaf area, leading to a higher benefit of microclimate amelioration by shading. In open plots, seedling survival was high for all species, probably linked to higher resource availability (light and water), but this occurred in the artificial absence of competition by ground vegetation. The height growth of the two trees was seriously hampered in open plots, probably due to a high sensitivity of the studied species to photoinhibition, as indicated by their lower chlorophyll fluorescence and earlier leaf-fall. Other studies have also found that high SLA and LA are related to low tolerance to photoinhibition (e.g. Houter & Pons 2005). With a chronic photoinhibition blocking height growth, these two species may never reach their mature dimensions and are thus quickly outcompeted by spontaneous vegetation in natural systems (Westoby et al. 2002). In contrast, the evergreen shrub A. unedo showed particularly strong development in open plots, reaching the maturity stage after just 5 years. These results are in line with the proposed higher tolerance of evergreens to high irradiances than deciduous species (Gómez-Aparicio, Valladares & Zamora 2006) and highlight the fact that sensitivity to photoinhibition is a major trait for species adaptation to Mediterranean open habitats. Finally, in our study, P. terebinthus showed the poorest performance under all conditions, suggesting a low tolerance to both high irradiances and resource stress. This emphasizes the need to take into account species tolerance to prevailing stressful conditions both with and without neighbors in order to predict interaction outcomes.

Conclusion: species selection and pine stand management for restoration

Seedling establishment is largely influenced by pine cover conditions and is also dependent on species' ecological tolerances to resource limitations. Pine cover induced competition mainly for light, leading to lower survival and growth of the two shrubs and a reduced polycyclism of the evergreen shrub. In contrast, the two deciduous trees, which are more shade-tolerant but photoinhibition-intolerant, drew benefits from light and moderate pine covers and showed greater height growth,

higher leaf development and a longer vegetation season. However, their development is hampered on one hand in very dense stands and on the other hand in totally open conditions. The pioneer Aleppo pine thus has a strong influence on vegetation dynamics by favoring shade-tolerant deciduous trees at the expense of light-demanding shrubs. Strategies for enhancing ecosystem resilience through the introduction of resprouters should take into account both the density of pine cover and species' ecological tolerance. The densest pine stands will need to be thinned before seedling introduction. Under moderate to low pine cover, introducing shade-tolerant trees with high SLA seems a good option to enhance the presence of resprouters, whereas in open habitats, photoinhibition-tolerant evergreen shrubs such as *A. unedo* are better adapted.

Acknowledgements

This work was supported by funds from the Provence-Alpes-Côte-d'Azur Region and the Ministry of Ecology (MEDDE-DEB). The authors thank Christian Ripert, Roland Estève, Jean-Michel Lopez and Fabien Guerra (Irstea, UR RECOVER) for their help with field work.

Data accessibility

Plant and trait data are available from Dryad Digital Repository http://dx.doi.org/10.5061/dryad.k67j5 (Gavinet, Prévosto & Fernandez 2016).

References

- Armas, C., Ordiales, R. & Pugnaire, F.I. (2004) Measuring plant interactions: a new comparative index. *Ecology*, **85**, 2682–2686.
- Barbero, M., Bonin, G., Loisel, R. & Quézel, P. (1990) Changes and disturbances of forest ecosystems caused by human activities in the western part of the Mediterranean basin. *Vegetatio*, **87**, 151–173.
- von Arx, G., Dobbertin, M. & Rebetez, M. (2012) Spatio-temporal effects of forest canopy on understory microclimate in a long-term experiment in Switzerland. *Agricultural and Forest Meteorology*, **166–167**, 144–155.
- Bellot, J., Maestre, F.T., Chirino, E., Hernández, N. & de Urbina, J.O. (2004) Afforestation with Pinus halepensis reduces native shrub performance in a Mediterranean semiarid area. *Acta Oecologica*, **25**, 7–15.
- Benavides, R., Escudero, A., Coll, L., Ferrandis, P. Gouriveau, F., Hódar, J. A., Ogaya, R., Rabasa, S., Granda, E., Santamaria, B., Martínez-Vilalta, J., Zamora, R., Espelta, J.M., Peñuelas, J., Valladares, F. (2015) Survival vs. growth trade-off in early recruitment challenges global warming impacts on Mediterranean mountain trees. *Perspectives in Plant Ecology Evolution and Systematics*, 17, 369-378.

- Butterfield, B.J. & Briggs, J.M. (2011) Regeneration niche differentiates functional strategies of desert woody plant species. *Oecologia*, **165**, 477–487.
- Butterfield, B.J. & Callaway, R.M. (2013) A functional comparative approach to facilitation and its context dependence. *Functional Ecology*, **27**, 907–917.
- Caffarra, A. & Donnelly, A. (2010) The ecological significance of phenology in four different tree species: effects of light and temperature on bud burst. *International Journal of Biometeorology*, **55**, 711–721.
- Callaway, R.M. (1998) Are positive interactions species-specific? *Oikos*, **82**, 202–207.
- Callaway, R.M. & Walker, L.R. (1997) Competition and facilitation: a synthetic approach to interactions in plant communities. *Ecology*, **78**, 1958–1965.
- Castro Díez, P. & Montserrat-Marti, G. (1998) Phenological pattern of fifteen Mediterranean phanerophytes from Quercus ilex communities of NE-Spain. *Plant Ecology*, **139**, 103–112.
- Clark, D.L., Wilson, M., Roberts, R., Dunwiddie, P.W., Stanley, A. & Kaye, T.N. (2012) Plant traits a tool for restoration? *Applied Vegetation Science*, **15**, 449–458.
- Connell, J.H. & Slatyer, R.O. (1977) Mechanisms of succession in natural communities and their role in community stability and organization. *American naturalist*, **111**, 1119–1144.
- Cortina, J., Amat, B., Castillo, V., Fuentes, D., Maestre, F.T., Padilla, F.M. & Rojo, L. (2011) The restoration of vegetation cover in the semi-arid Iberian southeast. *Journal of Arid Environments*, **75**, 1377–1384.
- Cox, D.R. (1972) Regression Models and Life-Tables. *Journal of the Royal Statistical Society*, **34**, 187–220.
- Gachet, S., Véla, E. & Tatoni, T. (2005) BASECO: a floristic and ecological database of Mediterranean French flora. *Biodiversity & Conservation*, **14**, 1023–1034.
- Gavinet, J., Vilagrosa, A., Chirino, E., Granados, M.E., Vallejo, V.R. & Prévosto, B. (2015) Hardwood seedling establishment below Aleppo pine depends on thinning intensity in two Mediterranean sites. *Annals of Forest Science*, **72**, 999-1008.
- Gavinet, J.,, Prévosto, B. & Fernandez, C. (2016) Data from: Introducing resprouters to enhance Mediterranean forest resilience: importance of functional traits to select species according to a gradient of pine density. Dryad Digital Repository, http://dx.doi.org/10.5061/dryad.k67j5
- Gómez, J.M. (2003) Spatial patterns in long-distance dispersal of Quercus ilex acorns by jays in a heterogeneous landscape. *Ecography*, **26**, 573–584.
- Gómez-Aparicio, L., Valladares, F. & Zamora, R. (2006) Differential light responses of Mediterranean tree saplings: linking ecophysiology with regeneration niche in four co-occurring species. *Tree Physiology*, **26**, 947–958.

- Gómez-Aparicio, L., Zavala, M.A., Bonet, F.J. & Zamora, R. (2009) Are pine plantations valid tools for restoring Mediterranean forests? An assessment along abiotic and biotic gradients. *Ecological Applications*, **19**, 2124–2141.
- Houter, N.C. & Pons, T.L. (2005) Gap size effects on photoinhibition in understorey saplings in tropical rainforest. *Plant Ecology*, **179**, 43–51.
- Kikuzawa, K. (1995) Leaf phenology as an optimal strategy for carbon gain in plants. *Canadian Journal of Botany-Revue Canadienne De Botanique*, **73**, 158–163.
- Kobe, R.K., Pacala, S.W., Silander, J.A. & Canham, C.D. (1995) Juvenile tree survivorship as a component of shade tolerance. *Ecological Applications*, **5**, 517–532.
- Kozlowski, T.T. (1992) Carbohydrate sources and sinks in woody plants. *The Botanical Review*, **58**, 107–222.
- Kozlowski, T.T. & Pallardy, S.G. (2002) Acclimation and adaptive responses of woody plants to environmental stresses. *The Botanical Review*, **68**, 270–334.
- Lechowicz, M.J. (1984) Why do temperate deciduous trees leaf out at different times? Adaptation and ecology of forest communities. *The American Naturalist*, **124**, 821–842.
- Liancourt, P., Callaway, R.M. & Michalet, R. (2005) Stress tolerance and competitive-response ability determine the outcome of biotic interactions. *Ecology*, **86**, 1611–1618.
- Lillis, M. & Fontanella, A. (1992) Comparative phenology and growth in different species of the Mediterranean maquis of central Italy. *Vegetatio*, **99-100**, 83–96.
- Lindner, M., Maroschek, M., Netherer, S., Kremer, A., Barbati, A., Garcia-Gonzalo, J., Seidl, R., Delzon, S., Corona, P., Kolström, M., Lexer, M.J. & Marchetti, M. (2010) Climate change impacts, adaptive capacity, and vulnerability of European forest ecosystems. *Forest Ecology and Management*, 259, 698–709.
- 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.
- Lopez-Iglesias, B., Villar, R. & Poorter, L. (2014) Functional traits predict drought performance and distribution of Mediterranean woody species. *Acta Oecologica*, **56**, 10–18.
- Lortie, C.J., Brooker, R.W., Choler, P., Kikvidze, Z., Michalet, R., Pugnaire, F.I. & Callaway, R.M. (2004) Rethinking plant community theory. *Oikos*, **107**, 433–438.
- Maestre, F.T., Callaway, R.M., Valladares, F. & Lortie, C.J. (2009) Refining the stress-gradient hypothesis for competition and facilitation in plant communities. *Journal of Ecology*, **97**, 199–205.
- Maestre, F.T. & Cortina, J. (2004) Are Pinus halepensis plantations useful as a restoration tool in semiarid Mediterranean areas? *Forest Ecology and Management*, **198**, 303–317.

- Maestre, F.T., Cortina, J., Bautista, S. & Bellot, J. (2003) Does Pinus halepensis facilitate the establishment of shrubs in Mediterranean semi-arid afforestations? *Forest Ecology and Management*, **176**, 147–160.
- Maxwell, K. & Johnson, G.N. (2000) Chlorophyll fluorescence—a practical guide. *Journal of Experimental Botany*, **51**, 659–668.
- Meier, U. (2001) Growth stages of mono-and dicotyledonous plants. BBCH Monograph. German Federal Biological Research Centre for Agriculture and Forestry, Berlin.
- Mendoza, I., Gómez-Aparicio, L., Zamora, R. & Matías, L. (2009) Recruitment limitation of forest communities in a degraded Mediterranean landscape. *Journal of Vegetation Science*, 20, 367– 376.
- Monnier, Y., Prévosto, B., Ripert, C., Corbani, A.C. & Fernandez, C. (2012) Forest microhabitats differentially influence seedling phenology of two co-existing Mediterranean oak species. *Journal of Vegetation Science*, **23**, 260–270.
- Mori, A.S. (2016) Resilience in the studies of biodiversity-ecosystem functioning. *Trends in Ecology and Evolution*, **31**, 87-89.
- Moriondo, M., Good, P., Durao, R., Bindi, M., Giannakopoulos, C. & Corte Real, J. (2006) Potential impact of climate change on fire risk in the Mediterranean area. *Climate Research*, **31**, 85–95.
- Nicolini, E., Barthélémy, D. & Heuret, P. (2000) Influence de la densité du couvert forestier sur le développement architectural de jeunes chênes sessiles, Quercus petraea (Matt.) Liebl.(Fagaceae), en régénération forestière. *Canadian Journal of Botany*, **78**, 1531–1544.
- Niinemets, Ü. & Valladares, F. (2006) Tolerance to shade, drought, and waterlogging of temperate northern hemisphere trees and shrubs. *Ecological Monographs*, **76**, 521–547.
- Padilla, F.M., Ortega, R., Sánchez, J. & Pugnaire, F.I. (2009) Rethinking species selection for restoration of arid shrublands. *Basic and Applied Ecology*, **10**, 640–647.
- Pausas, J.G., Bladé, C., Valdecantos, A., Seva, J.P., Fuentes, D., Alloza, J.A., Vilagrosa, A., Bautista, S., Cortina, J. & Vallejo, R. (2004) Pines and oaks in the restoration of Mediterranean landscapes of Spain: new perspectives for an old practice—a review. *Plant Ecology*, 171, 209–220.
- Pérez-Harguindeguy, N., Díaz, S., Garnier, E., Lavorel, S., Poorter, H., Jaureguiberry, P., Bret-Harte, M.S., Cornwell, W.K., Craine, J.M., Gurvich, D.E., Urcelay, C., Veneklaas, E.J., Reich, P.B., Poorter, L., Wright, I.J., Ray, P., Enrico, L., Pausas, J.G., de Vos, A.C., Buchmann, N., Funes, G., Quétier, F., Hodgson, J.G., Thompson, K., Morgan, H.D., ter Steege, H., van der Heijden, M.G.A., Sack, L., Blonder, B., Poschlod, P., Vaieretti, M.V., Conti, G., Staver, A.C., Aquino, S. & Cornelissen, J.H.C. (2013) New handbook for standardised measurement of plant functional traits worldwide. *Australian Journal of Botany*, 61, 167–234.

- Poorter, H., Niinemets, Ü., Poorter, L., Wright, I.J. & Villar, R. (2009) Causes and consequences of variation in leaf mass per area (LMA): a meta-analysis. *New Phytologist*, **182**, 565–588.
- Prévosto, B., Monnier, Y., Ripert, C. & Fernandez, C. (2011) Can we use shelterwoods in Mediterranean pine forests to promote oak seedling development? *Forest Ecology and Management*, **262**, 1426–1433.
- Puerta-Piñero, C., Brotons, L., Coll, L. & González-Olabarría, J.R. (2012) Valuing acorn dispersal and resprouting capacity ecological functions to ensure Mediterranean forest resilience after fire. *European Journal of Forest Research*, **131**, 835–844.
- Rameau, J.-C., Mansion, D., Dumé, J., Gauberville, C., Bardat, J., Bruno, E. & Keller, R. (2008) *Flore Forestière Française. Tome 3 : Région Méditerranéenne*. Institut pour le Développement Forestier, Paris.
- Reich, P.B., Wright, I.J., Cavender-Bares, J., Craine, J.M., Oleksyn, J., Westoby, M. & Walters, M.B. (2003) The Evolution of plant functional variation: Traits, spectra, and strategies. *International Journal of Plant Sciences*, 164, S143–S164.
- Rolhauser, A.G. & Pucheta, E. (2016) Annual plant functional traits explain shrub facilitation in a desert community. *Journal of Vegetation Science*, **27**,60–68.
- Sánchez-Gómez, D., Valladares, F. & Zavala, M.A. (2006) Performance of seedlings of Mediterranean woody species under experimental gradients of irradiance and water availability: trade-offs and evidence for niche differentiation. *New Phytologist*, **170**, 795–806.
- Sanz-Pérez, V. & Castro-Díez, P. (2009) Summer water stress and shade alter bud size and budburst date in three Mediterranean Quercus species. *Trees*, **24**, 89–97.
- Schiffers, K. & Tielbörger, K. (2006) Ontogenetic shifts in interactions among annual plants. *Journal of Ecology*, **94**, 336–341.
- Sheffer, E., Canham, C.D., Kigel, J. & Perevolotsky, A. (2013) Landscape-scale density-dependent recruitment of oaks in planted forests: More is not always better. *Ecology*, **94**, 1718–1728.
- Soliveres, S., Maestre, F.T., Bowker, M.A., Torices, R., Quero, J.L., García-Gómez, M., Cabrera, O., Cea, A.P., Coaguila, D., Eldridge, D.J., Espinosa, C.I., Hemmings, F., Monerris, J.J., Tighe, M., Delgado-Baquerizo, M., Escolar, C., García-Palacios, P., Gozalo, B., Ochoa, V., Blones, J., Derak, M., Ghiloufi, W., Gutiérrez, J.R., Hernández, R.M. & Noumi, Z. (2014) Functional traits determine plant co-occurrence more than environment or evolutionary relatedness in global drylands. *Perspectives in Plant Ecology, Evolution and Systematics*, **16**, 164–173.
- Valladares, F. (2004) Photoinhibition and drought in Mediterranean woody saplings: scaling effects and interactions in sun and shade phenotypes. *Journal of Experimental Botany*, **56**, 483–494.
- Valladares, F. & Niinemets, Ü. (2008) Shade tolerance, a key plant feature of complex nature and consequences. *Annual Review of Ecology, Evolution, and Systematics*, **39**, 237–257.

- Valladares, F. & Pearcy, R.W. (2002) Drought can be more critical in the shade than in the sun: a field study of carbon gain and photo-inhibition in a Californian shrub during a dry El Niño year. *Plant, Cell & Environment*, **25**, 749–759.
- Vallejo, V.R., Aronson, J., Pausas, J.G. & Cortina, J. (2006) Restoration of Mediterranean woodlands. Restoration ecology: the new frontier, Blackwell Science pp. 193–209. Van Andel J., Aronson J., Oxford.
- Vallejo, V.R., Smanis, A., Chirino, E., Fuentes, D., Valdecantos, A. & Vilagrosa, A. (2012) Perspectives in dryland restoration: approaches for climate change adaptation. *New Forests*, 43, 561–579.
- Violle, C., Navas, M.-L., Vile, D., Kazakou, E., Fortunel, C., Hummel, I. & Garnier, E. (2007) Let the concept of trait be functional! *Oikos*, **116**, 882–892.
- Walker, L.R., Walker, J. & del Moral, R. (2007) Forging a New Alliance Between Succession and Restoration. *Linking Restoration and Ecological Succession*. Springer, New York.
- Westoby, M., Falster, D.S., Moles, A.T., Vesk, P.A. & Wright, I.J. (2002) Plant ecological strategies: Some leading dimensions of variation between species. *Annual Review of Ecology and Systematics*, **33**, 125–159.

Résultats complémentaires: installation du chêne vert et du chêne pubescent sous un gradient de pin d'Alep

Les deux espèces de chêne ont aussi été introduites en plein découvert, un an après leur introduction sous couvert de pin d'Alep. La comparaison de leurs performances aux mêmes âges doit être prise avec précaution du fait de la différence dans le pool de graines initiales et dans l'année d'introduction – bien que les caractéristiques climatiques des premières années après introduction aient été similaires. Les résultats vont globalement dans le même sens que ceux présentés dans l'article (Figure 12).

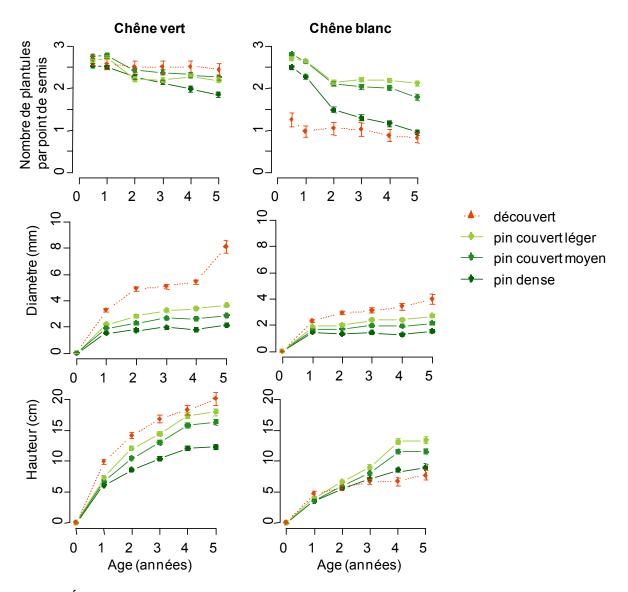


Figure 12 : Émergence, survie et croissance de plantules de chêne le long du gradient de pin d'Alep.

Le chêne vert, sempervirent et sclérophylle, se développe mieux en plein découvert. Son émergence et sa survie est élevée dans tous les habitats, indiquant à la fois une bonne tolérance à l'ombre et au plein soleil. Sa croissance est plus élevée en plein découvert, à la fois en hauteur et en diamètre. Il semble bénéficier du niveau plus élevé de ressources sans trop souffrir de photoinhibition, ce qu'on peut attribuer à des feuilles sclérophylles protectrices (Mediavilla and Escudero 2003). Par contre, il adopte par contre une morphologie plus buissonnante avec un rapport H/D plus faible qu'en forêt, de nombreuses branchaisons latérales voire une émission de plusieurs tiges. Sa capacité à former des peuplements forestiers est donc probablement réduite et on peut s'attendre à ce qu'il garde une faciès arbustif.

Le chêne pubescent, marcescent, bénéficie de la présence du pin d'Alep en ce qui concerne sa croissance en hauteur dans les peuplements clairs et modérés. Sa croissance en diamètre est par contre diminuée sous pin d'Alep mais de manière moins forte que le chêne vert. Cette espèce est probablement intermédiaire entre des espèces sclérophylles sempervirentes et des espèces malacophylles décidues comme le frêne ou le sorbier. L'émergence du chêne pubescent est fortement améliorée sous peuplements de pin d'Alep, mais il est difficile de savoir si cette amélioration est due à un changement de paramètres environnementaux (meilleure humidité par exemple) ou à une différence de viabilité des graines entre les deux campagnes de récolte. Par contre, sa survie est améliorée en découvert.

Le chêne vert apparaît comme mieux adapté à ce site puisque sa survie et sa croissance sont supérieures ou égales à celles du chêne pubescent dans toutes les conditions de couvert de pin d'Alep. Le chêne vert semble donc plus à même de coloniser des milieux méso-méditerranéens que le chêne pubescent. Bien que les comparaisons avec les autres espèces doivent être faites avec prudence du fait de méthodes et d'années d'introduction différentes, la croissance du chêne vert à 5 ans est cependant nettement inférieure à celle de l'arbousier en découvert et à celles du frêne et du sorbier sous couvert de pin d'Alep.

En résumé...

- ✓ Les arbustes sclérophylles sempervirents ont une meilleure survie et croissance en découvert en lien avec un meilleur niveau de ressources (lumière et eau)
- ✓ La croissance des arbres décidus est améliorée sous couvert léger de pin d'Alep, grâce à une amélioration de l'état du système photosynthétique et un allongement de leur saison de végétation
- ✓ Les peuplements denses de pin d'Alep limitent drastiquement la survie des plantules, sauf dans le cas du frêne très tolérant à l'ombre

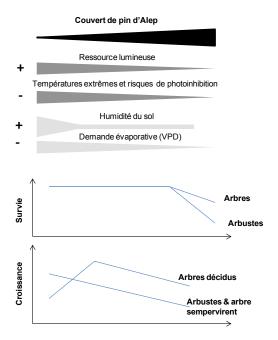


Figure 13 : Résumé graphique du chapitre 1 – effet d'un gradient de couvert de pin d'Alep sur les facteurs environnementaux et l'installation de plantules d'espèces feuillues. Les signes indiqués sur la gauche représentent l'influence potentielle des facteurs environnementaux sur les plantules. Les courbes représentent la réponse des plantules en termes de survie et croissance, de manière schématisée (voir contenu de l'article pour les réponses détaillées).

Chapitre 2 : Influence de l'intensité d'une éclaircie de pin d'Alep sur l'installation d'espèces feuillues dans deux sites expérimentaux en France et Espagne

Cet article se centre sur les milieux forestiers et examine l'effet d'une éclaircie de pin d'Alep à différentes intensités sur les performances (survie et croissance) de 6 espèces feuillues, dans 2 sites, l'un en France et l'autre en Espagne (sites expérimentaux 1a et 3). L'effet du couvert arboré sur les facteurs environnementaux est détaillé.

Article paru dans la revue *Annals of Forest Science*:

Hardwood seedling establishment below Aleppo pine depends on thinning intensity in two

Mediterranean sites

Key message

Aleppo pine stands can be made more resilient to disturbances such as forest fires, by introducing native and resprouting hardwood species. Pine density impacts seedling establishment by modifying resource availability and abiotic stress. Under Mediterranean conditions, moderate thinning (15-20m²/ha) was the most effective in promoting the establishment and growth of a number of hardwood species.

Abstract

Context: Developing silvicultural methods to help Mediterranean forests adapt to climate change is of high importance. Introducing resprouting hardwood species below pine stands is expected to promote diversity and resilience of these stands, particularly to forest fires.

Aims: To examine how the intensity of pine thinning influences understory micro environment and the establishment of various hardwood seedlings in two Mediterranean sites.

Methods: Aleppo pine stands were thinned down to three levels of basal area (uncut: 30 m²/ha, moderate thinning: 13-20 m²/ha, heavy thinning: 7-10 m²/ha) at two Mediterranean sites (South-East France and South-East Spain). Seedlings of six hardwood species were introduced in the understory and their survival and growth were monitored and related to changes in micro-environment induced by thinning.

Results: At both sites, thinning improved light availability and seedling diameter increment of all target species. Thinning increased extreme temperature and evaporative demand. Heavy thinning increased summer soil moisture in SE Spain but not in SE France. The worst conditions for seedling survival were reached under uncut stands in SE France and low-density stands in SE Spain.

Conclusion: Thinning in pine stands accelerated seedling growth but excessive thinning worsened summer drought and affected seedling survival. Moderate thinning (15-20 m²/ha) seems to be the best option in support of the introduction of hardwoods in the understory, which can improve forest diversity and resilience in the future.

Keywords

ecological restoration, tree shelter, microclimate, shade-drought interaction, soil moisture, underplanting oak

Introduction

Forest fires, drought, extreme events and pest outbreaks are all predicted to increase in the Mediterranean Basin (Kovats et al., 2014; Moriondo et al., 2006). In this context, it is vital to develop silvicultural methods that increase the resistance and resilience of Mediterranean forests to environmental perturbations (Lindner et al., 2008).

Over the last few decades, Mediterranean forests have experienced a rapid expansion of pioneer conifer stands, driven by natural colonization after land abandonment in SE France (Barbero et al., 1990) or afforestation efforts in SE Spain(Ortuño, 1990). This expansion process is particularly visible in Aleppo pine (*Pinus halepensis*), forming dense monospecific stands that are highly flammable and facilitate the spread of large fires (Pausas et al., 2004; Pausas et al., 2008). The capacity of this species to regenerate after a fire hinges on its canopy-stored seed bank, so any fire interval shorter than its age to maturity (i.e. 10-20 years, Ne'eman et al., 2004) is likely to cause a regeneration failure (Daskalakou & Thanos, 1996; Pausas et al., 2008). In contrast, hardwood species are mostly resprouters: they have the ability to re-grow from dormant buds and belowground reserves after a fire, which promotes faster vegetation recovery and makes them less vulnerable to high fire frequencies (Pausas et al., 2004; Schelhaas et al., 2010). Resprouter species can thus be considered keystone species for fire-resilient forests (Puerta-Piñero et al., 2012). Furthermore, monospecific Aleppo pine stands have been shown to be highly sensitive to insect attacks (Maestre & Cortina, 2004) and to reduce plant species richness and diversity in the understory (Chirino et al., 2006), whereas mixed pine-hardwood stands are shown to be less sensitive to pest outbreaks and herbivory (Jactel & Brockerhoff, 2007), to potentially host greater biodiversity (Cavard et al., 2011), and to be more resilient to disturbances and changing environmental conditions for a number of ecosystem processes (Jactel et al., 2009; Yachi & Loreau, 1999). Promoting mixed pine-hardwood stands is therefore increasingly advocated as a strategy to enhance forest resilience (Pausas et al., 2004; Keskitalo, 2011).

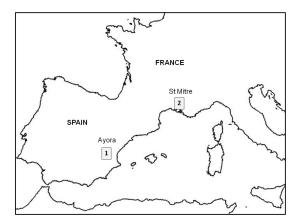
Mixed stands can be created by introducing hardwood species into pine stands to overcome seed limitations, but the operation proves delicate in Mediterranean conditions where seedling survival in summer is a major demographic bottleneck. Successful seedling introduction hinges on selecting species adapted to local conditions (Padilla et al., 2009; Vallejo et al., 2012). Reducing tree density by thinning has also been shown to be a critical factor for seedling establishment in forest understory (Paquette et al. 2006). Thinning increases light availability in the understory but also affects the water balance in a more complex way (Aussenac, 2000), with potentially important implications for seedling survival in water-limited areas. Forest managers need information on suitable management methods to enhance forest diversity and resilience, yet few studies have investigated the effect of thinning on understory microclimate and seedling performance under Mediterranean conditions.

Here we examined the effect of Aleppo pine thinning at three intensities in two different experimental sites—one in South-East Spain and one in South-East France. In each site, we assessed the effect of thinning on understory microclimate and the establishment (survival and growth) of six resprouter hardwood species. The applied objective was to help assess whether overstory thinning help hardwood species establishment for increasing biodiversity and resilience in Aleppo pine stands.

Material & Methods

Experimental sites

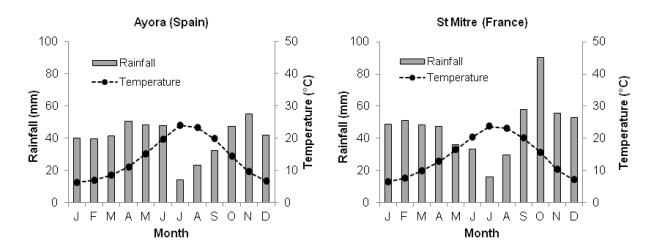
Experiments were conducted at two sites in SE Spain and SE France (see map in Online Resource 1). In Spain, the experiment was located in the forest of La Hunde, Ayora, province of Valencia (hereafter 'Ayora') on a flat area at a mean altitude of 800 m (30°7'N; 1°13'W to 39°6'N;1°11'W). In France, the experimental site was located at Saint-Mitre-les-Remparts in the Bouches-du-Rhône département (hereafter 'St Mitre') in a flat area adjacent to the Mediterranean Sea at a mean altitude of 130 m (43°4'N; 5°0'W). Both sites are covered by Aleppo pine forest forming closed stands aged 40-60 years old 32 m²/ha, originating from afforestation at Ayora and from natural colonization of abandoned land at St Mitre.



Online Resource 1: Map of the two experimental sites. 1= Ayora, Valencia province in Spain. 2 = St-Mitre-les-Remparts, Bouches-du-Rhônes département in France.

At Ayora, Aleppo pines were used to afforest former almond fields, and they are dominant in an area spanning over 1500 ha, with a sparse understory composed mainly of dwarf scrubs (*Thymus sp.*) and medium shrubs (*Rosmarinus officinalis, Ulex parviflorus*) and scattered adult *Quercus ilex ballota*. Soils are calcareous with a sandy-loam texture, stoniness in the range 27-49%, and a mean depth of 35 cm. At St Mitre, the forest is located on old fields divided up by stone walls ('terraces') over an area of about 150 ha surrounded by a mosaic of agricultural areas with sparse oak trees, shrublands, other Aleppo pine forests, and urban areas. The understory is composed of scattered *Quercus ilex* trees and a spatially heterogeneous shrub layer (main species: *Quercus coccifera*). Soils are calcareous with a sandy-loam texture, low stoniness, and a mean depth of 40 cm.

The climate is quite similar between the two sites. Historical records (1961-1990, Online Resource 2) show a dry season of 3 months and a mean temperature of 14°C in both sites but a lower average annual rainfall at Ayora (480mm) than at St Mitre (570mm) mainly due to wetter autumns. During the experiment (2009-2014), annual rainfall at Ayora was 527 ± 48 mm with July-August rainfall of 14 ± 6 mm and annual rainfall at St Mitre was 561 ± 154 mm with July-August rainfall of 20 ± 3 mm except in 2011 (71mm).



Online Resource 2: Ombrothermic diagram of the two sites based on historical records (1961-1991). Data are from the Ayora (Spain) and Istres (10 km North-West of St-Mitre, France) weather stations.

Thinning treatments and pine stand characteristics

At each site, three thinning treatments were tested: (i) unthinned, (ii) moderate thinning, and (iii) heavy thinning. At Ayora, the tinning treatments were applied in 2002 and removed about 50% and 75% of initial basal area. Each treatment was replicated in three 30 m \times 30 m plots (9 plots in total). At St Mitre, the tinning treatments were applied in 2006 and removed 30% (moderate regime) and 60% (heavy regime) of initial basal area. Each treatment was replicated in four 25 m \times 25 m plots (12 plots in total). Before seedling introduction, each plot was inventoried by measuring the DBH of each tree >1.30 m high. The resulting stand characteristics for each treatment are shown in Table 1.

Table 1: Stand characteristics (means \pm standard error) after applying the thinning treatments. Tree density and basal area were measured just before seedling introduction.

	_		Ayora (Spain)		St Mitre (France)				
		Uncut	Moderate thinning	Heavy thinning	Uncut	Moderate thinning	Heavy thinning		
Tree de (number/ha)	ensity	1067 ± 244	344 ± 32	165 ± 43	1644 ± 448	576 ± 29	196 ± 63		
Basal area (m²/ha)		31.7 ± 2.2	12.4 ± 2.7	7.5 ± 1.8	32.0 ± 3.9	19.2 ± 0.7	10.2 ± 0.9		

Selection and introduction of hardwood species

At each site, we selected 6 native species occurring in the surroundings (Table 2), with the exception of the thermophilous *Ceratonia siliqua* in France (subnatural and present at few locations along the Mediterranean coast). The two oak species are the main late-successional dominant species of hardwood forests: the evergreen oak *Quercus ilex* at both sites, and the deciduous oaks *Quercus faginea* at Ayora and *Quercus pubescens* at St Mitre. Seeds were collected in the region local to each experimental site at different locations with similar ecological conditions, using different trees for each species in order to account for intraspecific variability. *Q. ilex* and *Q. pubescens* at St Mitre were directly sown in November 2007 by introducing 3 acorns in 50 sowing points per plot. Other hardwood seedlings were cultivated in nurseries and transplanted into the field at 1 year old, in November 2009 at St Mitre and in November 2010 at Ayora. At Ayora, 15 seedlings per species and per plot were planted in holes dug by a backhoe. At St Mitre, 18 seedlings per species and per plot were planted in holes dug manually. Plots were fenced to avoid predation by large herbivores. Herbivory by insects may still have occurred, but although not specifically recorded, we did not notice important events and assume that herbivory pressure was similar between thinning treatments.

Table 2: Resprouting hardwood species introduced under a pine canopy at the two sites.

Site	Species	Life-form	Leaf habit	
Ayora & St Mitre	Arbutus unedo L. (Au)	Shrub	Evergreen	
Ayora & St Mitre	Fraxinus ornus L. (Fo)	Tree	Deciduous	
Ayora	Quercus ilex ballota Desf. (Qib)	Tree	Evergreen	
Ayora	Quercus faginea Lam. (Qf)	Tree	Deciduous	
Ayora	Rhamnus alaternus L. (Ra)	Shrub	Evergreen	
Ayora	Acer opalus granatense Boiss. (Ag)	Tree	Deciduous	
St Mitre	Quercus ilex ilex L. (Qii)	Tree	Evergreen	
St Mitre	Quercus pubescens Willd. (Qp)	Tree	Deciduous	
St Mitre	Ceratonia siliqua L. (Cs)	Tree	Evergreen	
St Mitre	Sorbus domestica L. (Sd)	Tree	Deciduous	

Monitoring of environmental factors

Light transmission, soil moisture, air temperature and air humidity were monitored at both sites. Solar photosynthetically active radiation (PAR) transmission was calculated in each plot as the ratio of photosynthetic photon flux density (PPFD, μmol. m⁻². s⁻¹) in the plot to the PPFD at a nearby open site in July. At Ayora, 10 PPFD measures were taken in each plot and in the open every three hours from 6 a.m. to 6 p.m., using a ceptometer (Sunfleck, Decagon devices, USA). At St Mitre, PPFD was recorded every minute for 24 hours using 5 sensors per plot (SKP 215, Skye Instruments, UK).

Soil water content was measured at two depths: top layer (0–10 cm) and at 30 cm depth. At Ayora, soil water content in the top layer was recorded on a monthly basis using 7 TDR probes per plot (TDR100, Campbell Scientific) placed in randomly-selected plantation holes. Soil moisture at 30 cm depth was simultaneously recorded on a subsample of 3 randomly-selected plantation holes per plot using a HS-10 volumetric water content sensor (ProCheck, Decagon Devices, USA). At St Mitre, soil moisture in the top layer was measured monthly with a portable TDR probe (Wet2, Delta-T Devices, UK) at 9–15 measurement points, and soil moisture at 30 cm depth was recorded hourly by 12 TDR probes per treatment distributed in two randomly-selected plots (EC-5, Decagon Device). Measurements were taken in two consecutive years in each site, i.e. 2011–2012 at Ayora and 2013–2014 at St Mitre.

Air temperature and humidity were monitored hourly using 3–5 sensors per treatment, distributed in the same plots as the TDR probes. Sensors (HOBO sensors at Ayora and Hygrochron iButton DS1923 sensors at St Mitre) were installed at an aboveground height of about 30 cm in small shelters to protect them from direct radiation and rainfall. From temperature and air humidity, we calculated the vapour pressure deficit (VPD), which is closely related to plant evapotranspiration (FAO, 1998). The data was then used to calculate daily mean, maximum and minimum temperature and VPD.

Seedlings and understory vegetation monitoring

Each seedlings was individually tagged. Survivorship, basal diameter and height were measured yearly. For oaks sown in St Mitre, all emerged acorns were measured, and the mean of the sowing-point seedling dimensions was used to avoid pseudoreplication. Growth measurements were used to compile a relative growth rate (RGR) in basal diameter and height for 3 year-old seedlings, as follows (Hoffmann & Poorter, 2002):

$$RGR = \frac{ln(X_i) - ln(X_0)}{t_i - t_0}$$

where X_i is the performance indicator (height or diameter) at the last measurement date t_i , and X_0 is the same indicator at the first measurement date t_0 (first year after sowing for *Quercus* species sown at St Mitre, outplanting for other species).

Three years after seedling introduction, understory shrub and herb covers were visually assessed and shrub height was recorded using 3 to 10 transects per plot.

Data analysis

As the two site conditions differed on several factors such as history, species introduced, and intensity of thinning treatments, the statistical analyses were conducted separately for each site. Effects of thinning on light transmission and mean seasonal soil water content were tested by one-way ANOVA. Effects of thinning on other environmental factors were analyzed using linear mixed models, with treatment and date as fixed factor and measurement sites (probes) as random factor. Thinning treatments and species differences in survival over time were tested by comparing Kaplan-Meier estimates of the survival function (Kaplan & Meier, 1958) with a Mantel-Cox log-rank test. Effect of treatment and species identity on final seedling RGR was tested using two-way ANOVA after first transforming the variables (if necessary) to satisfy the conditions of normality and homoscedasticity of residuals. Post-hoc Tukey tests evaluated between-treatment differences for each species. All statistical analyses were performed using R software (3.1.0).

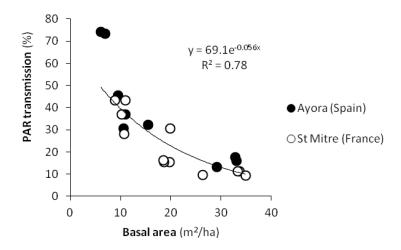
Results

Understory microclimate and vegetation development

At both sites, mean light transmission, maximum daily temperature and VPD increased with canopy openness (Table 3). Maximum PPFD in the open was about 2300 µmol.m⁻².s⁻¹ at both sites. Light transmission reached higher values at Ayora but decreased with basal area as a negative exponential relationship and in a quite consistent way between the two sites (Online Resource 3). The increase in maximum temperature and VPD with canopy openness was particularly pronounced in summer, where temperature increase reached 13% increase in both sites and VPD increase reached 14% (Ayora) to 40% (St Mitre) in the heavy thinning treatment.

Table 3: Effect of thinning on microclimatic variables and understory development. Values are means \pm standard error of several probes for microclimatic data and several sampling points for understory data. For each site, different letters (uppercase for Ayora, lowercase for St Mitre) indicate differences between treatments detected by Tukey post-hoc tests following linear mixed models. Maximum PPFD in the open was 2300 μ mol.m².s⁻¹ in both sites. ¹Summer values are calculated using July-August data.

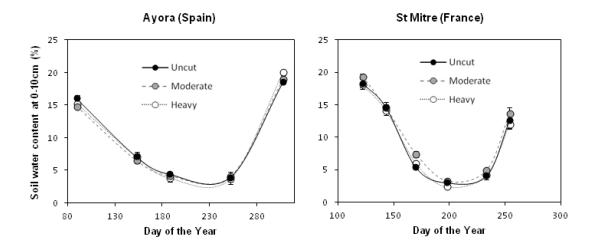
		Ayora (Spain)		St Mitre (France)				
	Uncut	Moderate thinning	Heavy thinning	Uncut	Moderate thinning	Heavy thinning		
Light (PAR) transmission (%)	$14.7 \pm 2.1 \; A$	$35.6 \pm 3.9 \ B$	$62.9 \pm 6.9 \ C$	$10.4 \pm 0.5 \ a$	$19.4 \pm 3.7 \ b$	$37.9 \pm 3.6 \ c$		
Summer ¹ daily mean temperature (°C)	$25.0 \pm 0.1 A$	$25.2 \pm 0.2 A$	$25.3 \pm 0.3 A$	$24.3 \pm 0.1 \ a$	$24.5 \pm 0.1 \ a$	$24.5 \pm 0.1 \ a$		
Summer ¹ daily maximum temperature (°C)	$34.0 \pm 0.2 A$	$35.8 \pm 0.5 \ B$	$36.0 \pm 0.1 \ B$	$30.8 \pm 0.1 \ a$	$33.0 \pm 0.4 b$	$34.8 \pm 0.4 \ c$		
Summer ¹ daily mean Vapour Pressure Deficit (kPa)	$2.08 \pm 0.02 \; A$	$2.16 \pm 0.05 B$	$2.20 \pm 0.06 B$	$1.31 \pm 0.01 \ a$	$1.36 \pm 0.02 \ a$	$1.41 \pm 0.02 \ b$		
Summer ¹ daily maximum Vapour Pressure Deficit (kPa)	$4.34 \pm 0.06 A$	$4.84 \pm 0.16 \ B$	$4.93 \pm 0.05 \ B$	$2.77 \pm 0.02 \ a$	$3.31 \pm 0.12 b$	$3.86 \pm 0.14 c$		
Herb cover (%)	$0.3 \pm 0.2 A$	$5.2 \pm 2.2~B$	$21.4 \pm 9.9 \ C$	$0.0\pm0.0~a$	$0.1 \pm 0.0 \ a$	$0.2 \pm 0.1 \ a$		
Shrub cover (%)	$5.5 \pm 2.0 A$	$33.9 \pm 18.0 \ B$	$14.2 \pm 7.6 A$	$5.7 \pm 0.9 \ a$	22.1 ± 1.4 <i>b</i>	$33.5 \pm 1.3 \ c$		
Shrub height (cm)	$11.4 \pm 4.0 A$	$25.3 \pm 13.4 A$	$16.4 \pm 5.6 A$	$52.6 \pm 4.6 \ a$	$59.9 \pm 2.6 \ a$	73.1 ± 2.1 <i>b</i>		



Online Resource 3: Photosynthetically active radiation (PAR) transmission as a function of stand basal area. Each point is the mean PAR transmission relative to the open sites in a given plot (black points: Ayora, white points: St Mitre).

Thinning did not affect soil water content in the upper layer in either site (Online Resource 4). In the deeper layer, soil water content was higher in the heavy thinning treatment at Ayora (p=0.01, Fig. 1). This difference persisted all year long, although it was higher in the rainy seasons (winter and spring, +23%) than in the dry seasons (summer and early autumn, +17%). At St Mitre, between-treatments differences were not significant (p=0.5) but there was a strong date × treatment interaction (p<0.001, Fig. 1): in the rainy seasons, soil water content tended to be higher in the thinned treatments while in summer soil water content decreased sharply and tended to be lower in the heavy thinning treatments.

Canopy opening induced the development of spontaneous vegetation in the understory at both sites, but with different compositions (Table 3). Herb cover increased in response to thinning at Ayora, from 0.3% in the unthinned plots to 21.4% in heavily-thinned plots, whereas at St Mitre, herbs were only found on a few thinned plots and remained very scarce, accounting for less than 1% of soil cover. At St Mitre, shrub cover and height increased progressively with thinning intensity, whereas at Ayora shrub cover was only higher under the moderate thinning treatment.



Online Resource 4: Soil water content in the upper layer (0–10 cm). Points are means of 9–15 measurements in each treatment (black points: uncut stands, grey points: moderate thinning regime, white points: heavy thinning regime). Bars represent the standard error. Thinning treatment had no effects on soil water content in the upper layer (repeated-measures ANOVA, p>0.05)

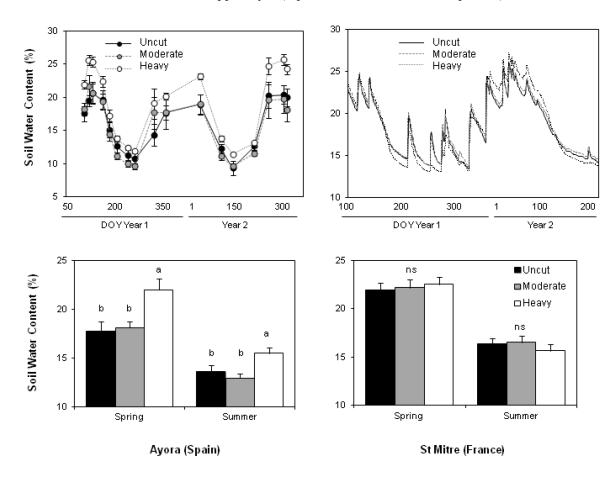


Fig. 1 Effects of thinning treatments on soil water content. Upper panel: dynamics of soil water content (30 cm depth) according to treatments. The x-axis plots Day of the Year (DOY) for two consecutive years. Lower panel: mean seasonal soil water content. Bars give the standard errors of 9 (Ayora) to 12 (St Mitre) probes per treatment. Different letters indicate differences between treatments

(p<0.05). At both sites, soil water content in autumn and winter followed a similar trend to soil water content in summer and spring

Seedling survival and growth

Seedling survival rate was influenced by thinning treatment (log-rank=13.2, p<0.01 at Ayora and log-rank=59.7, p<0.001 at St Mitre), with few differences between the moderate and heavy thinning treatments. Seedling survival ranged from 22% to 99% at St Mitre and from 52% to 100% at Ayora (Fig. 2). At Ayora, survival of half of the species was decreased under thinning treatments. However, the decrease in survival rate never exceeded 23% even for the most severely affected species which still showed high survival rates in the most open treatments (minimum 77 \pm 6% for *R.alaternus*). In contrast, at St Mitre, thinning had a positive effect on the survival of all species (except *F. ornus*, with survival rates remaining very high 97.2–98.6%). Thinning had particularly strong positive effects on *A. unedo* and *Q. pubescens*, leading to 3-fold and 2-fold increases in survival rates, respectively.

Survival was also affected by species identity in both sites (log-rank=74.8, p<0.001 at Ayora, log-rank=189.0, p<0.001 at St Mitre). The species with the lowest survival rates were the two deciduous trees Q. faginea and A. granatense at Ayora and the evergreen A. unedo and C. siliqua at St Mitre.

Thinning had a positive effect on stem diameter growth for all species at both sites (Table 4, Fig. 2). Thinning also strongly improved all-species height growth at St Mitre, whereas at Ayora, thinning decreased the height growth of two species: *Q. faginea* and *R. alaternus*. The best growing species in terms of diameter were *R. alaternus* and *A. unedo* at Ayora and *Q. ilex* at St Mitre. At Ayora, thinning changed the pattern of species responses in terms of height growth. The best performing species was *R. alaternus* in the unthinned treatment and *F. ornus* and *A. granatense* in the thinning treatments. At St Mitre, *F. ornus* and *S. domestica* showed particularly dynamic height growth, whereas *C. siliqua* showed negative growth rates in all treatments as well as *A. unedo* in unthinned treatments. This pattern reflected a destruction of aboveground biomass of the two latter species followed by resprouting during the experiment. *C. siliqua* is known to be frost-sensitive, and the bulk of its biomass destruction occurred after an extreme frostwave. However, even in this case, thinning improved seedling growth after resprouting.

Table 4. Results of ANOVAs testing for effects of species identity, thinning treatment and their interaction on diameter and height growth

	Ayora (Spain)							St Mitre (France)					
	Basal Diameter RGR (mm.year ⁻¹)		Height RGR (cm.year ⁻¹)		Basal Diameter RGR (mm.year ⁻¹)			Height RGR (cm.year ⁻¹)					
	DF	F	p-value	DF	F	p-value	DF	F	p-value	DF	F	p-value	
Species (S)	5	26.76	<0.001	5	6.22	< 0.001	5	138.32	< 0.001	5	510.31	<0.001	
Treatment (T)	2	17.22	<0.001	2	7.86	< 0.001	2	69.39	<0.001	2	73.8	<0.001	
$S \times T$	10	1.03	0.42	10	3.31	< 0.001	10	1.77	0.06	10	4.46	<0.001	
Residuals	681			677			1639			1644			

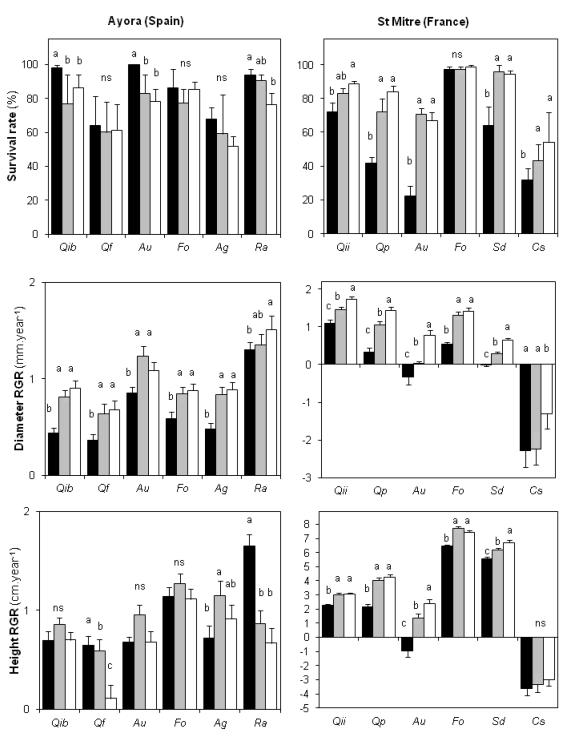


Fig. 2 Species performances under the different thinning treatments: uncut (black bars, 32 m²/ha), moderate thinning (grey bars, 19 m²/ha at St Mitre and 12m²/ha at Ayora) and heavy thinning (white bars, 10 m²/ha at St Mitre and 7.5 m²/ha at Ayora). Survival rates are shown at 3 years after seedling introduction, values are means of 4 or 3 plots per treatment, and different letters indicate differences in time-course of survival over the 3 years, as evaluated by Kaplan-Meier functions followed by a logrank test. Relative growth rates (RGR) were calculated for 10–90 3-year-old seedlings per treatment. Negative RGR is explained by above-ground biomass destruction followed by resprouting. Error bars represent the standard error of the mean. Different letters indicate differences between treatments for a given species according to Tukey *post-hoc* tests. Differences were considered significant at p<0.05. See Table 2 for species codes.

Discussion

Mixed pine—hardwood forests are expected to be more resilient to disturbances than monospecific pine stands (Jactel et al., 2009; Vallejo et al., 2006), particularly to allow quicker vegetation recovery after frequent large fires (Puerta-Piñero et al., 2012). Favoring the establishment of resprouting hardwood seedlings under Aleppo pine stands is thus recommended but no clear management methods have yet been established. The aim here was to study how active management by overstory thinning could modify environmental factors and influence the seedling establishment of various resprouting hardwood species.

Thinning effect on understory microclimate

Our results showed a buffering effect on air temperature and VPD that increased with tree basal area. This effect was more pronounced during the drier season, as also found by Rambo & North (2009), which may prove important for seedling survival in this critical period. Heavy thinning increased soil moisture only in wet seasons at St Mitre but even during summer at Ayora. Although time elapsed between thinning and soil measurement was longer at Ayora than at St Mitre, this lag probably had little effect on the observed trends. In fact, contrary to what was observed at Ayora, long-term studies (e.g. Gray et al., 2002) have found an absence of differences in soil moisture between thinned and unthinned treatments after several years due to vegetation development in thinned stands. Other studies diverge on the effects of tree thinning on soil water content, with some reporting positive outcomes (Bellot et al., 2004; Bréda et al., 1995; Rodriguez-Calcerrada et al., 2008) but others reporting negative outcomes (Primicia et al., 2012; Simonin et al., 2007). This divergence illustrates the fact that tree cover has diverse impacts on water balance: trees intercept rainfall and consume soil water, but also reduce understory evapotranspiration (Aussenac, 2000). Understory vegetation is known to account for a substantial share of total pine stand evapotranspiration, in particular in dry seasons due to pine stomatal closure (Simonin et al., 2007). Thus, differences between sites may be linked to differences in understory vegetation: tall shrubs at St Mitre probably consumed more water at 30 cm depth in summer than the herbs and dwarf shrubs at Ayora.

Thinning effect on seedling survival and growth

Thinning improved stem diameter growth of seedlings at both sites, but had site-specific effects on seedling survival and height growth.

The higher mortality in heavily-thinned stands at Ayora revealed that these stands were more stressful for seedlings despite their higher summer soil moisture. Soil water content is not always related to water availability for seedlings, which is strongly dependent on root development (Padilla & Pugnaire, 2007). Moreover, higher evaporative demand, temperatures and light levels in thinned plots can increase drought stress and directly damage seedling tissues and the photosynthetic machinery

(Chaves et al., 2002; Valladares, 2004), which probably overrode the benefits of higher soil moisture. Seedlings were more likely to die in heavily-thinned stands at Ayora due to more stressful conditions in summer, but the surviving seedlings grew better in diameter due to the higher light availability during the growing season. Such life-stage conflicts of canopy shelter effects on seedling survival and growth are frequently reported in the Mediterranean (e.g. Caldeira et al., 2014; Gómez-Aparicio et al., 2008; Marañón et al., 2004; Soliveres et al., 2010). Furthermore, height growth is the result of a balance between growth ability and elongation in response to changes in light quantity and quality (red/far-red ratio; Franklin, 2008), which probably explains the species-dependent effect of thinning on height growth at Ayora.

The conflict between survival and growth did not occur at St Mitre, where thinning strongly stimulated survival, diameter and height growth. Light transmission in dense stands was lower at St Mitre than at Ayora. Although this difference was small (5%), at low light levels a small change in light availability can trigger a large drop in survival rates (e.g. Sánchez-Gómez et al., 2006), which may explain the low survival of several species under dense stands at St Mitre. Thinning thus increased survival and growth despite slightly lower summer-season soil moisture, as also found by Rodriguez-Calcerrada et al. (2010) in central Spain. The higher light availability in thinned stands thus fostered better overall above-ground seedling development (in both diameter and height) and probably also below-ground development, enabling seedlings to better cope with summer drought. In this case, the positive effect of light availability was not cancelled out by the parallel increase in heat stress and evaporative demand like at Ayora, almost certainly because the summer conditions in the heavy thinning treatments were less stressful at St Mitre than at Ayora, as shown by the lower light transmission (38% vs 63%), maximum temperature (34.8°c vs 36.0°c) and VPD (3.9 kPa vs 4.9 kPa) values. In Rodriguez-Calcerrada et al. (2010), the highest light transmission was a similar 35%, and conditions may not have been stressful enough to trigger decreased survival. Indeed, the interplay between light and water stress is a complex issue, and it has been suggested that drought is more severe for plants at both low and high light levels yet ameliorated at intermediate light levels (Holmgren et al. 2012). Our results thus suggest that intermediate pine densities are the most favorable for hardwood seedling establishment. This adds support to results by Gómez-Aparicio et al. (2009) in an observational study of O. ilex recruitment under Aleppo pine woodlands, and by Paquette et al. (2006) in a meta-analysis including contrasted climatic areas. In water-limited Mediterranean areas, this result seems to be driven by a trade-off between light availability and abiotic summer conditions determining mortality rates.

Understory vegetation development and potential impact on seedling establishment

Thinning fostered the development of different types of understory vegetation, mostly herbs and dwarf shrubs at Ayora and tall shrubs at St Mitre, which may have partly shaped the thinning effects

(Paquette et al., 2006). Understory vegetation can have a distinct impact on seedling establishment depending on morphology, growth rates and/or ability to deplete resources (Balandier et al., 2006). Herbaceous species present in thinned plots at Ayora are known to be highly competitive with young seedlings (e.g. Caldeira et al., 2014; Cuesta et al., 2010), while at St Mitre the understory of thinned plots was mainly colonized by shrubs that are often involved in positive interactions in Mediterranean settings (Castro et al., 2004). There has been little research into shrub effects in Mediterranean understory, but the evidence suggests shrubs may have positive effects by mitigating the increase in extreme temperatures and creating lateral shading which favors height growth (Prévosto et al., 2011). Spontaneous vegetation development is difficult to foresee and depends on landscape context and seed sources, but this aspect warrants further study and should be taken into account when designing a thinning strategy.

Species selection to increase forest diversity and resilience

The outcome of plant–plant interactions can vary widely with target species identity and strategy (e.g. Liancourt et al., 2005). In this study, all target species at each site responded to thinning in the same direction but with different magnitudes, probably reflecting different stress tolerances and competitive abilities. For instance, light-demanding drought-tolerant species probably benefited more from post-thinning canopy opening, but the fact is that the precise ecological requirements of many hardwood species used in this study are still largely unknown. The thermophilous species (C. siliqua) used at St Mitre performed badly in all treatments, probably due to its frost sensitivity, which highlights how selecting species adapted to expected future climate conditions remains a very risky strategy (Lindner et al., 2008). Between sites, no common pattern of species performance according to life-form or leaf habit (as described in Table 2) emerged. For instance, at Ayora, the best-performing species were evergreen drought-tolerant shrubs, R. alaternus and A. unedo, while at St Mitre A. unedo posted some of the poorest survival and growth rates. Deciduous species have been reported as intolerant to high irradiance (Gómez-Aparicio et al., 2006). Here, O. faginea growth was indeed strongly reduced under heavy thinning treatments at Ayora, but other deciduous species showed intermediate-to-good performances. Although these species may be affected by higher irradiances, under moderate pine cover they seem to represent a suitable opportunity for pine forest diversification. Their different leaf habit promotes a higher functional diversity, which has been shown to be of interest for forest resilience (Pedro et al., 2015). Species performances were higher and differences between species less important under moderate pine cover than under very dense or very light cover, which allows a wider range for species choice. In addition to resprouting ability, other properties may be key factors for species selection, such as valuable wood (F. ornus, S. domestica), fleshy-fruits favoring bird diversity (A. unedo, S. domestica) or conservation of an endangered species (A. granatense).

Conclusion

Mixing Aleppo pine stands with hardwood species requires appropriate management of the overstory layer to enhance hardwood seedling establishment. Thinning is necessary to release light-limitation in dense pine stands, but excessive thinning may aggravate the already tough summer conditions and reduce the likelihood of seedling survival, particularly if drought events come frequently. Our results suggest that intermediate pine densities of about 15-20 m²/ha offer the most suitable conditions to boost introduced seedling growth and foster high later survival, although longer-term studies are needed to confirm the potential of this management strategy to create mixed stands. Several native resprouter species can be introduced under intermediate pine densities which should allow for diversification and increased resilience of Aleppo pine stands. However, site-specific climate conditions and interactions with understory herb and shrub layers can influence the effects of thinning on microclimate and seedling establishment, and thus warrant further investigation.

References

- Aussenac, G., 2000. Interactions between forest stands and microclimate: ecophysiological aspects and consequences for silviculture. Ann For Sci 57, 287–301.
- Balandier, P., Collet, C., Miller, J.H., Reynolds, P.E., Zedaker, S.M., 2006. Designing forest vegetation management strategies based on the mechanisms and dynamics of crop tree competition by neighbouring vegetation. Forestry 79, 3–27. doi:10.1093/forestry/cpi056
- Barbero, M., Bonin, G., Loisel, R., Quézel, P., 1990. Changes and disturbances of forest ecosystems caused by human activities in the western part of the Mediterranean Basin. Vegetatio 87, 151–173. doi:10.1007/BF00042952
- Bellot, J., Maestre, F.T., Chirino, E., Hernández, N., de Urbina, J.O., 2004. Afforestation with Pinus halepensis reduces native shrub performance in a Mediterranean semiarid area. Acta Oecol 25, 7–15. doi:10.1016/j.actao.2003.10.001
- Bréda, N., Granier, A., Aussenac, G., 1995. Effects of thinning on soil and tree water relations, transpiration and growth in an oak forest (Quercus petraea (Matt.) Liebl.). Tree Physiol 15, 295–306. doi:10.1093/treephys/15.5.295
- Caldeira, M.C., Ibáñez, I., Nogueira, C., Bugalho, M.N., Lecomte, X., Moreira, A., Pereira, J.S., 2014. Direct and indirect effects of tree canopy facilitation in the recruitment of Mediterranean oaks. J Appl Ecol 51, 349–358. doi:10.1111/1365-2664.12189
- Cavard, X., Macdonald, S.E., Bergeron, Y., Chen, H.Y.H., 2011. Importance of mixedwoods for biodiversity conservation: Evidence for understory plants, songbirds, soil fauna, and ectomycorrhizae in northern forests. Env Rev 19, 142–161. doi:10.1139/a11-004
- Chaves, M.M., Pereira, J.S., Maroco, J., Rodrigues, M.L., Ricardo, C.P.P., Osório, M.L., Carvalho, I., Faria, T., Pinheiro, C., 2002. How plants cope with water stress in the field? Photosynthesis and growth. Ann Bot 89, 907–916. doi:10.1093/aob/mcf105
- Chirino, E., Bonet, A., Bellot, J., Sánchez, J.R., 2006. Effects of 30-year-old Aleppo pine plantations on runoff, soil erosion, and plant diversity in a semi-arid landscape in south eastern Spain. CATENA 65, 19–29. doi:10.1016/j.catena.2005.09.003

- 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. Restor Ecol 12, 352–358. doi:10.1111/j.1061-2971.2004.0316.x
- Cuesta, B., Villar-Salvador, P., Puértolas, J., Rey Benayas, J.M., Michalet, R., 2010. Facilitation of Quercus ilex in Mediterranean shrubland is explained by both direct and indirect interactions mediated by herbs. J Ecol 98, 687–696. doi:10.1111/j.1365-2745.2010.01655.x
- Daskalakou, E., Thanos, C., 1996. Aleppo pine (Pinus Halepensis) postfire regeneration: the role of canopy and soil seed banks. Int J Wildland Fire 6, 59–66.
- FAO, 1998. Meteorological data, in: Crop Evapotranspiration Guidelines for Computing Crop Water Requirements, FAO Irrigation and Drainage Papers. Food and Agriculture Organization of the United Nations, Rome.
- Franklin, K.A., 2008. Shade avoidance. New Phytol 179, 930–944. doi:10.1111/j.1469-8137.2008.02507.x
- Gómez-Aparicio, L., Valladares, F., Zamora, R., 2006. Differential light responses of Mediterranean tree saplings: linking ecophysiology with regeneration niche in four co-occurring species. Tree Physiol 26, 947–958.
- Gómez-Aparicio, L., Pérez-Ramos, I.M., Mendoza, I., Matías, L., Quero, J.L., Castro, J., Zamora, R., Marañón, T., 2008. Oak seedling survival and growth along resource gradients in Mediterranean forests: implications for regeneration in current and future environmental scenarios. Oikos 117, 1683–1699. doi:10.1111/j.1600-0706.2008.16814.x
- Gómez-Aparicio, L., Zavala, M.A., Bonet, F.J., Zamora, R., 2009. Are pine plantations valid tools for restoring Mediterranean forests? An assessment along abiotic and biotic gradients. Ecol App 19, 2124–2141.
- Gray, A.N., Spies, T.A., Easter, M.J., 2002. Microclimatic and soil moisture responses to gap formation in coastal Douglas-fir forests. Can. J. For. Res. 32, 332–343. doi:10.1139/x01-200
- Hoffmann, W.A., Poorter, H., 2002. Avoiding bias in calculations of relative growth rate. Ann Bot 90, 37–42. doi:10.1093/aob/mcf140
- Holmgren, M., Gómez-Aparicio, L., Quero, J.L., Valladares, F., 2012. Non-linear effects of drought under shade: reconciling physiological and ecological models in plant communities. Oecologia 169, 293–305. doi:10.1007/s00442-011-2196-5
- Jactel, H., Brockerhoff, E.G., 2007. Tree diversity reduces herbivory by forest insects. Ecol Lett 10, 835–848. doi:10.1111/j.1461-0248.2007.01073.x
- Jactel, H., Nicoll, B.C., Branco, M., Gonzalez-Olabarria, J.R., Grodzki, W., Långström, B., Moreira, F., Netherer, S., Orazio, C., Piou, D., Santos, H., Schelhaas, M.J., Tojic, K., Vodde, F., 2009. The influences of forest stand management on biotic and abiotic risks of damage. Ann For Sci 66, 701–701. doi:10.1051/forest/2009054
- Kaplan, E.L., Meier, P., 1958. Nonparametric estimation from incomplete observations. J Am Stat 53, 457–481. doi:10.1080/01621459.1958.10501452
- Keskitalo, E.C.H., 2011. How can forest management adapt to climate change? Possibilities in different forestry systems. Forests 2, 415–430.
- Kovats, R.S., Valentini, R., Brower, L.M., Georgopoulou, E., Jacob, D., Martin, E., Rounsevell, M., Soussana, J.-F., 2014. Europe, in: Climate Change 2014: Impacts, Adaptation, and Vulnerability. Part B: Regional Aspects. Contribution of Working Group II to the Fifth Assessment Report of the Intergovernmental Panel on Climate Change. Barros V.R., C.B. Field, D.J. Dokken, M.D. Mastrandrea, K.J. Mach, T.E. Bilir, M. Chatterjee, K.L. Ebi, Y.O.

- Estrada, R.C. Genova, B. Girma, E.S. Kissel, A.N. Levy, S. MacCracken, P.R. Mastrandrea and L.L. White, Cambridge, United Kingdom and New York, NY, USA, pp. 1267–1326.
- Liancourt, P., Callaway, R.M., Michalet, R., 2005. Stress tolerance and competitive-response ability determine the outcome of biotic interactions. Ecology 86, 1611–1618. doi:10.2307/3450786
- Lindner, M., Garcia-Gonzalo, J., Kolström, M., Green, T., Reguera, R., Maroschek, M., Seidl, R., Lexer, M.J., Netherer, S., Schopf, A., Kremer, A., Delzon, S., Barbati, A., Marchetti, M., Corona, P., 2008. Impacts of climate change on European forests and options for adaptation (Report to the European Commission Directorate-General for Agriculture and Rural Development).
- Maestre, F.T., Cortina, J., 2004. Are Pinus halepensis plantations useful as a restoration tool in semiarid Mediterranean areas? For Ecol Manag 198, 303–317. doi:10.1016/j.foreco.2004.05.040
- Marañón, T., Zamora, R., Villar, R., Zavala, M.A., Quero, J.L., Pérez-Ramos, I.M., Mendoza, I., Castro, J., 2004. Regeneration of tree species and restoration under contrasted Mediterranean habitats: field and glasshouse experiments. Int J Ecol Env Sci 30, 187–196.
- Moriondo, M., Good, P., Durao, R., Bindi, M., Giannakopoulos, C., Corte Real, J., 2006. Potential impact of climate change on fire risk in the Mediterranean area. Clim Res 31, 85–95. doi:10.3354/cr031085
- Ne'eman, G., Goubitz, S., Nathan, R., 2004. Reproductive traits of Pinus halepensis in the light of fire a critical review. Plant Ecol 171, 69–79. doi:10.1023/B:VEGE.0000029380.04821.99
- Ortuño, F., 1990. El plan para la repoblación forestal de España del año 1939. Análisis y comentarios. Ecología Fuera de Serie 1, 373–392.
- Padilla, F.M., Ortega, R., Sánchez, J., Pugnaire, F.I. 2009. Rethinking species selection for restoration of arid shrublands. Basic Appl Ecol 10, 640–647. doi:10.1016/j.baae.2009.03.003
- Padilla, F.M., Pugnaire, F.I., 2007. Rooting depth and soil moisture control Mediterranean woody seedling survival during drought. Funct Ecol 21, 489–495. doi:10.1111/j.1365-2435.2007.01267.x
- Pedro, M.S., Rammer, W., Seidl, R., 2015. Tree species diversity mitigates disturbance impacts on the forest carbon cycle. Oecologia 177, 619–630. doi:10.1007/s00442-014-3150-0
- Paquette, A., Bouchard, A., Cogliastro, A., 2006. Survival and growth of under-planted trees: A metaanalysis across four biomes. Ecol Appl 16, 1575–1589. doi:10.2307/40062023
- Pausas, J.G., Bladé, C., Valdecantos, A., Seva, J.P., Fuentes, D., Alloza, J.A., Vilagrosa, A., Bautista, S., Cortina, J., Vallejo, R., 2004. Pines and oaks in the restoration of Mediterranean landscapes of Spain: new perspectives for an old practice—a review. Plant Ecol 171, 209–220
- Pausas, J.G., Llovet, J., Rodrigo, A., Vallejo, R., 2008. Are wildfires a disaster in the Mediterranean basin? A review. Int J Wildland Fire 17, 713–723. doi:10.1071/WF07151
- Prévosto, B., Monnier, Y., Ripert, C., Fernandez, C., 2011. Diversification of Pinus halepensis forests by sowing Quercus ilex and Quercus pubescens acorns: testing the effects of different vegetation and soil treatments. Eur J Forest Res 130, 67–76. doi:10.1007/s10342-010-0396-x
- Primicia, I., Camarero, J.J., Imbert, J.B., Castillo, F.J., 2012. Effects of thinning and canopy type on growth dynamics of Pinus sylvestris: inter-annual variations and intra-annual interactions with microclimate. Eur J For Res 132, 121–135. doi:10.1007/s10342-012-0662-1
- Puerta-Piñero, C., Brotons, L., Coll, L., González-Olabarría, J.R., 2012. Valuing acorn dispersal and resprouting capacity ecological functions to ensure Mediterranean forest resilience after fire. Eur J Forest Res 131, 835–844. doi:10.1007/s10342-011-0557-6

- Rambo, T.R., North, M.P., 2009. Canopy microclimate response to pattern and density of thinning in a Sierra Nevada forest. For Ecol Manag 257, 435–442. doi:10.1016/j.foreco.2008.09.029
- Rodriguez-Calcerrada, J., Mutke, S., Alonso, J., Gil, L., Pardos, J.A., Aranda, I., 2008. Influence of overstory density on understory light, soil moisture, and survival of two underplanted oak species in a Mediterranean montane Scots pine forest. For Sys 17, 31–38. doi:10.5424/1021
- Rodriguez-Calcerrada, J., Cano, F.J., Valbuena-Carabana, M., Gil, L., Aranda, I., 2010. Functional performance of oak seedlings naturally regenerated across microhabitats of distinct overstorey canopy closure. New For 39, 245–259. doi:10.1007/s11056-009-9168-1
- Sánchez-Gómez, D., Valladares, F., Zavala, M.A., 2006. Performance of seedlings of Mediterranean woody species under experimental gradients of irradiance and water availability: trade-offs and evidence for niche differentiation. New Phytol 170, 795–805. doi:10.2307/3694414
- Schelhaas, M.-J., Hengeveld, G., Moriondo, M., Reinds, G.J., Kundzewicz, Z.W., Maat, H. ter, Bindi, M., 2010. Assessing risk and adaptation options to fires and windstorms in European forestry. Mitig Adapt Strateg Glob Change 15, 681–701. doi:10.1007/s11027-010-9243-0
- Simonin, K., Kolb, T.E., Montes-Helu, M., Koch, G.W., 2007. The influence of thinning on components of stand water balance in a ponderosa pine forest stand during and after extreme drought. Agr Forest Meteorol 143, 266–276. doi:10.1016/j.agrformet.2007.01.003
- Soliveres, S., DeSoto, L., Maestre, F.T., Olano, J.M., 2010. Spatio-temporal heterogeneity in abiotic factors modulate multiple ontogenetic shifts between competition and facilitation. Perspect Plant Ecol Evol 12, 227–234. doi:10.1016/j.ppees.2010.02.003
- Valladares, F., 2004. Photoinhibition and drought in Mediterranean woody saplings: scaling effects and interactions in sun and shade phenotypes. J Exp Bot 56, 483–494. doi:10.1093/jxb/eri037
- Vallejo, V.R., Aronson, J., Pausas, J.G., Cortina, J., 2006. Restoration of Mediterranean woodlands, in: Restoration Ecology: The New Frontier. Van Andel J., Aronson J., Oxford, pp. 193–209.
- Vallejo, V.R., Smanis, A., Chirino, E., Fuentes, D., Valdecantos, A., Vilagrosa, A., 2012. Perspectives in dryland restoration: approaches for climate change adaptation. New For 43, 561–579. doi:10.1007/s11056-012-9325-9
- Yachi, S., Loreau, M., 1999. Biodiversity and ecosystem productivity in a fluctuating environment: The insurance hypothesis. PNAS 96, 1463–1468. doi:10.1073/pnas.96.4.146

En résumé...

- ✓ L'effet d'une éclaircie du pin d'Alep est comparé entre 2 site en France et en Espagne
- ✓ L'éclaircie du pin d'Alep augmente la ressource lumineuse, les températures et demandes évaporatives extrêmes.
- ✓ L'humidité du sol augmente dans les peuplements éclaircis dans le site d'Espagne, mais est similaire dans le site de France.
- ✓ Le sous-étage très développé en France joue probablement un rôle pour expliquer cette différence.
- ✓ L'éclaircie améliore la croissance de la plupart des espèces feuillues probablement grâce à l'augmentation de la lumière disponible
- ✓ La survie des plantules est améliorée par l'éclaircie en France mais diminue dans les peuplements fortement éclaircis en Espagne.
- ✓ Les peuplements de densité moyenne (15-20m²/ha) offrent des conditions permettant des taux de survie et croissance convenables dans les 2 sites

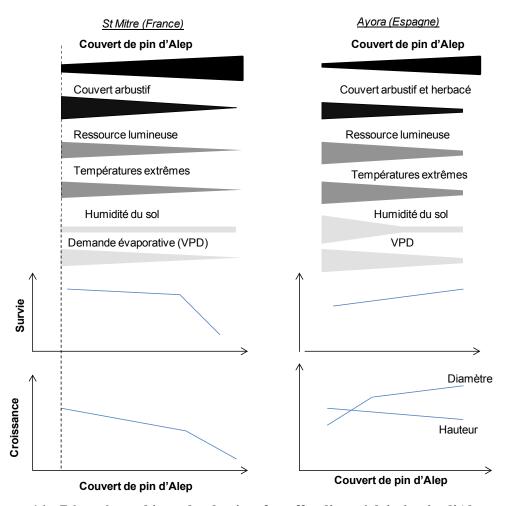


Figure 14: Résumé graphique du chapitre 2 – effet d'une éclaircie pin d'Alep sur les facteurs environnementaux, le sous-bois et l'installation de plantules d'espèces feuillues dans 2 sites. Les signes indiqués sur la gauche représentent l'influence potentielle des facteurs environnementaux sur les plantules. Les courbes représentent la réponse des plantules en termes de survie et croissance, de manière schématisée (voir contenu de l'article pour les réponses détaillées).

PARTIE II

INTERACTIONS AVEC UNE STRATE BASSE



Chapitre 3 : Effet d'une strate arbustive et herbacée de sous-bois sur l'installation de plantules de chêne

Dans les peuplements de pin d'Alep éclaircis, une végétation arbustive et/ou herbacée se développei à son tour peut influencer l'installation de plantules. Ce chapitre examine le lien entre le recouvrement de cette végétation sous-bois et la performance (émergence, survie et croissance) de plantules de chêne pubescent et chêne vert dans deux peupleuments éclaircis de pin d'Alep (sites 1a et 1b).

Article paru dans la revue Forest Ecology and Management

Do shrubs facilitate oak seedling establishment in Mediterranean pine forest understory?

Jordane GAVINET^{1,2}, Bernard PRÉVOSTO¹, Catherine FERNANDEZ²

- 1 Institut national de Recherche en Sciences et Technologies pour l'Environnement et l'Agriculture (Irstea), 3275 Route de Cézanne, 13100 Aix-en-Provence, France
- 2 Institut Méditerranéen de Biodiversité et d'Écologie marine et continentale (IMBE), Aix-Marseille Université, CNRS, IRD, Université d'Avignon, UMR 7263, 3 place Victor-Hugo, 13331 Marseille cedex 3, France

Abstract

Shrubs have been shown to facilitate tree seedling establishment in open Mediterranean ecosystem habitats, but their effects in forests have been much less explored. We investigated the role played by shrubs in seedling emergence, survival and growth for two co-occurring oak species - Quercus ilex and *Quercus pubescens* – in the understory of clear Aleppo pine stands (10 m²/ha). Acorns of both species were sown in two sites in South-East France that contrasted in terms of former land-use (pastoral vs agricultural), soil thickness (shallow vs deep) and type of understory (shrubs + grass vs only shrubs). Oak seedlings had a higher survival and growth on the former agricultural site with deeper soil. In general, the more stress-tolerant Q. ilex performed better than Q. pubescens. In the harsher site, seedling survival decreased with grass cover but increased with shrub cover. Shrub and grass cover decreased seedling diameter and had no effect on seedling height. In the more fertile site, shrub cover had no influence on seedling survival but had a species-specific effect on seedling growth: shrubs mostly competed with O. ilex but ameliorated O. pubescens growth, leading to changes in the two species performance ranking at high shrub cover. We conclude that shrubs can act as nurses for oak seedling establishment in pine forest understory, particularly in harsh conditions and for stressintolerant species. In harsh conditions, shrub cover should be factored in as a way to promote pine forest diversification toward mixed pine-oak stands.

Key-words: Oak regeneration, nurse shrubs, plant-plant interaction, seedling survival, pine diversification

Introduction

Millennia of intensive and diverse anthropogenic pressures have shaped forest composition and distribution in the Mediterranean Basin (Blondel, 2006). Since the 19th century, the northern rim of the Mediterranean Basin has undergone strong rural abandonment (Debussche et al., 1999), leading to the expansion of the pioneer Aleppo pine – *Pinus halepensis* Mill. – (Barbero et al., 1990; Debussche et al., 1999). With the course of forest succession, Aleppo pine is expected to be replaced by Mediterranean oaks in most sites (Barbero et al., 1990; Zavala et al., 2000). However, oaks often struggle to regenerate, and oak seedling establishment rates are very low due to numerous factors that hamper the regeneration process. These factors include the lack of close seed sources (Gómez-Aparicio et al., 2009; González-Moreno et al., 2011; Mendoza et al., 2009) and efficient dispersal vectors (Gómez, 2003; Gómez et al., 2007), and after seed arrival, seed predation by rodents and wild boars which can be very high (Puerta-Piñero, 2010). Microsite suitability for seedling emergence, growth and survival is also a major factor (Espelta et al., 1995; Mendoza et al., 2009; Pulido & Díaz, 2005).

As forest managers look to facilitate forest adaptation to climate change, favoring the transition towards mixed pine-oak stands is increasingly being advocated as a way to increase forest resilience to wildfires (e.g. Pausas et al., 2004; Vallejo et al., 2012) by taking advantage of oak resprouting abilities (Keeley, 1986; Puerta-Piñero et al., 2012). Seed limitations and predation can be overcome by artificially sowing and protecting acorns, but a good knowledge of favorable microsites is required. Several studies have shown that dense Aleppo pine stands severely limit oak establishment (Gómez-Aparicio et al., 2009; Maestre et al., 2003; Sheffer et al., 2013). Thinning dense stands has thus been recommended to increase the probability of oak seedling establishment (Gavinet et al., 2015; Prévosto et al., 2011). However, thinning can also promote colonization of the pine understory by other spontaneous species (Royo & Carson, 2006), which may offset the positive effects of canopy opening (Beckage et al., 2005). Understory vegetation is most often considered as competing with target-tree seedlings (Balandier et al., 2006; Paquette et al., 2006; Royo & Carson, 2006) including oak species (e.g. Lorimer et al., 1994), so many forest managers try to suppress it by mechanical or chemical means in an effort to enhance target species establishment (McCarthy et al., 2011). However, competitive interactions between plants are expected to decrease in harsh sites such as dry areas, where facilitation can play a greater role (Bertness & Callaway, 1994; He et al., 2013). Several studies in Mediterranean conditions have shown positive effects of shrubs on tree seedling establishment, including oaks, compared to open areas (Castro et al., 2004; Gómez-Aparicio et al., 2004; Padilla & Pugnaire, 2006; Rousset & Lepart, 1999). However, there has been much less investigation into the effects of shrubs in the understory of Mediterranean forest stands. The presence of a canopy, by reducing light availability but also by changing other environmental factors (e.g. microclimate, soil

moisture), can influence the outcomes of shrub-seedling interaction (Muhamed et al., 2013b). It has been shown that plant-plant interactions are highly context-dependent and also species specific, target species responses to neighbors depending in particular of their stress tolerance and competitive abilities(Liancourt et al., 2005; Michalet, 2007; Saccone et al., 2009). Further experiments assessing the effects of understory vegetation on oak seedling establishment is needed in order to improve understanding of the factors driving pine—oak succession and propose appropriate forest management methods.

Here we examine the effect of understory vegetation that spontaneously developed after Aleppo pine overstory thinning on the establishment of the two main oak species in Southern France, the holm oak (Quercus ilex L.) and the downy oak (Quercus pubescens Willd.). Among the two species, holm oak is considered more drought-tolerant while pubescent oak dominates mature forests in sites with higher precipitations or deeper soils (Barbero et al., 1990; Miglioretti, 1987; Zavala et al., 2000). In general, a trade-off between drought and shade tolerance is expected (Niinemets and Valladares, 2006), which explains the findings that drought intolerant-shade tolerant species are more facilitated (Gómez-Aparicio et al., 2004; Liancourt et al., 2005; Pages and Michalet, 2006). However, holm oak has also been shown to be also highly shade-tolerant (Sánchez-Gómez et al., 2008) probably thanks to a conservative strategy which allows this species to tolerate low levels of both light and water by reducing losses and demands for resources (Sack et al., 2003). Field experiments in the Mediterranean indeed found a higher tolerance of holm oak to deep shade compared to pubescent oak (Prévosto et al., 2011, 2016). Thus, the relative importance of facilitation and competition for the two oak species is far from being easily predictable. To assess this, we conducted a sowing experiment in two Mediterranean pine forests with contrasting soil fertility conditions and land-use histories, and tested for relationships between understory cover and oak seedling emergence, survival and growth. We hypothesized that

- i. shrub cover can facilitate oak seedling establishment,
- ii. the less stress-tolerant *Q. pubescens* would benefit more from presence of neighbor shrubs.

Material & Methods

Experimental sites and vegetation treatments

Both experimental sites are located in South-Eastern France. The first site is located in Barbentane ('Barbentane' site; 43°5'N- 4°4'W), on a gentle north-oriented slope at an altitude of 105 m. Mean annual temperature is 14°C and mean annual rainfall is 689 mm (1961–1996, Avignon weather station, Météo-France). During the experiment, precipitations were below the mean in the first two years (517 and 383mm) and above during the third year (946mm). Before the experiment, the vegetation was dominated by 90-year-old Aleppo pine stands that had naturally established on former grazing land,

with a heterogeneous shrub layer (*Quercus coccifera* L., *Quercus ilex* and *Buxus sempervirens* L.) and a ground layer dominated by the grass *Brachypodium retusum* (Pers.) Beauv. The soil is calcareous and shallow with loamy texture, high stone amount, and a mean depth of 15 cm. The whole Aleppo pine stand was thinned down in 2003 to a basal area of 12 m²/ha and a density of 210 trees/ha. Light records in July 2005 using solarimeter tubes (300–3000 nm, Delta-T Device) showed a light transmittance of 70%. Different soil and understory vegetation treatments were applied in winter and spring 2005. These treatments were originally designed to enhance natural pine regeneration and resulted in different understory vegetation development patterns (see Prévosto & Ripert, 2008 for further details on the treatments). Treatments were replicated in four 34 × 82m plots containing each ten 14 × 14m subplots with different vegetation treatments.

The second site is located in St-Mitre-les-Remparts ('St Mitre' site, 43°4'N; 5°0'W) about 80 km south of the first site, on a flat area at an altitude of 130 m. Mean annual temperature is 14.5°C and mean annual rainfall is 550 mm based on historical records (1961–2010, Istres weather station, Météo France). During the 3 years of the experiment, precipitations were higher than the mean with 779, 697 and 661mm. The vegetation is dominated by 60-year-old Aleppo pine stands that had naturally established on former agricultural fields (terraces) with a scarce understory mainly composed of shrubs (*Quercus coccifera*, *Quercus ilex* and *Cistus albidus* L.). The soil is calcareous with sandy-loam texture, a low stone load, and a mean depth of 40 cm indicating higher soil fertility than in the previous site. The Aleppo pine stand was thinned down to 10 m²/ha (density 197 trees/ha) in 2006 in four 25 × 25 m plots. Light records in July 2008 using solarimeter tubes (300–3000 nm, Delta-T Device) showed a light transmittance of 52%. No soil or understory vegetation treatments were applied.

Oak introduction by acorn sowing

Acorns of *Q. pubescens* and *Q. ilex* were introduced in autumn 2005 at Barbentane and autumn 2007 at St Mitre. Acorns were collected in the autumn of these same years, on several sites of similar ecological conditions and using several trees per site for each oak in order to encompass intraspecific variation. Non-viable acorns were eliminated by the floating method and visual screening. Viable acorns were then stored in moist conditions until being sown in late autumn. At each sowing point, three acorns of the same species were laid flat in a small hole (10 cm × 10 cm, 4 cm deep), covered with 2 cm of soil, a wire mesh (same dimensions, 0.6 cm mesh size, to prevent predation by small rodents) and covered by a further 2 cm layer of soil. At Barbentane, 100 sowing points of each oak species were introduced per plot, resulting in a total of 400 sowing points (1200 acorns) per oak. At St Mitre, 52 sowing points of each oak were introduced per plot, resulting in a total of 208 sowing points (624 acorns) per oak. At both sites, sowing points were arrayed in rows, alternating *Q. ilex* and *Q. pubescens*. The distance between rows was 2.5m and between sowing points in the row 3m at

Barbentane, 2m and 1m at St Mitre. Plots were fenced to limit herbivory and prevent damage from wild boar.

Vegetation monitoring

Emerged seedlings were counted at each sowing point in the first spring after acorn introduction and then every year, in winter, after the end of the vegetation season until they reached 3 years old. Emergence was measured as number of seedlings emerged at the first census date. Survival was measured as number of alive seedlings along the years. Apparently dead seedlings that later resprouted were counted as alive. Dimensions (height and stem basal diameter) of the seedlings at each sowing point were recorded after 3 vegetation seasons. For further analyses, the dimensions of each sowing point's tallest seedling were taken into account.

Understory shrub and grass cover were assessed at emergence and 3 years after oak introduction at each sowing point. Cover was visually estimated using a 25 cm-radius hoop centered on the sowing point via a method derived from the Braun-Blanquet abundance/dominance method: 1 = <1%, 2 = [1-5%[, 3 = [5-25%[, 4 = [25-50%[, 5 = [50-75%[, 6 = [75-100%]]. For emergence analysis, classes were pooled in order to assure a sufficient number (n > 20) in a given class. For survival and growth analyses, we used the midpoint of each class 3 years after emergence. At Barbentane, both herbaceous and woody species developed, whereas only woody species colonized the understory at St Mitre (Figure 1). This can be explained by different initial floristic compositions due to different land-use histories (grazing in Barbentane vs agriculture in St Mitre) and surrounding landscape seed sources.

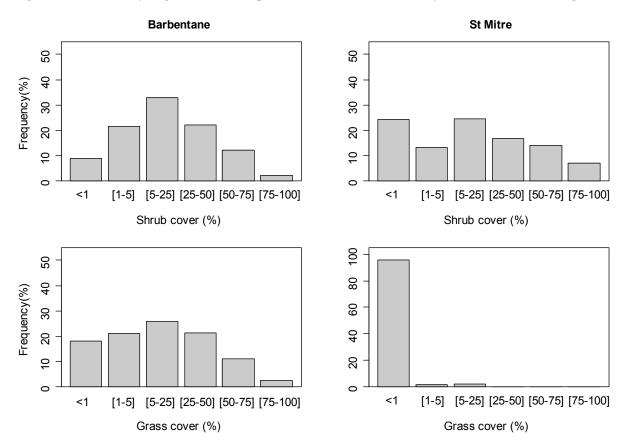


Figure 1: Understory vegetation development in the two sites three years after introducing oaks.

Data analysis

In each site, the effects of species identity, understory vegetation cover and their interaction on seedling emergence was analyzed at the sowing point levels using Generalized Linear Models with a Poisson distribution. The effect of these factors on oak seedling survival was analyzed using Cox mixed models with plot as random factor (R package coxme). Cox models estimate individual seedling time-to-death according to factors, taking into account censored data, and give estimates of mortality risk according to factor values (Cox, 1972). The effects of species identity, understory vegetation cover and their interaction on oak seedling dimensions (height and basal diameter) were analyzed using linear mixed models after log-transforming the response variables if necessary to satisfy normality and homogeneity of the variances. The final models presented in the figures to this paper were obtained by backward selection of significant factors. All statistical analysis was performed using R software (3.2.1).

Results

Seedling emergence and survival

Total emergence was lower at Barbentane (68% of introduced acorns) than at St Mitre (88%). Emergence was negatively affected by grass cover at the Barbentane site (Table 1) but not by shrub cover or species identity.

Seedling survival after 3 years was lower at Barbentane (29% of emerged acorns) than at St Mitre (79%). This result hold when considering only survival without neighbors (grass and shrub cover <5%). At Barbentane, seedling survival was affected by species identity and vegetation cover but not by species identity × vegetation cover interaction (Table 2). Survival was over two-fold higher for holm oak (40%) than downy oak (19%) and for both species was positively affected by shrub cover and negatively affected by grass cover (Table 2; Figure 2), whereas at St Mitre, neither species identity nor understory cover had any effects on survival (Table 2; Figure 3).

Figure 2: Hazard ratio (HR) of seedling mortality risk as a function of shrub and grass cover for both species at the Barbentane site (equations from backward selection of significant terms in the model shown in Table 1). Mortality risk with no shrub or grass cover is taken as reference (HR=1). No effect of shrub cover was detected at St Mitre.

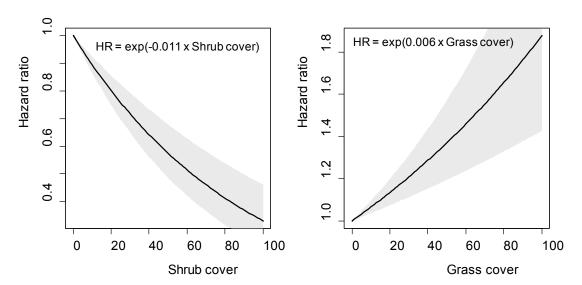


Table 3: Results of GLM testing for species identity and understory vegetation cover effects on seedling emergence.

	Barbentane				St Mitre			
	Df	Likelihood ratio χ²	p-value		Df	Likelihood ratio χ²	p-value	
Sp	1	0.02	0.89	Sp	1	0.11	0.74	
Shrub cover	2	4.62	0.10	Shrub cover	2	0.02	0.98	
Grass cover	2	16.57	< 0.001	Sp × Shrub cover	2	0.03	0.98	
$Sp \times Shrub cover$	2	2.10	0.35					
Sp × Grass cover	2	1.29	0.52					

Table 2: Results of Cox mixed model testing for species identity and understory vegetation cover effects on seedling survival.

	Barbentane				St Mitre		
	Df	χ2	p-value		Df	χ2	p-value
Sp	1	81.25	<0.001	Sp	1	0.02	0.88
Shrub cover	1	55.13	< 0.001	Shrub cover	1	1.74	0.18
Grass cover	1	18.39	< 0.001	$Sp \times Shrub cover$	1	0.89	0.2
$Sp \times Shrub cover$	1	0.02	0.88				
Sp × Grass cover	1	0.78	0.38				

Seedling dimensions

Seedling mean diameter was similar at Barbentane $(3.0 \pm 0.01 \text{ mm})$ than at St Mitre $(2.9 \pm 0.1 \text{mm})$. At Barbentane, diameter was negatively affected by both grass and shrub cover, with no difference between the two species (Table 3; Figure). At St Mitre, holm oak diameter was higher than downy oak diameter, but was negatively affected by shrub cover (Table 3; Figure 4), whereas downy oak diameter was unaffected by shrub cover.

Seedling mean height was higher at St Mitre (14.1 ± 0.4 cm) than at Barbentane (11.2 ± 0.3 cm). At Barbentane, holm oak seedlings were taller than downy oak seedlings, with no effect of understory vegetation on either species (Table 3; Figure 5). At St Mitre, seedling height was affected by species identity, shrub cover and their interaction. There was a positive effect of shrub cover on seedling height in both oak species, but this effect was stronger for downy oak. As a result, downy oak had lower dimensions than holm oak under low shrub cover but similar dimensions under high shrub cover (Figure 5).

Table 3: Results of linear mixed models testing for species and understory vegetation effects on seedling dimensions

	Barbentane						
		Diame	ter	Height			
	Df	F-value p-value		Df	F-value	p-value	
Sp	1	0	0.99	1	10.3	0.002	
Shrub cover	1	3.7	0.05	1	2.44	0.12	
Grass cover	1	8	0.005	1	0.02	0.87	
$Sp \times Shrub cover$	1	1.05	0.31	1	0.6	0.45	
Sp x Grass cover	1	1.14	0.29	1	0.9	0.34	
Residuals	156			156			

	St Mitre							
		Diameter			Height			
	Df	F-value p-value		Df	F-value p-value			
Sp	1	134.9	< 0.001	1	163.6	< 0.001		
Shrub cover	1	3.35	0.07	1	33.4	< 0.001		
$Sp \times Shrub$ cover	1	23.7	<0.001	1	12.6	< 0.001		
Residuals	380			380				

Figure 4: Seedling diameter as influenced by species identity and understory vegetation cover. Equations from backward selection of significant terms shown in Table 3. Left: Barbentane site, no species differences, grey area represents 95% confidence intervals, R^2 of the whole model = 9.5%. Right: St Mitre site, black lines plot *Quercus ilex(Qi)* and grey lines plot *Quercus pubescens (Qp)*, dashed lines are 95% confidence intervals, R^2 =33.3%.

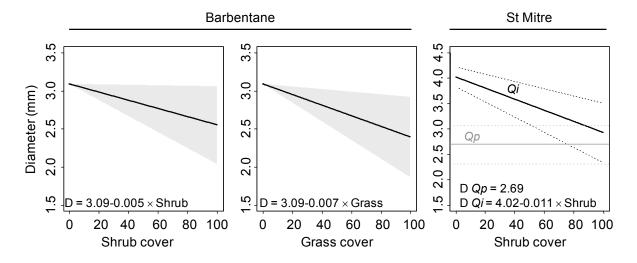
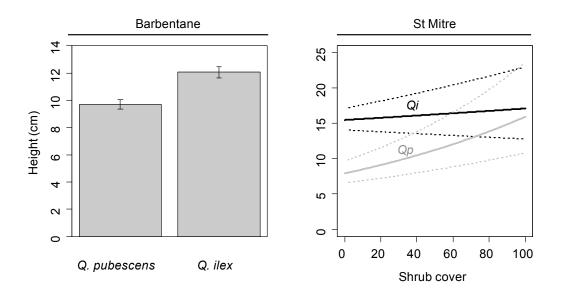


Figure 5: Seedlings height as influenced by species identity and understory vegetation cover. Left: Barbentane site, no effect of understory vegetation cover, $R^2 = 16.2\%$. Right: St Mitre site, black lines plot *Quercus ilex* (Qi), grey lines plot *Quercus pubescens* (Qp), dashed lines are 95% confidence intervals, $R^2=44.1\%$.



Discussion

Understory vegetation and site effects on seedling emergence and survival

The conditions at the Barbentane site appeared more stressful for seedlings, which showed a much lower emergence and survival than at St Mitre, in particular for downy oak (19% vs 79% survival). These more stressful conditions are probably the result of lower precipitations during the two first years combined with highly constraining edaphic conditions due to a rocky and shallow soil.

Seedling emergence is largely dependent on seed stores (Gómez, 2004; Long & Jones, 1996) but can also be affected by the microclimate conditions created by co-occurring vegetation cover. At Barbentane, oak seedling emergence was negatively affected by grass cover but not by shrub cover. Similarly, Gordon & Rice (2000) found that herbaceous species inhibited *Quercus douglasii* emergence, which they linked to an early depletion of soil water by herbaceous species. Conversely, Pérez-Ramos et al (2012) found that tree cover favored *Quercus suber* emergence, an effect that they attributed to higher humidity.

Understory vegetation influenced seedling survival, but only in the less fertile site (Barbentane) and with contrasted effects depending on type of vegetation: positive for shrubs and negative for grass. The positive effect of shrubs on survival is probably due to both direct alleviation of stress by microclimate amelioration and photoprotection (Gómez-Aparicio et al., 2005) and indirect interactions by suppressing grasses. Indirect interactions mediated by herbs have already been outlined as important mechanisms of facilitation by shrubs in Mediterranean ecosystems (Caldeira et al., 2014; Cuesta et al., 2010; Kunstler et al., 2006). The dominant herb in our study was the perennial grass Brachypodium retusum, which has been reported as particularly efficient in depleting soil water (Casas & Ninot, 2007) and detrimental to woody seedling establishment (Amat et al., 2014; Maestre et al., 2004). Different herbaceous species (in particular graminoids vs non-graminoids) can have contrasting impact on soil water and microclimate conditions, which explains why positive effects of herbs on tree seedlings have also been reported (e.g. Maestre et al., 2001). However, in this study shrub cover explained only 1.4% of grass cover variation, thus grass suppression was not the only mechanism explaining improved survival under shrubs.

In more favorable conditions (St Mitre), understory shrubs had no influence on seedling emergence and survival. Similarly, Muhammed & al. (2013b) found that understory shrubs had a more positive effect on oak seedling survival at a dry site than at a wet site in South West France These results are consistent with the 'stress-gradient hypothesis' (Bertness & Callaway, 1994) that positive interactions increase under stressful conditions. Under temperate conditions, understory cover is mostly considered as competing with tree seedlings (Balandier et al., 2006; Parker et al., 2009; Royo & Carson, 2006), but under Mediterranean conditions where the summer drought constraint is high, shrubs may act as

facilitator. Other studies in the Mediterranean have found a positive effect of understory shrub cover on oak regeneration, either through observation of natural regeneration (Martín-Alcón et al., 2015; Vayreda et al., 2013) or experimental introduction of acorns as was the case here. Positive effects of understory shrubs have even been found for the regeneration of highly light-demanding species like pine (Rodríguez-García et al., 2011), although negative effects on pine saplings have also been reported (Martín-Alcón et al., 2015). However, the degree of canopy opening in studied stands can also influence understory shrub effects (Martín-Alcón et al., 2015; Muhamed et al., 2013a, 2013b) because it creates different microclimatic conditions in the understory (Gavinet et al., 2015). For instance, in the understory of *Pinus nigra* stands in north-east Spain, Martín-Alcón et al. (2015) found that positive shrub effects on marcescent oak seedling density decreased or became negative at high shrub cover when overstory gap size decreased. In denser Mediterranean forests, understorey shrubs may have a more negative impact on tree regeneration. Here, we compared shrub effects in the understory of clear Aleppo pine stands with a similar basal area (10-12m²/ha), but degree of light transmittance was higher at Barbentane (70%) than at St Mitre (52%), probably due to different tree heights or crown conformation linked to different soil fertility levels. Despite similar climates, different soil characteristics and land-use histories thus play a key role in determining site-level stress conditions and plant–plant interaction outcomes. This heterogeneity is particularly high in Mediterranean landscapes (Blondel, 2006) but should be taken into account, along with macroclimate data, when studying plant-plant interaction variation across stress gradients. Despite this heterogeneity, studies to date have mostly found neutral or positive effects of shrubs on broadleaved tree seedling establishment in the understory, in contrast with what is usually found in milder climates.

Species-specific growth responses to understory vegetation cover

For both species at Barbentane, shrub and grass cover had a negative effect on diameter growth with no effect on height growth, leading to globally lower aboveground growth of seedlings. Several studies in drylands have also found similar ontogenetic conflicts between shrub facilitation for survival and competition for growth (e.g. Miriti, 2006). However, at St Mitre site, shrub cover suppressed diameter growth for *Q. ilex* but not for *Q. pubescens* and stimulated height growth in both species. Shrub cover thus induced an elongation of *Q. ilex* seedlings, probably through lateral shading, change of light quality and/or physical barriers to lateral expansion (Franklin, 2008). In contrast, shrub cover improved the aboveground growth of *Q. pubescens*. Shrub cover thus had a complex impact on aboveground growth, ranging from neutral-to-negative for diameter growth and neutral-to-positive for height growth.

Q. pubescens had lower dimensions than Q. ilex at both sites and lower survival rates at Barbentane, confirming that the first species is less stress-tolerant and better adapted to the tested conditions in its young stages. As hypothesized, the growth of the less stress-tolerant species Q.

pubescens benefited more from the presence of shrubs on the good soils at St Mitre. Shrubs provided favorable microsites for this species, allowing it to reach similar dimensions than *Q. ilex* at high shrub cover. Understory shrubs thus acted as a "filter" able to change the ranking of the seedlings and potentially alter forest successional trajectories (George & Bazzaz, 1999). In a study on the regeneration of two oak species with similar characteristics, the evergreen *Q. ilex ballota* Samp and the marcescent *Q. pyrenaica* Willd, Madrigal-González et al. (2014) found that shrubs positively influenced the regeneration of the marcescent oak, which led to a shift in the bioclimatic limit between the two oaks along an elevation gradient. This further underlines that shrubs, as a favorable microsite for stress-intolerant oaks, have an important role to play in the maintenance of these species at the margin of their regeneration niche.

Note however that this species-specific growth response to shrub cover was confirmed at St Mitre but not at Barbentane where the two oak species showed similar growth responses to understory vegetation. At Barbentane, oaks experienced higher water stress levels (lower precipitations, lower soil depth with higher stone load and higher grass cover). It has been proposed that when a resource-based stress level is too high for the target species, competition for resources may overwhelm positive effects and a switchback to competition may occur (Michalet et al., 2014). *Q. pubescens* is described as more sensitive to water availability, which restricts its ability to develop in dry areas and/or unfavorable soil conditions. The water stress level reached by this species at Barbentane on shallow soils may have prevented it fully benefiting from shrub shading for its growth. Conversely, at St Mitre with less soil water limitation, the alleviation of above-ground stress by shrubs may have allowed higher gas exchange and growth of *Q. pubescens*.

Conclusion

In clear pine forest stands, understory shrubs showed a neutral-to-positive influence on oak seedling survival, whereas grass cover showed a strong competitive effect with oak seedling survival and growth, probably reflecting competition for water in the upper soil layers. Shrub facilitation for survival occurred only in the most stressful site, in line with the stress-gradient hypothesis. However, shrub facilitation for growth occurred only on the more favorable site with deeper soils. Soil characteristics and indirect interactions are particularly important factors to integrate when assessing the change of interaction outcomes along an environmental gradient, especially in Mediterranean areas where soil conditions and landscape history are particularly heterogeneous and can strongly impact the level of effective water stress for seedlings. In the more favorable site, shrubs only facilitated growth of the less stress-tolerant species *Q. pubescens*, leading to changes in the relative ranking of the two oaks at high shrub cover. Shrubs can thus act as regeneration niches enabling this species to persist in these conditions.

These results highlight that in the Mediterranean context, understory shrubs can act as nurses for oak seedling establishment. This seems more likely to happen in stressful conditions and for less stress-tolerant species. However, further research should be undertaken to investigate more in depth the role of understorey shrubs for different sites, target species and canopy cover conditions. Forest managers planning operations should also consider shrubs as an important component of the understory vegetation with a role to play in the transition from pure to mixed pine—oak stands.

References

Amat, B., Cortina, J., Zubcoff, J.J., 2014. Community attributes determine facilitation potential in a semi-arid steppe. Perspect Plant Ecol Evol Syst. doi:10.1016/j.ppees.2014.10.001

Balandier, P., Collet, C., Miller, J.H., Reynolds, P.E., Zedaker, S.M., 2006. Designing forest vegetation management strategies based on the mechanisms and dynamics of crop tree competition by neighbouring vegetation. Forestry 79, 3–27. doi:10.1093/forestry/cpi056

Barbero, M., Bonin, G., Loisel, R., Quézel, P., 1990. Changes and disturbances of forest ecosystems caused by human activities in the western part of the Mediterranean basin. Vegetatio 87, 151–173. doi:10.1007/BF00042952

Beckage, B., Lavine, M., Clark, J.S., 2005. Survival of tree seedlings across space and time: estimates from long-term count data. J Ecol 93, 1177–1184. doi:10.1111/j.1365-2745.2005.01053.x

Bertness, M., Callaway, R., 1994. Positive interactions in communities. Trends Ecol Evol 9, 191–193. doi:10.1016/0169-5347(94)90088-4

Blondel, J., 2006. The "Design" of Mediterranean landscapes: A millennial story of humans and ecological systems during the historic period. Hum Ecol 34, 713–729. doi:10.1007/s10745-006-9030-4

Caldeira, M.C., Ibáñez, I., Nogueira, C., Bugalho, M.N., Lecomte, X., Moreira, A., Pereira, J.S., 2014. Direct and indirect effects of tree canopy facilitation in the recruitment of Mediterranean oaks. J Appl Ecol 51, 349–358. doi:10.1111/1365-2664.12189

Casas, C., Ninot, J.M., 2007. Soil water regime through contrasting pasture communities in a Submediterranean landscape. J Hydrol 335, 98–108. doi:10.1016/j.jhydrol.2006.11.007

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. Restor Ecol 12, 352–358. doi:10.1111/j.1061-2971.2004.0316.x

Cox, D.R., 1972. Regression models and life-tables. J R Stat So. Ser B Methodol 34, 187–220.

Cuesta, B., Villar-Salvador, P., Puértolas, J., Rey Benayas, J.M., Michalet, R., 2010. Facilitation of Quercus ilex in Mediterranean shrubland is explained by both direct and indirect interactions mediated by herbs. J Ecol 98, 687–696. doi:10.1111/j.1365-2745.2010.01655.x

Debussche, M., Lepart, J., Dervieux, A., 1999. Mediterranean landscape changes: evidence from old postcards. Glob Ecol Biogeogr 8, 3–15. doi:10.1046/j.1365-2699.1999.00316.x

Espelta, J.M., Riba, M., Javier, R., 1995. Patterns of seedling recruitment in West-Mediterranean Quercus ilex forest influenced by canopy development. J Veg Sci 6, 465–472. doi:10.2307/3236344

Franklin, K.A., 2008. Shade avoidance. New Phytol 179, 930–944. doi:10.1111/j.1469-8137.2008.02507.x

Gavinet, J., Vilagrosa, A., Chirino, E., Granados, M.E., Vallejo, V.R., Prévosto, B., 2015. Hardwood seedling establishment below Aleppo pine depends on thinning intensity in two Mediterranean sites. Ann For Sci 72, 999–1008. doi:10.1007/s13595-015-0495-4

George, L.O., Bazzaz, F.A., 1999. The fern understory as an ecological filter: Growth and survival of canopy-tree seedlings. Ecology 80, 846–856. doi:10.2307/177022

Gómez-Aparicio, L., Gómez, J.M., Zamora, R., Boettinger, J.L., 2005. Canopy vs. soil effects of shrubs facilitating tree seedlings in Mediterranean montane ecosystems. J Veg Sci. 16, 191–198. doi:10.1111/j.1654-1103.2005.tb02355.x

Gómez-Aparicio, L., Zamora, R., Gómez, J.M., Hódar, J.A., Castro, J., Baraza, E., 2004. Applying plant facilitation to forest restoration: a meta-analysis of the use of shrubs as nurse plants. Ecol Appl 14, 1128–1138.

Gómez-Aparicio, L., Zavala, M.A., Bonet, F.J., Zamora, R., 2009. Are pine plantations valid tools for restoring Mediterranean forests? An assessment along abiotic and biotic gradients. Ecol Appl 19, 2124–2141.

Gómez, J.M., 2003. Spatial patterns in long-distance dispersal of Quercus ilex acorns by jays in a heterogeneous landscape. Ecography 26, 573–584. doi:10.1034/j.1600-0587.2003.03586.x

Gómez, J.M., 2004. Bigger is not always better: Conflicting selective pressures on seed size in Quercus Ilex. Evolution 58, 71–80. doi:10.1111/j.0014-3820.2004.tb01574.x

Gómez, J.M., Puerta-Piñero, C., Schupp, E.W., 2007. Effectiveness of rodents as local seed dispersers of Holm oaks. Oecologia 155, 529–537. doi:10.1007/s00442-007-0928-3

González-Moreno, P., Quero, J.L., Poorter, L., Bonet, F.J., Zamora, R., 2011. Is spatial structure the key to promote plant diversity in Mediterranean forest plantations? Basic Appl Ecol 12, 251–259. doi:10.1016/j.baae.2011.02.012

- Gordon, D.R., Rice, K.J., 2000. Competitive suppression of Quercus douglasii (Fagaceae) seedling emergence and growth. Am J Bot 87, 986–994.
- He, Q., Bertness, M.D., Altieri, A.H., 2013. Global shifts towards positive species interactions with increasing environmental stress. Ecol Lett 16, 695–706. doi:10.1111/ele.12080
- Keeley, J.E., 1986. Resilience of mediterranean shrub communities to fires, in: Resilience in Mediterranean-Type Ecosystems, Tasks for Vegetation Science. Delll B., Hopkins A.J.M, Lamont B.B., Dordrecht, pp. 95–112
- Kunstler, G., Curt, T., Bouchaud, M., Lepart, J., 2006. Indirect facilitation and competition in tree species colonization of sub-Mediterranean grasslands. J Veg Sci 17, 379. doi:10.1658/1100-9233(2006)017[0379:IFACIT]2.0.CO;2
- Liancourt, P., Callaway, R.M., Michalet, R., 2005. Stress Tolerance and Competitive-Response Ability Determine the Outcome of Biotic Interactions. Ecology 86, 1611–1618. doi:10.2307/3450786
- Long, T.J., Jones, R.H., 1996. Seedling growth strategies and seed size effects in fourteen oak species native to different soil moisture habitats. Trees 11, 1–8. doi:10.1007/s004680050051
- Lorimer, C.G., Chapman, J.W., Lambert, W.D., 1994. Tall understorey vegetation as a factor in the poor development of oak seedlings beneath mature stands. J. Ecol. 82, 227–237. doi:10.2307/2261291
- Madrigal-González, J., García-Rodríguez, J.A., Zavala, M.A., 2014. Shrub encroachment shifts the bioclimatic limit between marcescent and sclerophyllous oaks along an elevation gradient in west-central Spain. J. Veg. Sci. 25, 514–524. doi:10.1111/jvs.12088
- Maestre, F.T., Bautista, S., Cortina, J., Bellot, J., 2001. Potential for using facilitation by grasses to establish shrubs on a semiarid degraded steppe. Ecol Appl 11, 1641–1655. doi:10.1890/1051-0761(2001)011[1641:PFUFBG]2.0.CO;2
- Maestre, F.T., Cortina, J., Bautista, S., 2004. Mechanisms underlying the interaction between Pinus halepensis and the native late-successional shrub Pistacia lentiscus in a semi-arid plantation. Ecography 27, 776–786. doi:10.1111/j.0906-7590.2004.03990.x
- Maestre, F.T., Cortina, J., Bautista, S., Bellot, J., 2003. Does Pinus halepensis facilitate the establishment of shrubs in Mediterranean semi-arid afforestations? For Ecol Manag 176, 147–160. doi:10.1016/S0378-1127(02)00269-4
- Martín-Alcón, S., Coll, L., Salekin, S., 2015. Stand-level drivers of tree-species diversification in Mediterranean pine forests after abandonment of traditional practices. For Ecol Manag 353, 107–117. doi:10.1016/j.foreco.2015.05.022

McCarthy, N., Bentsen, N.S., Willoughby, I., Balandier, P., 2011. The state of forest vegetation management in Europe in the 21st century. Eur J For Res 130, 7–16. doi:10.1007/s10342-010-0429-5

Mendoza, I., Gómez-Aparicio, L., Zamora, R., Matías, L., 2009. Recruitment limitation of forest communities in a degraded Mediterranean landscape. J Veg Sci 20, 367–376. doi:10.1111/j.1654-1103.2009.05705.x

Michalet, R., 2007. Highlighting the multiple drivers of change in interactions along stress gradients. New Phytol. 173, 3–6. doi:10.1111/j.1469-8137.2006.01949.x

Michalet, R., Le Bagousse-Pinguet, Y., Maalouf, J.-P., Lortie, C.J., 2014. Two alternatives to the stress-gradient hypothesis at the edge of life: the collapse of facilitation and the switch from facilitation to competition. J. Veg. Sci. 25, 609–613. doi:10.1111/jvs.12123

Miglioretti, F., 1987. Ecologie et dendrométrie des peuplements purs et mélanges de chêne vert (Quercus ilex L.) et chêne pubescent (Quercus pubescens WILLD.) en Provence: bases méthodologiques, modèles de croissance et reproduction (application à la forêt de la Gardiole de Rians, Var). PhD thesis, Université Aix-Marseille 3.

Miriti, M.N., 2006. Ontogenetic shift from facilitation to competition in a desert shrub. J Ecol 94, 973–979. doi:10.1111/j.1365-2745.2006.01138.x

Muhamed, H., Maalouf, J.-P., Michalet, R., 2013a. Summer drought and canopy opening increase the strength of the oak seedlings–shrub spatial association. Ann For Sci 70, 345–355. doi:10.1007/s13595-013-0264-1

Muhamed, H., Touzard, B., Le Bagousse-Pinguet, Y., Michalet, R., 2013b. The role of biotic interactions for the early establishment of oak seedlings in coastal dune forest communities. For Ecol Manag 297, 67–74. doi:10.1016/j.foreco.2013.02.023

Niinemets, Ü., Valladares, F., 2006. Tolerance to Shade, Drought, and Waterlogging of Temperate Northern Hemisphere Trees and Shrubs. Ecol. Monogr. 76, 521–547. doi:10.2307/27646060

Padilla, F.M., Pugnaire, F.I., 2006. The role of nurse plants in the restoration of degraded environments. Front Ecol Environ 4, 196–202.

Pages, J.-P., Michalet, R., 2006. Contrasted responses of two understorey species to direct and indirect effects of a canopy gap. Plant Ecol. 187, 179–187. doi:10.1007/s11258-005-0976-x

Paquette, A., Bouchard, A., Cogliastro, A., 2006. Survival and growth of under-planted trees: A meta-analysis across four biomes. Ecol Appl 16, 1575–1589. doi:10.2307/40062023

Parker, W.C., Pitt, D.G., Morneault, A.E., 2009. Influence of woody and herbaceous competition on microclimate and growth of eastern white pine (Pinus strobus L.) seedlings planted in a central Ontario clearcut. For Ecol Manag 258, 2013–2025. doi:10.1016/j.foreco.2009.07.046

Pausas, J.G., Bladé, C., Valdecantos, A., Seva, J.P., Fuentes, D., Alloza, J.A., Vilagrosa, A., Bautista, S., Cortina, J., Vallejo, R., 2004. Pines and oaks in the restoration of Mediterranean landscapes of Spain: new perspectives for an old practice—a review. Plant Ecol 171, 209–220.

Pérez-Ramos, I.M., Urbieta, I.R., Zavala, M.A., Marañón, T., 2012. Ontogenetic conflicts and rank reversals in two Mediterranean oak species: implications for coexistence. J Ecol 100, 467–477. doi:10.1111/j.1365-2745.2011.01912.x

Prévosto, B., Gavinet, J., Monnier, Y., Corbani, A., Fernandez, C., 2016. Influence of neighbouring woody treatments on Mediterranean oak development in an experimental plantation: Better form but weaker growth. For. Ecol. Manag. 362, 89–98. doi:10.1016/j.foreco.2015.11.046

Prévosto, B., Monnier, Y., Ripert, C., Fernandez, C., 2011. Can we use shelterwoods in Mediterranean pine forests to promote oak seedling development? For Ecol Manag 262, 1426–1433. doi:10.1016/j.foreco.2011.06.043

Prévosto, B., Ripert, C., 2008. Regeneration of Pinus halepensis stands after partial cutting in southern France: Impacts of different ground vegetation, soil and logging slash treatments. For Ecol Manag 256, 2058–2064. doi:10.1016/j.foreco.2008.07.027

Puerta-Piñero, C., 2010. Intermediate spatial variations on acorn predation shapes Holm oak establishment within a Mediterranean landscape context. Plant Ecol 210, 213–224. doi:10.1007/s11258-010-9750-9

Puerta-Piñero, C., Brotons, L., Coll, L., González-Olabarría, J.R., 2012. Valuing acorn dispersal and resprouting capacity ecological functions to ensure Mediterranean forest resilience after fire. Eur. J. For. Res. 131, 835–844. doi:10.1007/s10342-011-0557-6

Pulido, F.J., Díaz, M., 2005. Regeneration of a Mediterranean oak: A whole-cycle approach. Ecoscience 12, 92–102. doi:10.2980/i1195-6860-12-1-92.1

Rodríguez-García, E., Bravo, F., Spies, T.A., 2011. Effects of overstorey canopy, plant-plant interactions and soil properties on Mediterranean maritime pine seedling dynamics. For Ecol Manag 262, 244–251. doi:10.1016/j.foreco.2011.03.029

Rousset, O., Lepart, J., 1999. Shrub facilitation of Quercus humilis regeneration in succession on calcareous grasslands. J Veg Sci 10, 493–502. doi:10.2307/3237184

Royo, A.A., Carson, W.P., 2006. On the formation of dense understory layers in forests worldwide: consequences and implications for forest dynamics, biodiversity, and succession. Can J For Res 36, 1345–1362. doi:10.1139/x06-025

Saccone, P., Delzon, S., Pagès, J.-P., Brun, J.-J., Michalet, R., 2009. The role of biotic interactions in altering tree seedling responses to an extreme climatic event. J Veg Sci 20, 403–414. doi:10.1111/j.1654-1103.2009.01012.x

Sack, L., Grubb, P.J., Marañón, T., 2003. The functional morphology of juvenile plants tolerant of strong summer drought in shaded forest understories in southern Spain. Plant Ecol. 168, 139–163. doi:10.1023/A:1024423820136

Sánchez-Gómez, D., Zavala, M.A., Valladares, F., 2008. Functional traits and plasticity linked to seedlings' performance under shade and drought in Mediterranean woody species. Ann. For. Sci. 65, 311–311. doi:10.1051/forest:2008004

Sheffer, E., Canham, C.D., Kigel, J., Perevolotsky, A., 2013. Landscape-scale density-dependent recruitment of oaks in planted forests: More is not always better. Ecology 94, 1718–1728. doi:10.1890/12-2121.1

Vallejo, V.R., Smanis, A., Chirino, E., Fuentes, D., Valdecantos, A., Vilagrosa, A., 2012. Perspectives in dryland restoration: approaches for climate change adaptation. New For 43, 561–579. doi:10.1007/s11056-012-9325-9

Vayreda, J., Gracia, M., Martinez-Vilalta, J., Retana, J., 2013. Patterns and drivers of regeneration of tree species in forests of peninsular Spain. J Biogeogr 40, 1252–1265. doi:10.1111/jbi.12105

Zavala, M.A., Espelta, J.M., Retana, J., 2000. Constraints and trade-offs in Mediterranean plant communities: The case of holm oak-Aleppo pine forests. Bot Rev 66, 119–149.

En résumé...

- ✓ Sous peuplement clair de pin d'Alep (10m²/ha), la strate basse spontanée influence le développement de plantules de chêne vert et chêne pubescent
- ✓ La strate herbacée entre en compétition avec les plantules de chêne
- ✓ La strate arbustive a un effet positif sur la survie dans le site à sols superficiels (Barbentane) et neutre dans le site à sols profonds (St Mitre)
- ✓ La strate arbustive a un effet neutre à négatif sur la croissance en diamètre, mais améliore la croissance du chêne pubescent à St Mitre

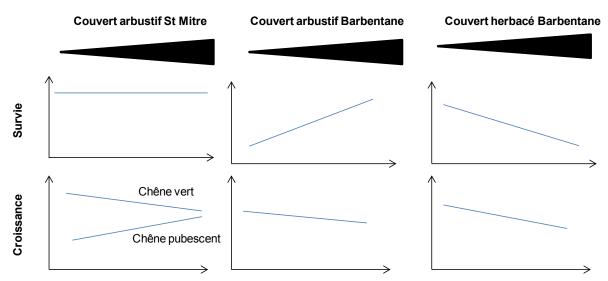


Figure 15: Résumé graphique du chapitre 3 – effet du recouvrement arbustif et herbacé de sous-bois sur l'installation de plantules de chêne vert et pubescent dans des peuplements clairs de pin d'Alep sur 2 sites. Les courbes représentent la réponse des plantules en termes de survie et croissance, de manière schématisée (voir contenu de l'article pour les réponses détaillées). Lorsque les espèces ne sont pas distinguées, elles ont le même type de réponse.

Chapitre 4: Effet de la présence d'arbustes en découvert et en sous-bois : modifications du microclimat et rôle de l'espèce d'arbuste

Ce chapitre vise à approfondir l'effet de la strate arbustive dans le site 1a, en sous-bois et en milieu ouvert. L'effet du chêne kermès (arbuste abondant dans les 2 milieux) sur le microclimat (lumière, humidité du sol, température et humidité de l'air) et sur les plantules de chêne (survie, croissance et allocation de biomasse) est comparé dans les 2 milieux. Dans un second temps, l'effet de différentes espèces arbustives sur la survie et croissance des plantules est analysé séparément dans chaque milieu.

Résumé

L'utilisation d'arbustes comme plantes nurses pour l'installation de plantules d'arbres est évoquée comme une méthode prometteuse en Méditerranée. Cependant la présence d'une strate arborée et le type d'arbuste nurse et d'espèce cible peut influencer les résultats. Dans cette étude, l'effet d'arbustes nurses sur la performance (survie, croissance et biomasse) de plantules de chênes est examiné en testant l'hypothèse i) l'effet nurse des arbustes est plus fort en milieu ouvert qu'en sous-bois de fait d'une modification plus marquée du microclimat, ii) le chêne pubescent, plus sensible au stress hydrique et à la photoinhibition, est plus à même d'être facilité que le chêne vert et iii) l'amplitude de l'effet nurse dépend de l'espèce d'arbuste utilisée. Des plantules de chêne vert et chêne pubescent ont été introduites sur un site expérimental du Sud de la France en milieu ouvert et forestier sous différentes espèces d'arbustes ou à distance d'un arbuste, suivies sur 3 saisons de végétation puis déterrées. La modification du microclimat par Quercus coccifera est effectivement plus prononcée en milieu ouvert qu'en sous-bois. Cependant son son effet sur les plantules de chêne reste comparable entre les 2 milieux et entre les 2 espèces de chêne cibles, de neutre à légèrement négatif. L'effet des différentes espèces nurses sur les chênes est globalement faible et varie de légèrement positif pour Ulex parviflorus en milieu ouvert à négatif pour Cistus albidus et Pinus halepensis en milieu ouvert et pour toutes les espèces en forêt. Les interactions sont globalement plus négatives en forêt qu'en sousbois en lien avec une modification cumulative des ressources par les strates arborées et arbustives. Elles sont cependant modulées par l'espèce d'arbuste nurse, probablement du fait de différentes modifications des ressources ou interactions chimiques. Dans les conditions testées, la strate arbustive a eu peu d'effet sur l'installation de plantules de chêne en contraste avec les résultats observés dans des conditions climatiques plus stressantes.

Problématique

L'utilisation des arbustes comme plantes nurses pour faciliter l'installation de plantules d'arbres sous climat méditerranéen a été proposé par plusieurs auteurs (Castro et al. 2004; Gómez-Aparicio et al. 2004; Padilla & Pugnaire 2006). Cependant, l'effet des arbustes peut varier selon les conditions climatiques des écosystèmes étudiés et les espèces cibles étudiées (Gómez-Aparicio 2009). Relativement peu d'études se sont intéressées à l'effet nurse des arbustes sur l'installation de chênes en climat méditerranéen subhumide. L'effet des arbustes en interaction avec une strate arborée (i.e. en sous-bois) est aussi rarement pris en compte. Pourtant, il est important d'éclaircir quelles pratiques de gestion du sous-bois pourraient faciliter l'installation de plantules en milieu méditerranéen. Le contrôle du sous-bois par des moyens mécaniques ou par conservation d'une canopée arborée est un objectif fréquent en forêt tempérée (Ammer et al. 2011) mais d'autres études suggèrent qu'en milieu méditerranéen les arbustes de sous-bois clair peuvent faciliter l'installation de plantules (Gavinet et al. in prep, Martín-Alcón et al. 2015). On peut cependant s'attendre à ce que l'effet des arbustes soit plus positif en découvert qu'en sous-bois, où la strate arborée modifie déjà les facteurs environnementaux (Muhamed et al. 2013; Martín-Alcón et al. 2015). Par exemple, dans une chênaie d'Aquitaine, Muhamed et al. (2013) montrent que les arbustes ont un effet positif sur la survie de plantules de chêne liège (Quercus suber), chêne rouvre (Quercus robur) et chêne vert (Quercus ilex) en l'absence de canopée arborée, mais que l'effet des arbustes devient neutre en sous-bois.

L'effet d'une strate arbustive peut de plus dépendre de l'espèce d'arbuste considérée (Gómez-Aparicio et al. 2005b; Rolo et al. 2013; Leiva et al. 2015) mais encore relativement peu d'études se sont attachées à caractériser les interactions à ce niveau (Bonanomi et al. 2011). Par exemple, dans le sud de l'Espagne, Leiva et al. (2015) montrent un effet positif de *Myrtus communis* mais pas d'effet de *Cistus salvifolius* sur l'installation du chêne vert. En suivant la phénologie et la modification des facteurs environnementaux par les deux arbustes, les auteurs montrent que le ciste perd plus de la moitié de la surface foliaire au début de l'été, limitant ainsi son effet tampon sur les radiations lumineuses et les températures durant cette période cruciale. L'atténuation des irradiances, températures et demandes évaporatives extrêmes lors de la période de sècheresse estivale par la canopée est un des mécanismes principaux de facilitation en climat méditerranéen (Gómez-Aparicio et al. 2005a; Badano et al. 2011) et a en particulier été observé sur le site de St Mitre objet de cette étude (Gavinet et al. 2016). Dans ce cas, des traits morphologiques comme la hauteur ou la largeur de la canopée de l'arbuste pourraient refléter l'effet de l'arbuste, en lien avec l'interception des ressources (Gómez-Aparicio et al. 2005b; Pugnaire et al. 2011; Schöb et al. 2013; Leiva et al. 2015).

Dans cette partie, nous comparerons l'effet de la présence d'arbustes de chêne kermès sur des plantules de chênes en découvert et en sous-bois, en lien avec la modification des facteurs environnementaux par les strates arborées et arbustives. L'hypothèse est que la présence d'un couvert

arbustif a un effet positif en découvert plus marqué, du fait d'une plus forte différence de paramètres environnementaux (Holmgren et al. 1997) et que cet effet s'atténue ou devient neutre en sous-bois. Dans un deuxième temps, l'effet de différentes espèces d'arbustes sera examiné dans chaque milieu (en forêt et en découvert). Enfin, on cherchera à relier l'effet des arbustes sur les plantules à leurs caractéristiques morphologiques.

Matériel et méthodes

Site expérimental

Le site expérimental se situe sur la commune de St Mitre les Remparts dans les Bouches du Rhônes (43°4'N; 5°0'W). C'est un ancien site agricole composé d'anciennes terrasses et colonisé par différents types de végétation en fonction de la date d'abandon des pratiques agricoles. Ainsi, on trouve sur le site des garrigues plus ou moins fermées, en cours de colonisation par de jeunes pin d'Alep, et des pinèdes denses de pin d'Alep d'environ 60ans, dont une partie a été éclaircie à un niveau de 10 à 20m²/ha en 2007 et colonisée par des arbustes depuis lors.

Introduction et suivi de plantules de chêne

Des glands de chêne pubescent (*Quercus pubescens*) et de chêne vert (*Quercus ilex*) ont été récoltés à l'automne 2012 sur plusieurs individus matures sur le site expérimental et dans des sites aux conditions écologiques proches. Les glands ont été triés visuellement et par flottage pour écarter les semences endommagées et conservés au froid humide jusqu'à leur mise en place. Le poids moyen des glands est de 53g pour le chêne pubescent et 45g pour le chêne vert.

En forêt, les glands ont été directement semés en février 2013 en l'absence d'arbustes ou à proximité d'arbustes de 4 espèces différentes : chêne kermès (*Quercus coccifera*), ciste (*Cistus albidus*), romarin (*Rosmarinus oficinalis*) et filaire (*Phyllirea angustifolia*), à raison de 40 points de semis par type d'arbuste. À chaque point de semis, 2 glands de chaque espèce ont été disposés dans un potet creusé manuellement (environ 10cm x 10 cm et 4-5cm de profondeur), recouverts d'une couche de terre puis d'une grille métallique pour les protéger de la prédation par les rongeurs et enfin d'une couche supplémentaire de terre. Un manchon en plastique a ensuite été installé afin de protéger les plantules des herbivores. Les semis ont été répartis sur 8 parcelles de 25 x 25m.

En découvert, le semis de glands a échoué en grande partie en raison d'une forte prédation de sangliers. Il a donc été décidé d'installer des plantules –moins vulnérables à la prédation par le sanglier - en début de printemps. Les plantules proviennent du même pool de glands semés en forêt, dont une partie a été mise à germer dans un substrat organique pendant 3 mois. En mai 2013, des plantules de dimensions similaires ont été sélectionnées puis plantées en découvert en l'absence d'arbuste ou à proximité d'arbustes. En plus des espèces arbustives testées en forêt, l'effet de l'ajonc de provence

(*Ulex parviflorus*) et de jeunes pins d'Alep (*Pinus halepensis*) a été pris en compte en découvert. Un plant de chêne vert et un plant de chêne pubescent ont été plantés côte à côte à raison de 40 points de plantation sous chêne kermès et en découvert et 20 points de plantation sous les autres espèces d'arbuste. Les plantules ont été protégées par un manchon en grillage. Les plants sont répartis sur 6 banquettes, considérées ici comme une parcelle. Les plants et points de semis ont été installés à chaque fois en bordure nord de l'arbuste (Castro et al. 2004; Gómez-Aparicio et al. 2004).

Les plantules ont été comptées et mesurées en hauteur et diamètre à chaque fin de saison de végétation jusqu'en septembre 2015. À cette date, un sous-échantillon de 10 plantules de chaque espèce de chêne ayant poussé hors de l'influence d'arbuste ou sous chêne kermès a été déterré dans chaque milieu (forêt et découvert). Les plantules déterrées ont été séparées en feuilles, tige et racine. Les feuilles ont été scannées puis l'ensemble des organes a été mis à sécher à l'étuve pendant 3 jours à 60°C et pesé séparément. Les données ont été utilisées pour calculer pour chaque plantule la surface foliaire totale et spécifique (SLA, rapport surface/masse des feuilles), la biomasse aérienne et racinaire ainsi que leur ratio et la biomasse totale.

Mesures de facteurs environnementaux

La transmission de lumière dans le PAR (Rayonnement Photosynthétiquement Actif, 400-700nm) par les arbustes en découvert a été mesurée à l'aide d'un ceptomètre (AccuPAR LP-80, Decagon). Une mesure de PAR était prise au-dessus (lumière incidente) puis immédiatement après en-dessous de l'arbuste. La lumière transmise est le ratio de la lumière sous arbustes / lumière incidente. Les mesures ont été réalisées par une journée de Juillet 2013 sans nuages, avec deux sessions de mesure. En découvert, la lumière a été mesurée sous les 4 types d'arbustes présents (Cistus albidus, Rosmarinus officinalis, Ulex parviflorus, Quercus coccifera) et sous jeunes pins d'Alep. En forêt, la transmission de lumière a été mesurée à l'aide de capteurs PAR (SKP 215, Skye Instruments) reliés à une centrale d'acquisition (DataHog2, Skye Instruments). Des capteurs étaient placés sur des perches d'environ 2m de haut pour mesurer la lumière transmise par la canopée arborée et d'autres au même endroit placés au niveau du sol, sous arbuste de chêne kermès (*Quercus coccifera*). La transmission de lumière par les arbustes est calculée par rapport à la lumière incidente transmise par la canopée. Les capteurs enregistraient le PAR toutes les minutes pendant 24h.

La teneur en eau dans les couches superficielles du sol (0-10cm) a été mesurée à l'aide d'une sonde TDR portable Wet2 en forêt et en découvert, sous 2 type d'arbuste (*Quercus coccifera*, *Cistus albidus*) et hors de l'influence d'arbuste. De mai à octobre 2013, la teneur en eau était mesurée une fois par mois en 15 emplacement pour chaque condition de couvert arboré et arbustif, avec 2 mesures par emplacement. La teneur en eau à 30cm de profondeur a été mesurée à l'aide de sondes TDR (EC-5, Decagon) reliées à une centrale d'acquisition (CR800, Campbell). La teneur en eau était enregistrée

toutes les 2 heures à partir d'Avril 2013 par 24 sondes en forêt et 12 en découvert, dont la moitié sous arbuste de *Quercus coccifera*. Les données sont présentées pour l'année 2013.

La température et l'humidité de l'air ont été mesurées à l'aide de capteurs ibuttons (Maxims integrated) à 30cm du sol, abrités de la pluie et du rayonnement direct. Les mesures ont été réalisées en été 2015 à raison d'un enregistrement par heure par 24 capteurs en forêt et 12 en découvert, dont la moitié sous influence d'un arbuste (*Quercus coccifera* ou *Cistus albidus*). Les températures et déficit de pression de vapeur (VPD, reféltant la demande évaporative) moyennes par jour ont été calculés sur l'été 2015 en prenant la plage horaire 7h-22h.

Analyses de données

L'influence de l'espèce cible (chêne vert ou chêne pubescent), de la présence d'un couvert arboré de pin d'Alep et de la présence de chêne kermès ainsi que leurs interactions sur la survie des plantules ont été testés à l'aide de modèles de Cox (procédure Coxph, R). L'effet de ces mêmes facteurs sur le diamètre, la hauteur et la biomasse des plantules a été testé à l'aide de modèles linéaires (procédure glm, R). L'effet de différentes espèces d'arbustes sur la survie, le diamètre et la hauteur des plantules a ensuite été testé séparément en découvert et en forêt à l'aide de modèles mixtes avec la parcelle en facteur aléatoire (procédures coxme et nlme, R). Les caractéristiques des plantules de chêne (hauteur, diamètre, allocations de biomasse et traits morphologiques) ont été analysées en prenant les valeurs maximales à chaque point de semis. L'utilisation de valeurs maximales a été choisie pour éviter la distorsion de données par des plantules issues de rejet d'une année sur l'autre, mais l'utilisation de données moyennes donne des résultats similaires.

L'influence du couvert arboré et arbustif sur l'humidité du sol à 0-10cm a été analysée à l'aide de modèles mixtes avec le point de mesure comme facteur aléatoire. La transmission de lumière, les températures et VPD sous chaque type de végétation ont été analysés à l'aide d'ANOVA suivis de tests post-hoc de Tukey.

Résultats

Performances des chênes en fonction du couvert arboré de pin d'Alep et arbustif de chêne kermès

La survie des plantules de chêne est haute avec en moyenne 87% de survie et est similaire pour les pour les deux espèces de chênes. La survie est plus élevée en forêt sans arbuste que dans les autres modalités : la présence de chêne kermès ne modifie donc pas la survie en découvert mais la réduit en forêt (Tableau 1 ; Figure 1).

Les dimensions finales aériennes des plantules dépendent de l'espèce cible et de l'interaction entre couvert arboré et arbustif (Tableau 1 ; Figure 2). Aucune interaction entre l'espèce cible et le couvert arboré ou arbustif n'est significative. Les différences entre espèces cibles sont cependant minimes : le

diamètre final est très légèrement supérieur pour le chêne pubescent $(2.3 \pm 0.1 \text{mm})$ que pour le chêne vert $(2.1 \pm 0.1 \text{mm})$ et la hauteur à l'inverse légèrement supérieure pour le chêne vert $(12.4 \pm 0.3 \text{cm})$ que pour le chêne pubescent $(9.8 \pm 0.2 \text{cm})$. La présence d'un couvert arboré a un effet négatif sur le diamètre et positif sur la hauteur des plantules. La présence d'arbuste de chêne kermès entraîne une diminution du diamètre des plantules en découvert et une augmentation de leur hauteur en forêt (Figure 2).

Les deux espèces cibles présentent des différences de biomasse racinaire, totale et de surface foliaire, mais répondent de manière similaire à la présence d'un couvert arboré ou arbustif (Tableau 1). Les deux espèces cibles présentent des biomasses aériennes similaires $(1.0 \pm 0.1g)$ mais le chêne pubescent possède une biomasse totale plus importante du fait d'une plus forte biomasse racinaire que le chêne vert $(2.1 \pm 0.2g)$ contre $1.1 \pm 0.1g$. Le chêne pubescent présente un ratio de biomasse souterraine / aérienne plus élevé ainsi qu'une surface spécifique foliaire nettement plus élevée que le chêne vert (141.5 ± 6.2) contre $80.4 \pm 3.3g$.cm⁻². La présence d'un couvert arboré diminue la biomasse racinaire et totale. La présence d'un couvert arbustif de chêne kermès diminue la biomasse foliaire en forêt mais pas en découvert (Figure 3). Le ratio de biomasse aérienne est réduite par la combinaison de couverts arborés et arbustifs (Figure 3). Le ratio de biomasse aérienne / racinaire est plus élevé en forêt qu'en découvert mais n'est pas affecté par la présence de chêne kermès (Tableau 1). Enfin, la présence d'un couvert arboré augmente la surface spécifique foliaire de 45%. Le couvert arbustif augmente aussi la surface spécifique foliaire mais avec une intensité moindre (+20%).

Effets des différentes espèces d'arbuste sur les plantules

Dans chaque milieu, l'espèce d'arbuste influence la performance des plantules. En découvert, *Ulex parviflorus* améliore la survie des plantules (p=0.02) tandis que les autres espèces n'ont pas d'effet. Le chêne kermès, le ciste et le pin d'Alep provoquent une réduction du diamètre en découvert et les autres espèces entraînent une valeur intermédiaire (Figure 4). Les différentes espèces d'arbuste ont un effet positif (*Ulex parviflorus*), négatif (*Cistus albidus, Pinus halepensis*) ou neutre (autres espèces) sur la hauteur. En forêt, seul le chêne kermès provoque une réduction significative du diamètre et seul le ciste blanc provoque une augmentation significative de la hauteur (Figure 4).

Tableau 1 : Effets de l'espèce de chêne (S), du milieu (M, forêt ou découvert) et de la présence d'arbuste de chêne kermès (A) sur la survie, la croissance et la morphologie des plantules. Les valeurs indiquées sont les valeurs du χ^2 pour la survie et du test F pour les autres variables. La significativité du test est indiquée comme suit :*p<0.05, **p<0.01, ***p<0.001. Les tests concernant la biomasse et les paramètres foliaires ont été réalisés sur un sous-échantillon ne prenant en compte que le chêne kermès.

que le chiene hermes.							
	Sp	Milieu	Arbuste	SxM	SxA	MxA	S x M x A
Survie	2.1	5.2*	0.5	0.6	2.3	8.7**	0.8
Diamètre	9.7**	40***	23.9***	0.2	0.1	4.0*	1
Hauteur	7.5**	6.4*	55.8***	0.1	0.2	1.0	0.2
Biomasse aérienne	0.9	9.2**	4.1*	0.2	2.5	0.7	0.2
Biomasse racinaire	37.6***	56.8***	2.6	0.2	1.1	1	0.1
Biomasse totale	10.6**	34.6***	2	3.7	0.9	0.1	0.1
Ratio racinaire / aérien	60.1***	31.7***	0.5	6.1*	0.1	0.1	0.5
Surface foliaire Surface spécifique	0.2	0.1	2.3	0.1	2.7	2.9	0.1
foliaire	305.4***	145.7***	34.7***	1.2	0.7	0.6	0.3

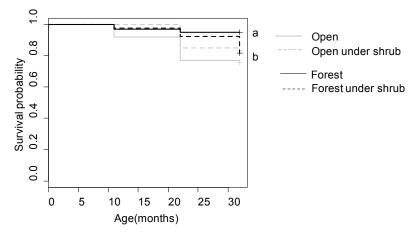


Figure 1 : Survie des plantules en fonction du couvert arboré et arbustif (les 2 espèces de chêne sont confondues car aucun effet espèce n'est détecté, l'arbuste nurse est le chêne kermès)

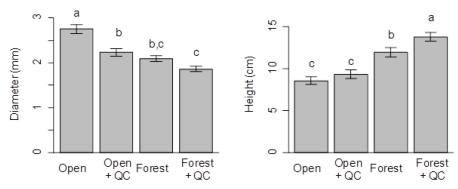


Figure 2 : Diamètre et hauteur des plantules en fonction du couvert arboré et arbustif (les 2 espèces de chêne sont confondues car aucune interaction entre l'effet de l'espèce et des couverts n'est détectée). QC= *Quercus coccifera*, arbuste nurse.

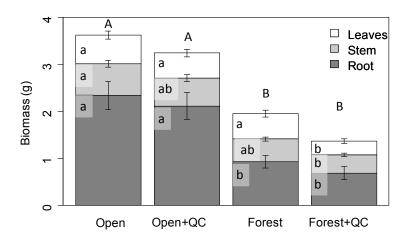


Figure3 : Biomasse des plantules de chêne en fonction du couvert arbustif et arboré. Des lettres différentes indiquent une différence entre traitements pour un même compartiment (lettres minuscules, feuille, tige ou racine) ou pour la biomasse totale (lettres majuscules) d'après un test de tukey, p<0.05.

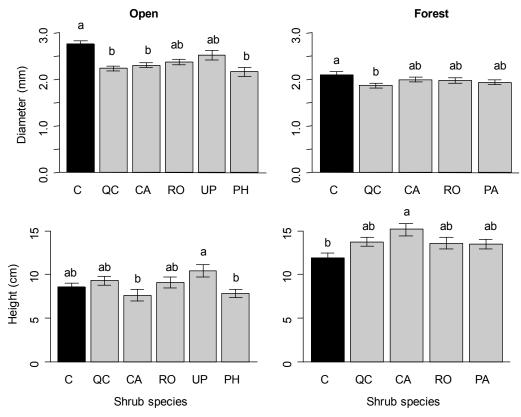


Figure 4 : Diamètre et hauteur des plantules en fonction de l'espèce d'arbuste. C=Contrôle (sans arbuste, en noir), QC=*Quercus coccifera*, CA=*Cistus albidus*, RO=*Rosmarinus officinalis*, UP=*Ulex parviflorus*, PH=*Pinus halepensis*, PA=*Phyllirea angustifolia*.

Aucune relation n'a été trouvée entre les dimensions en hauteur et diamètre des plantules de chênes et les dimensions en hauteur et largeur des arbustes à proximité.

Effet d'un couvert arboré de pin d'Alep et arbustif sur le microclimat

La strate arborée transmet $21.0 \pm 1.8\%$ de la lumière incidente. Les arbustes de chêne kermès transmettent $18.4 \pm 1.0\%$ de la lumière incidente en découvert et $32.6 \pm 3.5\%$ de la lumière incidente en sous-bois. La lumière disponible sous arbuste représente donc $6.3 \pm 0.8\%$ de la lumière en plein découvert. La transmission de lumière par les arbustes en découvert varie en fonction de l'espèce (F=43.2, p<0.001), de 38% pour le ciste blanc et le jeune pin d'Alep à 23% en moyenne pour les autres espèces (Figure 5). La transmission de lumière n'est pas reliée aux dimensions des espèces d'arbustes : par exemple, les jeunes pins d'Alep sont plus hauts et plus larges que les arbustes mais transmettent plus de lumière.

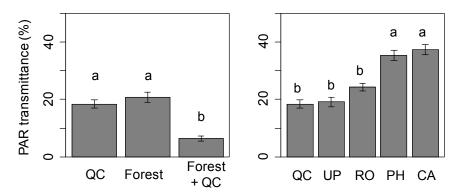


Figure 5 : Transmission de lumière dans le PAR A) par le couvert arboré et arbustif en découvert et en sous-bois, B) par les différentes espèces d'arbuste en découvert.

La teneur en eau du sol dans les 10 premiers centimètres est influencée par la présence d'un couvert forestier avec une teneur en eau supérieure en découvert surtout en saison humide, mais n'est pas impactée par la présence d'arbuste (Figure 6). À 30cm de profondeur, la teneur en eau est toujours supérieure en découvert mais à cette profondeur la présence d'arbuste entraîne une diminution de la teneur en eau, plus marquée en découvert qu'en forêt.

L'interaction entre couvert arboré et arbustif de chêne kermès influence la température moyenne jounalière (F=23.5, p<0.001) et le déficit de pression de vapeur moyen (F=14.2, p<0.001). Le VPD est plus élevé en plein découvert que dans tous les autres traitements. La température moyenne décroît le long du gradient cumulé de strate arborée + arbustive (Figure 7).

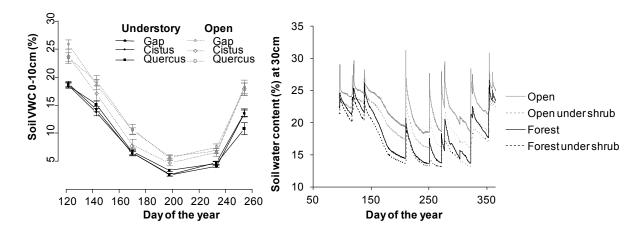


Figure 6 : Teneur en eau du sol en fonction de la présence de couvert arboré et d'rbuste de chêne kermès. Données de l'année 2013 issues de mesures ponctuelles (0-10cm) ou de 6 sondes permanentes (30cm) par traitement.

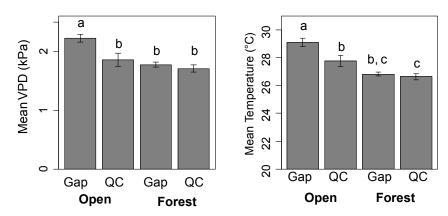


Figure 7 : VPD et températures moyennes journalières en été en fonction de la présence de couvert arboré de pin d'Alep et arbustif de chêne kermès (QC). Moyennes ± erreur standard de 4 à 10 sondes par condition.

Discussion

Impacts d'un couvert arboré de pin d'Alep et d'un couvert arbustif de chêne kermès

En l'absence d'arbustes, la présence d'un couvert arboré améliore légèrement la survie des plantules par rapport au plein découvert. À cause de prédation par les sangliers, les chênes ont été introduits par semis en forêt et par plantation en découvert, ce qui pourrait influencer les résultats sur la survie. Cependant, la différence de survie entre forêt et découvert ne s'observe pas lors de la première année, lorsque les plantules auraient pu subir un choc de transplantation en découvert. La plus forte mortalité en découvert s'observe en effet lors de la deuxième année. De plus, en présence d'arbuste aucune différence de survie n'est constatée entre forêt et découvert malgré des modes d'introduction différents. L'amélioration de la survie par le couvert arboré est peut être due à

l'atténuation des fortes irradiances. Cependant, la survie reste élevée même en découvert (75.9%). Le couvert arboré a par contre un effet négatif sur la biomasse des plantules du fait d'une forte diminution de la biomasse racinaire. Le ratio de biomasse souterraine sur aérienne diminue fortement en forêt, traduisant une plus forte limitation des ressources lumineuse par rapport aux ressources souterraines (Poorter et al. 2012). La limitation lumineuse est donc probablement responsable de la baisse de biomasse sous couvert arboré.

La présence de chêne kermès en découvert n'a modifié ni la survie ni la biomasse des plantules mais a diminué leur diamètre. Contrairement à notre hypothèse, le chêne kermès n'a donc pas eu d'effet positif sur les plantules de chênes en découvert. L'effet positif des arbustes sur la survie de plantules d'arbres est fréquemment mis en avant en Méditerranée (e.g. Castro et al. 2004; Gómez-Aparicio et al. 2004). Cependant, d'autres études de terrain montrent que l'abri arbustif n'est pas toujours favorable au développement des plantules. Ainsi Badano et al. (2009) montrent au Mexique que les plantules de chêne (Q. castanea) bénéficiant d'un arbuste nurse (Mimosa Luisana ou Senecio sp) ne survivent pas mieux que celles en découvert, sauf en cas d'irrigation. Des effets négatifs du couvert arbustif sur la survie de plantules d'arbres ont aussi été mis en évidence dans le sud-ouest de l'Espagne (Pérez-Devesa et al. 2008; Valdecantos et al. 2009). Les conditions climatiques sont très variables à la fois spatialement et temporellement en Méditerranée, ce qui a des conséquences importantes pour les interactions entre espèces (e.g. Lloret et al. 2005; Soliveres et al. 2010). Notre site expérimental présente des sols relativement profonds et la première année d'installation des chênes a été marquée par des épisodes pluvieux fréquents en été visibles par des pics d'humidité du sol (Figure 6). Dans ces conditions relativement favorables, la survie a été bonne quelles que soient les conditions de couvert arboré et arbustif. L'effet facilitateur sur la survie a ainsi pu être gommé et seules les interactions négatives pour la croissance dominent.

En sous-bois, la présence de chêne kermès provoque une légère baisse de la probabilité de survie des plantules de chêne, une baisse de leur biomasse foliaire et une augmentation de leur hauteur. Cette augmentation de hauteur ne se traduit pas par une meilleure biomasse aérienne. Le chêne kermès a donc eu globalement un effet négatif en sous-bois.

Sur le même site, une expérimentation débutée en 2007 a pourtant montré un effet neutre du couvert arbustif de sous-bois sur la survie et un effet négatif (chêne vert) ou positif (chêne pubescent) sur la croissance (chapitre 3). Ces différences de résultat pourraient provenir de différences climatiques entre les années des deux expérimentations, bien que dans les deux cas les conditions hydriques ont été assez favorables. Une deuxième possibilité est liée à des différences de densité du couvert arboré et arbustif. Dans l'expérimentation précédente, le couvert arboré avait été éclairci à $10m^2$ /ha et les arbustes supprimés juste avant le semis des chênes. L'éclairement en sous-bois était

donc plus fort et les arbustes moins développés. Dans cette expérimentation, un couvert de 10 à 20m²/ha a été pris en compte, de plus, 6 ans après l'éclaircie le couvert s'est probablement partiellement refermé et les arbustes étaient déjà installés et bien développés au moment du semis. Dans des forêts de chêne d'Aquitaine, Muhamed et al. (2013) constatent aussi que l'effet des arbustes sur la survie de plantules de chêne est plus négatif en sous-bois qu'en découvert : il passe de neutre en découvert à négatif sous couvert dans une forêt humide d'Aquitaine et de positif en découvert à neutre en sous-bois dans une forêt plus sèche. Dans des forêts de pin noir de Catalogne, Martín-Alcón et al. (2015) trouvent un effet positif du recouvrement arbustif sur la densité de semis de chênes (Quercus faginea et Quercus cerroides). Cependant, cet effet devient négatif pour de forts recouvrements arbustifs et lorsque la canopée de pin est fermée. Ces deux études montrent donc que les effets négatifs de l'arbuste augmentent avec la densité de la couverture arborée. Nous avons mis en évidence que la présence de chêne kermès modifie les facteurs environnementaux dans le même sens que la canopée arborée : diminution de la lumière, de l'humidité du sol et des températures et VPD maximales. Bien que l'effet du couvert arboré sur les variables environnementales soit généralement plus marqué que celui du couvert arbustif, le couvert arbustif vient renforcer cet effet. Les interactions avec les plantules de chêne sont le résultat de la modification combinée par les deux strates des variables environnementales. La combinaison du couvert arboré et arbustif de chêne kermès provoque notamment une forte diminution de la ressource lumineuse (seulement 6% de la lumière incidente est disponible pour les plantules) qui peut expliquer l'effet négatif du chênes kermès en sous-bois sur la survie et la croissance des plantules. La présence de chêne kermès diminue peu l'humidité du sol en sous-bois, de plus cette baisse de l'humidité du sol n'entraîne pas de modification d'allocation de biomasse racinaire chez les plantules de chêne, ce qui indique un niveau faible de stress hydrique.

Interactions avec différentes espèces d'arbuste

Ulex parviflorus est la seule espèce à avoir eu des effets positifs sur les plantules à travers une légère amélioration de leur survie et de leur croissance en hauteur. Cette espèce d'arbuste transmet une faible quantité de lumière, similaire à celle du chêne kermès. L'effet positif d'Ulex parviflorus peut provenir d'une amélioration de la nutrition azotée par cette légumineuse. Dans une méta-analyse d'expérimentations sur les arbustes nurses dans le sud de l'Espagne, Gómez-Aparicio et al. (2004) montrent aussi un effet positif plus marqué des légumineuses que des autres types d'arbustes.

En ce qui concerne la croissance des plantules, le pin d'Alep et le ciste blanc ont eu les effets les plus négatifs à la fois sur le diamètre et la hauteur - même si ces effets restent limités. Ces deux espèces sont celles qui interceptent le moins de lumière. L'intensité de la compétition pour la croissance par ces arbustes en découvert n'est donc pas liée à une plus forte limitation de la ressource lumineuse, comme attendu en forêt tempérée (e.g. Gaudio et al. 2010). De la même manière, Gómez-Aparicio et al. (2005b) montrent que la spécificité des effets d'arbustes en Méditerranée n'est pas

forcément liée au niveau de lumière : dans leur expérimentation, Salvia latifolia intercepte autant de lumière que Prunus ramburii mais conduit à une amélioration de la survie de plantules de 3 espèces arborées, en moyenne deux fois plus élevée. Des facteurs souterrains interviennent probablement dans cet effet différent des deux arbustes, la disponibilité en eau et en potassium étant légèrement plus élevée sous Salvia. Le même type de résultat est mis en avant en milieu aride par Pugnaire et al. (2004) qui montrent que malgré des interceptions de lumière similaires, 6 espèces d'arbustes ont un effet différent sur la biomasse herbacée sous leur canopée, qu'ils attribuent à des différences au niveau du sol. La compétition pour la ressource en eau est peut être plus forte avec le ciste et le pin qu'avec les autres espèces d'arbuste. Pérez-Devesa et al. (2008) montrent ainsi un effet négatif de la présence d'arbustes sur des plantules de chêne liège en Espagne, plus fort pour les espèces se reproduisant par graines (« seeders ») comme le ciste et le pin d'Alep que pour les espèces pouvant rejeter de souche (« resprouters ») comme le chêne kermès, qu'ils attribuent à une plus forte compétition pour l'eau. En effet, les « seeders » ont un système racinaire avec des racines traçantes plus nombreuses dans les premières couches de sol, tandis que les « resprouters » vont chercher l'eau plus en profondeur grâce à une racine pivotante importante. La compétition avec les jeunes plantules au système racinaire encore peu développé est alors plus intense avec les « seeders ». De plus, le ciste blanc n'atténue pas les températures et VPD par rapport au plein découvert, ce qui a pu augmenter le stress des plantules. Une autre hypothèse permettant d'expliquer un effet négatif plus marqué du pin d'Alep et du ciste blanc est l'intervention d'interactions allélopathiques. Des études ont en effet montré une inhibition des espèces voisines par les pluviolessivats du pin d'Alep (Fernandez et al. 2008; Fernandez et al. 2013) ou par les exsudats racinaires du ciste blanc (Robles et al. 1999), bien que ces effets n'aient pas été testés sur des plantules de chêne.

Conclusion

L'effet d'une strate arbustive sur des plantules de chêne dépend de la présence de la strate arborée. En découvert, la strate arbustive a des effets positifs à neutres pour la survie et neutres à négatifs pour la croissance. Lorsque la modification des ressources par la strate arbustive se cumule avec celle engendrée par la strate arborée, l'effet des arbustes devient plus négatif. L'intensité des interactions dépend aussi de l'espèce d'arbuste considérée mais les mécanismes restent peu clairs en raison de la multiplicité des processus en cause : effets différents sur les ressource en eau, en lumière ou pour les nutriments, interactions allélopathiques... Ces résultats montrent toutefois la variabilité des interactions entre arbustes et plantules de chêne. L'élimination de la strate arbustive peut entraîner des risques accrus de mortalité, surtout en plein découvert en raison d'un risque accru de dessication - mais aussi parce que l'arbuste peut fournir une protection contre la prédation (Perea & Gil 2014, aspect non abordé dans cette étude) - tandis que sa présence peut limiter la croissance des plantules, voire leur survie lorsqu'elle se cumule avec une strate arborée dense. Dans des conditions de variabilité

interannuelles fortes des conditions climatiques, la présence d'une mosaïque d'habitats avec une couverture végétale plus ou moins forte maximise les chances d'avoir un habitat favorable à la survie et à la croissance des plantules.

Références

- Ammer C, Balandier P, Bentsen NS, et al (2011) Forest vegetation management under debate: an introduction. Eur J For Res 130:1–5. doi: 10.1007/s10342-010-0452-6
- Badano EI, Pérez D, Vergara CH (2009) Love of Nurse Plants is Not Enough for Restoring Oak Forests in a Seasonally Dry Tropical Environment. Restor Ecol 17:571–576. doi: 10.1111/j.1526-100X.2009.00530.x
- Badano EI, Samour-Nieva OR, Flores J (2011) Emulating nurse plants to restore oak forests. Ecol Eng 37:1244–1248. doi: 10.1016/j.ecoleng.2011.02.017
- Bonanomi G, Incerti G, Mazzoleni S (2011) Assessing occurrence, specificity, and mechanisms of plant facilitation in terrestrial ecosystems. Plant Ecol 212:1777–1790. doi: 10.1007/s11258-011-9948-5
- Castro J, Zamora R, Hódar JA, et al (2004) Benefits of Using Shrubs as Nurse Plants for Reforestation in Mediterranean Mountains: A 4-Year Study. Restor Ecol 12:352–358. doi: 10.1111/j.1061-2971.2004.0316.x
- Fernandez C, Santonja M, Gros R, et al (2013) Allelochemicals of Pinus halepensis as Drivers of Biodiversity in Mediterranean Open Mosaic Habitats During the Colonization Stage of Secondary Succession. J Chem Ecol 39:298–311. doi: 10.1007/s10886-013-0239-6
- Fernandez C, Voiriot S, Mévy J-P, et al (2008) Regeneration failure of Pinus halepensis Mill.: The role of autotoxicity and some abiotic environmental parameters. For Ecol Manag 255:2928–2936. doi: 10.1016/j.foreco.2008.01.072
- Gaudio N, Balandier P, Philippe G, et al (2010) Light-mediated influence of three understorey species (Calluna vulgaris, Pteridium aquilinum, Molinia caerulea) on the growth of Pinus sylvestris seedlings. Eur J For Res 130:77–89. doi: 10.1007/s10342-010-0403-2
- Gavinet J, Prévosto B, Fernandez C (2016) Introducing resprouters to enhance Mediterranean forest resilience: importance of functional traits to select species according to a gradient of pine density. J Appl Ecol n/a-n/a. doi: 10.1111/1365-2664.12716
- Gómez-Aparicio L (2009) The role of plant interactions in the restoration of degraded ecosystems: a meta-analysis across life-forms and ecosystems. J Ecol 97:1202–1214. doi: 10.1111/j.1365-2745.2009.01573.x
- Gómez-Aparicio L, Gómez JM, Zamora R, Boettinger JL (2005a) Canopy vs. soil effects of shrubs facilitating tree seedlings in Mediterranean montane ecosystems. J Veg Sci 16:191–198. doi: 10.1111/j.1654-1103.2005.tb02355.x
- Gómez-Aparicio L, Valladares F, Zamora R, Luis Quero J (2005b) Response of tree seedlings to the abiotic heterogeneity generated by nurse shrubs: an experimental approach at different scales. Ecography 28:757–768. doi: 10.1111/j.2005.0906-7590.04337.x

- Gómez-Aparicio L, Zamora R, Gómez JM, et al (2004) Applying plant facilitation to forest restoration: a meta-analysis of the use of shrubs as nurse plants. Ecol Appl 14:1128–1138.
- Holmgren M, Scheffer M, Huston MA (1997) The Interplay of Facilitation and Competition in Plant Communities. Ecology 78:1966. doi: 10.2307/2265937
- Leiva MJ, Mancilla-Leyton JM, MartínVicente Á (2015) Differences in the facilitative ability of two Mediterranean shrubs on holm-oak seedling recruitment in Mediterranean savanna-forest ecosystems. Ecol Eng 82:349–354. doi: 10.1016/j.ecoleng.2015.05.019
- Lloret F, Peñuelas J, Estiarte M (2005) Effects of vegetation canopy and climate on seedling establishment in Mediterranean shrubland. J Veg Sci 16:67–76. doi: 10.1111/j.1654-1103.2005.tb02339.x
- Martín-Alcón S, Coll L, Salekin S (2015) Stand-level drivers of tree-species diversification in Mediterranean pine forests after abandonment of traditional practices. For Ecol Manag 353:107–117. doi: 10.1016/j.foreco.2015.05.022
- Muhamed H, Touzard B, Le Bagousse-Pinguet Y, Michalet R (2013) The role of biotic interactions for the early establishment of oak seedlings in coastal dune forest communities. For Ecol Manag 297:67–74. doi: 10.1016/j.foreco.2013.02.023
- Padilla FM, Pugnaire FI (2006) The role of nurse plants in the restoration of degraded environments. Front Ecol Environ 4:196–202.
- Perea R, Gil L (2014) Shrubs facilitating seedling performance in ungulate-dominated systems: biotic versus abiotic mechanisms of plant facilitation. Eur J For Res 133:525–534. doi: 10.1007/s10342-014-0782-x
- Pérez-Devesa M, Cortina J, Vilagrosa A, Vallejo R (2008) Shrubland management to promote *Quercus suber* L. establishment. For Ecol Manag 255:374–382.
- Poorter H, Niklas KJ, Reich PB, et al (2012) Biomass allocation to leaves, stems and roots: meta-analyses of interspecific variation and environmental control. New Phytol 193:30–50. doi: 10.1111/j.1469-8137.2011.03952.x
- Pugnaire FI, Armas C, Maestre FT (2011) Positive plant interactions in the Iberian Southeast:

 Mechanisms, environmental gradients, and ecosystem function. J Arid Environ 75:1310–1320.
 doi: 10.1016/j.jaridenv.2011.01.016
- Pugnaire FI, Armas C, Valladares F, Lepš J (2004) Soil as a mediator in plant-plant interactions in a semi-arid community. J Veg Sci 15:85–92. doi: 10.1658/1100-9233(2004)015[0085:SAAMIP]2.0.CO;2
- Robles C, Bonin G, Garzino S (1999) Potentialités autotoxiques et allélopathiques de Cistus albidus L. Comptes Rendus Académie Sci-Ser III-Sci Vie 322:677–685.
- Rolo V, Plieninger T, Moreno G (2013) Facilitation of holm oak recruitment through two contrasted shrubs species in Mediterranean grazed woodlands. J Veg Sci 24:344–355. doi: 10.1111/j.1654-1103.2012.01458.x
- Schöb C, Armas C, Guler M, et al (2013) Variability in functional traits mediates plant interactions along stress gradients. J Ecol 101:753–762. doi: 10.1111/1365-2745.12062

- Soliveres S, DeSoto L, Maestre FT, Olano JM (2010) Spatio-temporal heterogeneity in abiotic factors modulate multiple ontogenetic shifts between competition and facilitation. Perspect Plant Ecol Evol Syst 12:227–234. doi: 10.1016/j.ppees.2010.02.003
- Valdecantos A, Baeza MJ, Vallejo VR (2009) Vegetation Management for Promoting Ecosystem Resilience in Fire-Prone Mediterranean Shrublands. Restor Ecol 17:414–421. doi: 10.1111/j.1526-100X.2008.00401.x

En résumé...

- ✓ La présence d'arbuste de chêne kermès diminue la ressource en eau et en lumière, les températures et la demande évaporative. L'effet du chêne kermès sur le microclimat est moins important que celui du pin d'Alep mais il vient le renforcer
- ✓ La survie de plantules de chêne vert et chêne pubescent est légèrement améliorée sous couvert de pin d'Alep par rapport au découvert mais diminue sous couvert combiné de pin d'Alep et chêne kermès
- ✓ La biomasse racinaire et totale des plantules ainsi que le ratio de biomasse racinaire/aérienne sont plus bas en forêt
- ✓ L'espèce d'arbuste influence les interactions : en découvert, *Ulex parviflorus* améliore la survie, *Cistus albidus* et *Pinus halepensis* ont un effet négatif plus marqué sur la croissance en diamètre et hauteur.
- ✓ Globalement la présence d'arbuste influence peu la survie et croissance des plantules

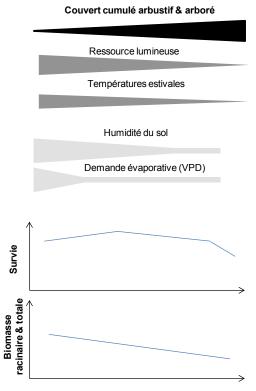


Figure 16: Résumé graphique du chapitre 4 – effet du chêne kermès et du pin d'Alep sur les facteurs environnementaux et l'installation de plantules de chêne vert et pubescent. Les courbes représentent la réponse des plantules en termes de survie et de biomasse racinaire et totale, de manière schématisée (voir contenu de l'article pour les réponses détaillées).

PARTIE III

Interactions chimiques *via* la litière



Chapitre 5 : Effet de la litière d'espèces ligneuses méditerranéennes sur le sol et le développement de plantules de chêne

Article en préparation pour la revue Plant and Soil

Do litter-mediated interactions play a role in Mediterranean oak seedling establishment?

Authors:

Jordane GAVINET^{1,2}, Bernard PRÉVOSTO¹, Anne BOUSQUET-MELOU², Virginie BALDY², Raphaël GROS², Catherine FERNANDEZ²

- 1 Institut national de recherche en sciences et technologies pour l'environnement et l'agriculture (Irstea), UR RECOVER, 3275 Route de Cézanne, 13100 Aix en Provence, France
- 2 Institut Méditerranéen de Biodiversité et d'Écologie marine et continentale (IMBE), Aix Marseille Université, CNRS, IRD, Avignon Université, UMR 7263, 3 place Victor-Hugo, 13331 Marseille cedex 3, France

Abstract

Mediterranean species leaf litter is often rich in secondary metabolites such as terpenoids and phenolic compounds which play a great role in allelopathic interactions. Laboratory experiments have shown that litter extracts from a wide range of Mediterranean species inhibit germination or growth of other species seedlings. However, the expression of litter allelopathic potential can be modified through the degradation of allelochemicals by soil communities.

Here, we tested the influence of leaf litter from 6 Mediterranean woody species of different successional stages on late-successional *Quercus ilex* and *Quercus pubescens* seedling growth, chemistry and biomass allocation and on underlying soil chemical and microbial properties. Seedlings were grown for two years in pots with natural soil and different types of litter inputs. Litters with the highest phenolic and soluble terpen content showed higher mass loss and led to higher soil organic matter, nitrogen content and microbial activity. Soil microbial catabolic profiles and diversity were also influenced by litter type. By contrast, litter poorly influenced oak seedlings. We conclude that these conservative species are poorly sensitive to litter presence and chemical composition. However, soil modification induced by litter decomposition may lead to longer term litter effects on oak regeneration.

Introduction

Leaf litter plays a significant role in forest ecosystem functioning. In particular, litter influences plant species establishment and growth and can thus have important consequences on forest communities composition and dynamics (Sydes and Grime 1981; Molofsky and Augspurger 1992; Sayer 2005). These litter-mediated effects can occur through both physical and chemical mechanisms (Facelli and Pickett 1991a). Physical mechanisms include mechanical interference for seed germination and modification of abiotic parameters such as soil humidity (Violle et al. 2006), light level (Facelli and Pickett 1991b) or temperature (MacKinney 1929). Chemical mechanisms include the release of nutrients (Perez-Moreno and Read 2000; Brearley et al. 2003; Quested et al. 2003) but also potentially phytotoxic secondary metabolites initially contained in leaves (Lodhi 1978; Kuiters 1990; Fujii et al. 2004; Bonanomi et al. 2006). As several of these positive and negative mechanisms can co-occur, litter effects on seedling growth are a complex phenomenon still difficult to predict. Litter effects on seedlings are indeed highly dependent on both litter species identity (Quested and Eriksson 2006) and target seedling identity (Koorem et al. 2011; Coq et al. 2012). Although few studies have addressed this issue, it seems that litter chemical effects are linked to their chemical composition: positive effects would be linked to a high decomposability and nutrient content (in particular nitrogen, Dorrepaal et al. 2007; Meisner et al. 2012), while negative effects seems to be related to high contents of secondary metabolites like phenolics (Gallet 1994; Dorrepaal et al. 2007; Bonanomi et al. 2011; Lopez-Iglesias et al. 2014). Chemical litter effects are often linked to a modification of the underlying soil properties and a feedback effect on the target plants (Inderjit and Weiner 2001). Including the soil compartment would thus help clarifying the litter-seedling interactions.

Mediterranean plants are particularly rich in secondary metabolites, both terpenoids and phenolics, which help them cope with Mediterranean climate stress such as summer drought, high radiations or temperatures but lead also to high allelopathic potential (Scognamiglio et al. 2013). Negative chemical interactions are thus thought to play an important role in Mediterranean ecosystems (Vilà and Sardans 1999) and in particular in forest succession (Alías et al. 2006; Fernandez et al. 2008; Fernandez et al. 2013; Fernandez et al. 2016). In southern France, the main species of late-successional forests *Quercus ilex* L. (Holm oak) and *Quercus pubescens* Willd. (Downy oak) experience a difficult regeneration with a high heterogeneity of establishment success at the micro-site level. Chemical interactions mediated by litter may participate in explaining their regeneration pattern, but they have been poorly studied. Li and Romane (1997) however showed that soil under *Q. ilex* stands had a negative effect on *Q. ilex* but not *Q. pubescens* germination, which could be due to a modification of soil properties by *Q. ilex* litter decomposition. Such species-specific allelopathic effect of litter may have important consequences for forest dynamics and could help define the two species regeneration

niches. Laboratory bioassays have shown that leaf litter from a wide range of Mediterranean species can affect seedling germination or growth (Bonanomi et al. 2006; Alrababah et al. 2009) but the occurrence of these allelopathic interactions in more realistic conditions remains to be assessed. Indeed, the presence of natural soil can decrease allelopathic potential (Alrababah et al. 2009; Fernandez et al. 2013) in particular because the microbial community can degrade and detoxify allelochemical coumpounds (Inderjit 2005; Zeng and Mallik 2006).

In this study, we examined the litter effect of 6 Mediterranean woody species of different successional stages - shrubland, pioneer pine and late-successional oak ecosystems - on soil chemical and microbial properties and seedling growth, allocation and chemistry of the two oaks *Q. ilex* and *Q. pubescens*. We hypothesized that: i) Litter affects soil properties, ii) these soil modifications have a feedback effect on oak seedling development and iii) litters with high secondary metabolites content and poor nutrient content tend to inhibit oak seedling growth while litter with the reverse characteristics stimulates it.

Material & methods

Plant and soil material

We selected leaf litter of 6 Mediterranean woody species representing the main forest successional stages: shrublands with *Rosmarinus officinalis* L., *Cistus albidus* L., pioneer pine stands with *Pinus halepensis* Mill. and *Quercus coccifera* L. (an understory shrub which can also be found in shrublands) and downy oak forests with *Quercus pubescens* Willd. and the understorey shrub *Cotinus coggygria* Scop. Senesced leaves were collected either with litter traps or by shaking plants at the periods of leaf abscission of each species, then were air dried and stored at room temperature in the dark until further use. Natural soil was collected from a calcareous, sandy-loam soil on terraces at Saint-Mitre-les-Remparts (43°46'N; 5°04'W, Bouches-du-Rhône, France) and mixed with coarse sand and perlite (ratio 3:1:1) in order to improve drainage.

Oak acorns of *Q. pubescens* and *Q. ilex* were collected in autumn 2012 at Saint-Mitre-les-Remparts on several individuals per species. Non viable acorns were eliminated by the floating method and visual screening. Acorns were then sown in an organic substrate in moist conditions. Eighty emerged seedlings of similar dimensions per species were selected in June 2013 and transplanted in 10L pots filled with the soil mixture.

Experimental design

Eight litter treatments were tested: no litter (control, bare soil), artificial litter in fiber glass which mimics physical effects of leaf litter without chemical effects (Schlatterer and Tisdale 1969) and leaf litter of each of the 6 woody species selected. Each treatment was replicated in 10 pots for each of the

2 oak species, resulting in 160 pots in total. For litter treatment, soils were covered with 10g of leaf litter and this input was renewed every 6 months during 2 years (40g in total), corresponding to 526g/m²/year. This quantity was chosen on the basis of measurement of *in situ* litter mass in five 20 x 20cm quadrat per species, which varied between 400 and 1300g/m² with a high intraspecific variability and because after six months litter of some species was almost completely degraded. Pots were covered with a net in order to prevent litter losses or addition, stored in the outside and watered with automatic sprayers about twice a week in summer and once a month the rest of the year. The experiment started in July 2013 and lasted 2 years until June 2015.

Litter chemistry and decomposition

Initial litter quality was determined on 6 subsamples of freeze-dried and grounded litter per species. We chose to analyze traits related to nutrient—total Nitrogen (N) and Phosphorus (P) — and secondary metabolites — Terpenes and Phenols — content. In addition, we analyzed Carbon (C) content to calculate the ratio C:N which is expected to reflect litter decomposability (the higher the ratio, the lower the decomposability).

Carbon (C) and nitrogen (N) concentrations were analyzed by thermal combustion on a Flash EA 1112 series CHN elemental analyzer (Thermo Scientific, USA).

Phosphorus (P) was extracted with 20ml of nitric acid from remaining dry ash after combustion of 0.5g of litter at 500°C for 5h in a muffle furnace. pH was adjusted to 8.5 with a 40% NaOH solution. 1ml of each sample, 0.2ml of mixed reagent (emetic tartar and ammonium molybdate solution), 0.004ml of ascorbic acid and 0.76ml of distilled water were placed in a spectrophotometer microcuvette. After 150min, phosphorus concentration was measured at 780nm with a UV/Vis spectrophotometer (Thermo Scientific, USA).

Terpene-like compounds were extracted using 0.5g of litter and a mixture of dichloromethane and hexane (90:10) as organic solvents. Terpene concentration was calculated in a dry mass (DM) basis. Terpene-like compounds were performed on a gas chromatograph (Hewlett Packard GC6890®) coupled to a mass selective detector (MSD; HP 5973N). Compounds separation was achieved on a HP-5MS capillary column (30 m x 0.25 mm x 0.25 μm, J&W Scientific) with helium as carrier gas. After sample injection, the initial temperature (40°C for 5 min) was increased up to 270°C at a rate of 4°Cmin-1, then maintained for 2.5min. Identification of terpenes was established by comparison of the retention index and the mass spectrum of detected compounds with those of authentic reference samples (Sigma-Aldrich®) when available and/or database (NIST2008) and literature. Terpenes were quantified based on internal standard (dodecane - 100ng/2μl of injected solution).

Total folin phenolics were measured colorimetrically using gallic acid as a standard. A 0.25g leaf sample was dissolved in 20ml of a 70% aqueous methanol solution, shaken for 1h and then filtered

 $(0.45\mu m$ filter); 0.25 ml of filtered extract was mixed with 0.25 Folin-Ciocalteu reagent, 0.5ml of saturated aqueous Na₂CO₃ to stabilize the color reaction, and 4ml of distilled water. After 60min, concentration of phenolics was measured at 765nm on a UV/Vis spectrophotometer (Thermo Scientific, USA).

Ash free dry mass of each litter was calculated as the difference between intact litter dry weight and weight of litter ashes after combustion at 500°C for 5h in a muffle furnace.

At the end of the experiment, litter was removed from each pot, freeze-dried, manually cleaned of soil particles and weighed. As we could not ensure that all soil particles had been removed, we used a part of each litter sample to calculate ash free dry mass after combustion at 500°C for 5h in a muffle furnace. Another part of decomposed litter was grounded and used for C and N analysis as described above.

Soil analysis

At each litter input (i.e. every 6 months), soil water content of each pot was assessed with a TDR probe (Wet2; Delta-T Devices, UK). At the end of the experiment, after removing litter fragments, the upper 4cm of soil were collected and sieved at 2mm on the same individuals used for plant chemical analysis. A subsample of sieved soil was used to determine water content by weighing fresh weight and oven-dried weight (3 days at 60°C).

Air-dried soil was grounded and analyzed for C and N content as for litter. Inorganic C concentration was measured using a Bernard calcimeter. Briefly, the method consists of quantifying the CO₂ released when the sample is treated with hydrochloric acid: in a closed system, under a constant pressure and temperature, the quantity of CaCO₃ is directly proportional to the volumetric increase resulting from the release of the CO₂. Organic C was then calculated from the difference between total and inorganic C.

Soil microbial basal respiration was measured to assess the ecophysiological state of soil microbial communities. Ten grams (dry weight equivalent) of fresh soil were placed in 117ml glass jars which were then closed with hermetic rubber septa and incubated for 4h at 24°C. After incubation, 1 ml of air was sampled in the head space with a syringe and injected into a gas chromatograph (Chrompack CHROM 3 – CP 9001) equipped with a thermal conductivity detector and a packed column (Porapack) to analyse CO2 production. Ambient CO2 concentrations were subtracted from sampled CO2 concentrations, and the values were adjusted to 24°C according to Ideal Gas Laws using Q_{10} =2.

Active microbial biomass (MB) was estimated using substrate-induced respiration (SIR) rates. Ten grams (dry weight equivalent) of fresh soil were placed in 117 ml glass jars, amended with powdered glucose (1,000 μ g C g⁻¹ soil). After glucose amendment, samples were incubated during 1.5h, then air

flushed and the glass jars were closed and incubated during 1.5h. One ml of air was then sampled with a syringe and injected into the gas chromatograph to analyze CO2 production as described above.

Microbial catabolic profiles were assessed using Biolog EcoPlates (Biolog Inc., USA). Briefly, 5g (dry mass equivalent) of soil were shaken in 50ml of a sterile 0.1% solution of tetrasodium pyrophosphate for 1h at 500 rpm to suspend microbial communities, then extracts were diluted at 1:100. Each 96-well plate contains 3 replicate blocks of 31 individual carbon sources, which are considered to represent root exudates (Preston-Mafham et al. 2002), with a water blank for each block of replicates. A 125μL aliquot of diluted extract solution of each sample was added to all 31 wells in each EcoPlate. The plates were incubated at 30°C for 7 days, and absorbance was measured at 595nm on a microplate reader (Metertech Σ960, Avantec, France). Colorimetric reaction reveals substrate use intensity by the microbial community.

Seedlings measurements

At transplantation and at each litter input (i.e. every 6 months), seedlings dimensions were measured. Seedlings often produced several stems, so we measured maximum diameter, height and cumulative length of all stems. For subsequent analyses, we calculated the increase of these parameters as the difference between the value at the time of measurement and at transplantation. At the end of the experiment, all seedlings were harvested and separated into leaves, stems and roots. Leaf area was measured with WinFOLIA software (Regent Instruments, Canada). Roots were gently washed and separated into fine and coarse roots. All plant parts were freeze-dried, and weighed. Data were used to calculate seedling total biomass and allocation attributes: leaf, stem, root and fine root fraction relative to total biomass (LMF, SMF, RMF and FRMF, respectively) and Root/Shoot ratio. A randomly selected subsample of 5 individuals per treatment was selected for analyzes of leaves C, N and phenolic content, fine roots C and N content, following the same methods described for initial litter quality.

Data analysis

Differences in initial litter chemistry and litter mass loss were analyzed with one-way ANOVA, followed by a post-hoc Tukey test. For soil microbial catabolic diversity assessed by Biolog Ecoplates, the average well colour development (AWCD) of each internal replicate block of 31 wells in each plate was calculated at each reading to determine the incubation time corresponding to AWCD = 0.4 absorbance units ($t_{0.4}$). The absorbance value at $t_{0.4}$ in each well was then normalized. A Shannon index was calculated to assess microbial catabolic diversity. The effect of oak species identity, litter treatment and their interactions on soil N and organic C content, microbial respiration, biomass and catabolic diversity, seedling biomass and allocation and seedling leaves and roots chemistry were analyzed with two-ways ANOVA followed by post-hoc Tukey tests. For all linear models, conditions

of normality and homocedasticity were tested by Shapiro-Wilk and Bartlett tests, respectively and data was log-transformed when necessary. Oak species had no influence on all soil parameters so only final models without this factor are shown. Correlations between litter initial characteristics, decomposition and soil and oak parameters were also tested with linear models. A Partial Least Square Discriminant Analysis (PLS-DA) was conducted to reveal differences of substrate utilization profiles between litter treatments and oak species, tested with MANOVA. All statistical analysis were conducted using R software 3.2.1.

Results

Litter quality and mass loss

Litter species had contrasted nutrient and secondary metabolites content (Table 1). *Q. coccifera* and *R. officinalis* had the highest N content and *C. albidus* and *C. coggygria* the poorest. Phosphorus content was less contrasted between species but *P. halepensis* and *Q. pubescens* had the lowest content. As regards secondary metabolites, *R. officinalis* and *P. halepensis* were particularly rich in terpens and *C. coggygria* in phenolics. Litter mass loss differed also strongly between species with a high mass loss of 70-80% for *R. officinalis* and *C. coggygria*, 60% for *C. albidus*, and about 40-50% for the other species. Litter mass loss was not correlated to any of the measured initial litter chemical parameters.

Litter effect on underlying soil

Soil humidity was affected by date (F=134, p<0.01), litter treatment (F=6, p<0.01), but not their interaction (F=1.2, p=0.2). All litter treatments except R. officinalis increased soil humidity compared to the control pots, but only the litter of Q. pubescens induced slightly higher soil humidity than the artificial litter treatment (+1.8%).

Litter treatment influenced all measured soil parameters (Table 2). Litter mass loss was positively correlated with soil nitrogen (F=14.2, R²=65%, p=0.009) and organic carbon content (F=79.6, R²=92%, p<0.001), soil microbial basal respiration (F=29.8, R²=80%, p=0.002) and SIR (F=13.7, R²=64%, p=0.01, Figure 1) but not microbial catabolic diversity (F=1.3, p=0.3). The soil under the faster decomposing species, R. officinalis and C. coggygria, had thus higher values of nitrogen, organic matter, microbial respiration and SIR than the control and artificial litter treatments.

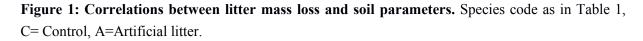
Table 1: Initial litter chemistry and litter mass loss. Data are means \pm standard error of 5 replicates per species for chemistry, 10 replicates for litter mass loss. Different letter indicate differences between species, Tukey post-hoc test at p<0.05.

Litter species	N (mg/g)		P (mg/g)		Terpens (n	ng/g)	Phenolics (mg/	g)	Mass loss (%)
C. albidus (Ca)	3.7 ± 0.3	d	0.47 ± 0	a	0.3 ± 0.1	d	49 ± 7.4	b,c	61.7 ± 0.7 c
C. coggygria (Ro)	4.8 ± 0.2	c,d	0.54 ± 0	a	1.9 ± 0.7	c	272.7 ± 31.1	a	67.7 ± 0.6 b
P. halepensis (Ph)	5 ± 0.2	c	0.36 ± 0	b,c	21 ± 1.3	b	31.2 ± 4.7	c	41.2 ± 0.9 e
Q. coccifera (Qc)	9.2 ± 0.3	a	0.53 ± 0	a	-		60.9 ± 11.3	b	45.4 ± 0.9 d
Q. pubescens (Qp)	5.8 ± 0.4	c	0.24 ± 0	c	-		31.8 ± 3.6	c	48.6 ± 0.9 d
R. officinalis (Ro)	7.8 ± 0.3	b	0.45 ± 0	a,b	68.4 ± 5.1	a	58.9 ± 4.8	b	79.6 ± 1.0 a

Table 2: Litter effects on underlying soil properties. Data are means \pm standard error of 9-10 replicates per litter treatment. Different letter indicate differences between species, Tukey post-hoc test at p<0.05.

Litter treatment	N (mg/g)	Organic C (µg/g)	Basal Respiration (µgC/g soil/h)	SIR (μgC/g soil/h)	Microbial catabolic diversity
Control	0.65+ 0.03 b,c	107.9 + 4.4 c,d	0.61 + 0.06 c	3.8 + 0.4 c	1.90 + 0.14 c
Artificial litter	0.54 + 0.01 c	89.1 + 7.9 d	0.53 + 0.02 c	3.6 + 0.4 c	2.15 + 0.21 b,c
C. albidus	0.73 + 0.03 b,c	147.9 + 6.4 a,b	0.88 + 0.07 b	4.8 + 0.5 b,c	2.32 + 0.14 a,b,c
C. coggygria	0.80 + 0.03 a,b	157.0 + 7.2 a,b	0.92 + 0.07 b	6.8 + 0.5 a,b	2.13 + 0.13 b,c
P. halepensis	0.67 + 0.02 b,c	130.7 + 3.1 b,c	0.83 + 0.05 b	5.1 + 0.3 b,c	2.50 + 0.07 a,b
Q. coccifera	0.61 + 0.03 c	126.8 + 4.9 b,c	0.70 + 0.04 b,c	4.2 + 0.3 c	2.81 + 0.03 a
Q. pubescens	0.71 + 0.04 b,c	130.0 + 5.9 b,c	0.78 + 0.05 b,c	4.8 + 0.5 b,c	2.74 + 0.04 a
R. officinalis	0.89 + 0.04 a	165.5 + 5.7 a	1.17 + 0.05 a	7.8 + 0.5 a	2.40 + 0.03 a,b,c

^{*} Microbial catabolic diversity is calculated with a Shannon index from the standardized consumption of the 31 substrates of Biolog Ecoplates ©



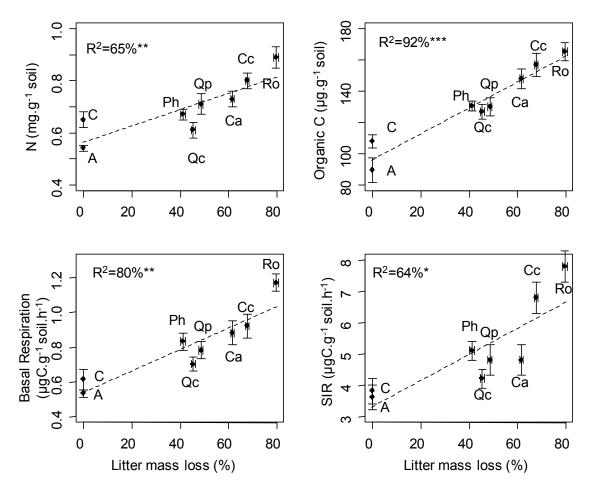
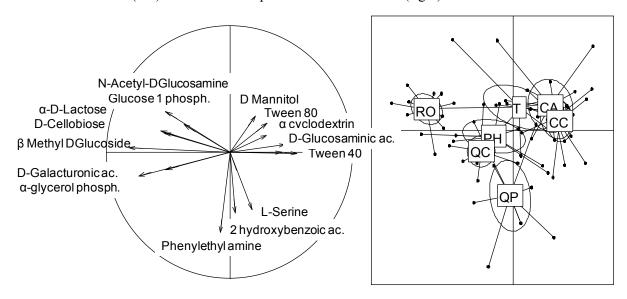


Figure 2: PLS-DA of microbial use of the Biolog Ecoplate substrates. Correlation circle of the 15 most used C sources (left) and factorial map of the litter treatments (right).



The Shannon index of microbial catabolic diversity showed a different pattern: the two oak litter treatments and, to a lesser extent, the litter of *P. halepensis* favored the highest catabolic diversity. The discrimant analysis revealed a difference between the types of substrates consumed by microbes in the soils depending on the litter treatment (Figure 2, Manova, F=15.3, p<0.01). The first axis explained 39% of variance and mainly discriminated the soils under *R. officinalis* litter, which had a high consumption of carbohydrates and a low consumption of polymers and amino-acid. The second axis explained 12% of the variance and differentiated the soils under *Q. pubescens* litter, characterized by a high consumption of some amines and carboxylic acids.

Oak species and litter effect on seedlings

Seedling growth was not influenced by oak species identity neither litter treatment (Table 3). In two years, the mean seedling diameter increased by 3.8 ± 0.1 mm, seedling height increased by 11.2 ± 0.1 cm and seedling length by 16.3 ± 0.1 cm.

Seedling leaves N and phenol and fine root N concentrations differed between species but not between litter treatments. *Q. pubescens* had a higher leaf and fine root N but a lower leaf phenol concentration than *Q. ilex* (Figure 3).

Seedling biomass allocation to leaves and roots was different between the two species (Table 3, Figure 4). Both oak species allocated more than 50% of their biomass to roots, but root allocation was higher and leaf allocation lower for *Q. pubescens* than for *Q. ilex*. Litter treatment influenced leaf and root mass fraction, Root/Shoot ratio and leaf area (Table 3). For both species, seedlings growing with *Q. pubescens* or the artificial litter treatment tended to allocate more biomass to leaves and less to roots, thus to have a lower Root/Shoot ratio, and to have a higher leaf area than seedlings growing with *C. coggygria* or the control litter treatments (Figure 4). Stem and fine root mass fractions did not differ between species or litter treatments.

Table 3: Models for seedlings growth, allocation and chemistry as a function of oak species identity (S), litter treatment (L) and their interaction (S x L). F-values are shown and test significance is indicated as follow: $^+p<0.10, ^*p<0.05, ^**p<0.01, ^**p<0.001$

S	L	SxL
1	7	7
3.4	1.2	0.7
0.6	1.1	0.6
0.1	1.4	0.8
0.1	0.2	0.1
49.5***	3.4**	2.0
284.1***	2.2*	0.4
1.1	1.5	0.4
84.8***	2.0+	0.8
3.6	0.4	1.1
80.4***	2.0+	0.8
216.0***	0.5	0.3
24.2***	0.8	0.8
53.4***	1.3	0.5
	3.4 0.6 0.1 0.1 49.5*** 284.1*** 1.1 84.8*** 3.6 80.4*** 216.0*** 24.2***	1 7 3.4 1.2 0.6 1.1 0.1 1.4 0.1 0.2 49.5*** 3.4** 284.1*** 2.2* 1.1 1.5 84.8*** 2.0* 3.6 0.4 80.4*** 2.0* 216.0*** 0.5 24.2*** 0.8

Figure 3: Species differences in leaf and root chemistry. Data are means \pm standard error of 80 individuals per species.

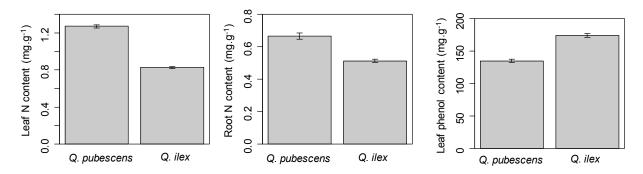
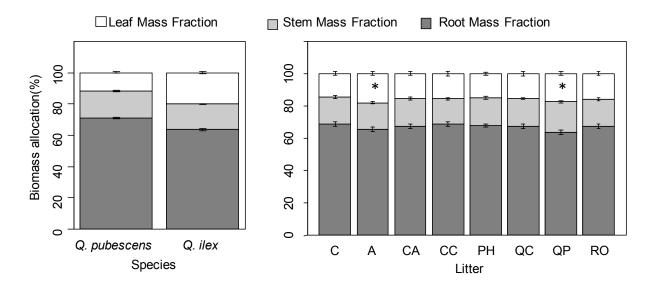


Figure 4: Biomass allocation of the seedlings as a function on oak species identity and litter treatment. Litter species code as in Table 1, C= Control, A=Artificial litter. Data are means \pm standard errors of 80 seedlings per species, 20 seedlings per litter treatment. No interaction between the two factors was found. A star for a biomass fraction indicates a significant difference (P<0.05) from the control treatment.



Discussion

Litter decomposition increased soil nitrogen and organic carbon content, soil microbial respiration, SIR and catabolic profiles. However, these changes did not induced feedback effects on the two oak seedlings growth.

Litter shapes soil chemical and microbial properties

Litter mass loss was a good predictor of analyzed soil chemical and microbial properties. Litter decomposition is indeed the main source of organic matter and nutrient entering the soil as well as a food source for soil microbial communities. Litter quality is known to control decomposition (Couteaux et al. 1995), but surprisingly none of the initial parameters measured here were related to litter mass loss. This may indicate that other parameters were more relevant for mass loss of these Mediterranean litters, such as the litter water holding capacity (Santonja et al. 2015) or solubility (Wieder et al. 2009). Here, mass loss was highest for the litter of C. coggygria, particularly rich in phenolics and the litter of R. officinalis, the richest in terpens. These two litter had also a particularly strong and stimulative effect on microbial respiration and SIR, suggesting that their secondary metabolites act as C-sources for soil microorganisms. The toxicity of these compounds for microorganisms have often been emphasized (e.g. Ormeño et al. 2006; Langenheim 1994), but other authors also found that phenolics (Kuiters 1990; Bowman et al. 2004) or terpens (Vokou et al. 2002; Ehlers 2011) could stimulate soil respiration or microbial biomass. P. halepensis litter is also rich in terpens, but this species had fewer effects on soil processes. Pine resin canals contains mono and sesquiterpens (Ormeño et al. 2009) much more volatiles than Rosmarinus monoterpens (Ormeño et al. 2007) and less soluble (unpublished data), which may explain that their biological activity on soil microorganisms is lower. Catabolic profiles indicated that microorganisms under R. officinalis litter used mostly easily-degradable carbohydrates, but much less polymers. In addition, litters of R.

officinalis and *C. coggygria* stimulated the respiration and SIR of microbial communities, but not their catabolic diversity, which suggest that microorganisms specialized in the degradation of their monoterpens or phenolic substances have developed. In contrast, soil catabolic diversity was higher under the two oak species litter in spite of a lower activity. All these results underline that litter from different species strongly influenced soil microbial communities, modifying their activity, catabolic diversity or profile in a species-specific way.

Oak seedlings poorly respond to litter additions

In spite of this influence on soil properties, litter did not influence oak seedling growth via chemical interactions contrary to what we expected. The only litter effect on oak seedlings was a change of biomass allocation towards less roots and more leaves with artificial litter and *Q. pubescens* litter. These two litters were also the ones leading to a higher soil humidity, which probably explain the lower seedling root allocation. Thus, the only litter effects detected here were due to physical rather than chemical mechanisms.

In this study, litters with the highest amounts of potentially phytotoxic secondary metabolites (i.e. *C. coggygria* and *R. officinalis*) led to the development of an active and specialized microbial community, which may thus be able to degrade and detoxify secondary metabolites (Inderjit 2005; Kaur et al. 2009). This could explain why we did not find a negative effect of these phenols or terpenrich litter as expected. These two litter species were also the faster decomposing species and led to soil N enrichment. Thus, negative effects of allelopathic coumpounds may have been outbalanced by positive effects of N enrichment, resulting in neutral interaction outcomes. In addition, oaks are known to rely on mycorrhizal associations which have been shown to be able to release allelopathic interactions (Mallik and Zhu 1995; Zeng and Mallik 2006). Predicting litter effect on seedlings on the basis of their chemistry is thus far from easy due in particular to the predominant role of microorganisms in determining the fate of released allelochemicals.

Leachates of *Pinus halepensis* fresh needles have been shown to affect seedlings of various species (Fernandez et al. 2008; Fernandez et al. 2013; Fernandez et al. 2016). Fresh needles are however more allelopathic than senescent or decaying needle (Nektarios et al. 2005). Aleppo pine litter have been found to have a negative chemical effect on an herbaceous species emergence and growth, but only physical effects on 2 woody species (Navarro-Cano et al. 2010) and no effect on holm oak seedling germination or growth (Broncano et al. 1998). Thus, in spite of having a high content of secondary metabolites with allelopathic potential, Aleppo pine seems to poorly affect oak regeneration through litter decomposition. This stresses that our results do not preclude that the studied source species have a chemical effect on oak seedling through other mechanisms than litter decomposition, such as leaching from canopy, root exudates or emission of volatile compounds.

Allelopathic responses are known to be highly species-specific. For instance, Fernandez et al. (2013) tested pine needles leachate effects on 12 herbaceous species and found that 6 species were inhibited, 1 was insensitive and 5 were stimulated. In addition, plant response to nutrient release also depends on species: Demey et al. (2013) showed that nitrogen release from leaf litter benefited most to fast-growing species with an acquisitive strategy. Oaks are at the contrary late-successional species with a conservative strategy and slow growth rates (in this experiment, 2mm.year-1 in diameter and 5cm.vear⁻¹ in length in watered conditions), which may explain their poor reaction to litter addition and soil N increase. Most studies of allelopathic interactions use sensitive herbaceous species as phytometers (e.g. Bonanomi et al. 2006; Lopez-Iglesias et al. 2014). The impact of species strategy on allelopathic interactions has been poorly studied - but see Meiners (2014) for an attempt to link functional traits to allelopathic potential - but would be of high importance to include allelopathy into a broader ecological context (Blanco 2007; Meiners et al. 2012). As for response to N, sensibitivity to allelochemicals may be lower in slow-growing, conservative species, in link with a slower allelochemicals uptake or a better protection against phytotoxicity (Inderjit and Duke 2003). The higher leaf and N root content and the lower leaf phenol content of Q. pubescens indicate that this species has a more acquisitive strategy, while Q. ilex is more defensive, but this difference was not enough to foster species-specific reactions to litter presence.

Although our study lasted 2 years, i.e. longer than most usual litter experiments or allelopathy bioassay, we cannot discard that this duration was too short to induce a response of such slow-growing species like oaks. Fernandez et al. (2016) found a root inhibition of *Q. pubescens* in response to *P. halepensis* fresh needle leachates only after 1.5 year of treatment, with no effects before. In forests, litter removal experiments have induced a reduction in adult tree growth but only at long-term (>15 years, Sayer 2005). Soil modifications by litter may thus influence oak seedlings development at longer term. In this case, our results suggest that chemical interactions mediated by litter are likely to occur more quickly under *C. coggygria* or *R. officinalis*, which modify most soil properties.

Conclusion

We investigated the effect of 6 important Mediterranean species on soil properties and oak seedling development. Litters had different initial chemistry in particular as regards nutrient and secondary metabolites content (terpens and phenols). Their decomposition increased soil organic matter and nitrogen content and induced the development of different soil microbial communities in quantity and quality, but no feedback on oak seedling growth was observed. These conservative species are thus poorly sensitive to litter presence and chemical composition, although they may respond at longer term to soil modifications induced by litter decomposition. Soil micro-organisms and species growth

strategy may influence chemical effects of litter on seedlings and should be taken into account in future research.

References

- Alías JC, Sosa T, Escudero JC, Chaves N (2006) Autotoxicity Against Germination and Seedling Emergence in Cistus ladanifer L. Plant Soil 282:327–332. doi: 10.1007/s11104-005-6066-y
- Alrababah MA, Tadros MJ, Samarah NH, Ghosheh H (2009) Allelopathic effects of Pinus halepensis and Quercus coccifera on the germination of Mediterranean crop seeds. New For 38:261–272. doi: 10.1007/s11056-009-9145-8
- Blanco JA (2007) The representation of allelopathy in ecosystem-level forest models. Ecol Model 209:65–77. doi: 10.1016/j.ecolmodel.2007.06.014
- Bonanomi G, Incerti G, Barile E, et al (2011) Phytotoxicity, not nitrogen immobilization, explains plant litter inhibitory effects: evidence from solid-state 13C NMR spectroscopy. New Phytol 191:1018–1030. doi: 10.1111/j.1469-8137.2011.03765.x
- Bonanomi G, Sicurezza MG, Caporaso S, et al (2006) Phytotoxicity dynamics of decaying plant materials. New Phytol 169:571–578. doi: 10.1111/j.1469-8137.2005.01611.x
- Bowman WD, Steltzer H, Rosenstiel TN, et al (2004) Litter effects of two co-occurring alpine species on plant growth, microbial activity and immobilization of nitrogen. Oikos 104:336–344. doi: 10.1111/j.0030-1299.2004.12721.x
- Brearley FQ, Press MC, Scholes JD (2003) Nutrients obtained from leaf litter can improve the growth of dipterocarp seedlings. New Phytol 160:101–110. doi: 10.1046/j.1469-8137.2003.00851.x
- 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. Plant Ecol 138:17–26.
- Coq S, Weigel J, Bonal D, Hättenschwiler S (2012) Litter mixture effects on tropical tree seedling growth a greenhouse experiment. Plant Biol 14:630–640. doi: 10.1111/j.1438-8677.2011.00534.x
- Couteaux M, Bottner P, Berg B (1995) Litter Decomposition, Climate and Litter Quality. Trends Ecol Evol 10:63–66. doi: 10.1016/S0169-5347(00)88978-8
- Demey A, Staelens J, Baeten L, et al (2013) Nutrient input from hemiparasitic litter favors plant species with a fast-growth strategy. Plant Soil 371:53–66. doi: 10.1007/s11104-013-1658-4
- Dorrepaal E, Cornelissen JHC, Aerts R (2007) Changing leaf litter feedbacks on plant production across contrasting sub-arctic peatland species and growth forms. Oecologia 151:251–261. doi: 10.1007/s00442-006-0580-3
- Ehlers BK (2011) Soil Microorganisms Alleviate the Allelochemical Effects of a Thyme Monoterpene on the Performance of an Associated Grass Species. PLOS ONE 6:e26321. doi: 10.1371/journal.pone.0026321

- Facelli JM, Pickett STA (1991a) Plant litter: Its dynamics and effects on plant community structure. Bot Rev 57:1–32. doi: 10.1007/BF02858763
- Facelli JM, Pickett STA (1991b) Plant Litter: Light Interception and Effects on an Old-Field Plant Community. Ecology 72:1024–1031. doi: 10.2307/1940602
- Fernandez C, Monnier Y, Santonja M, et al (2016) The Impact of Competition and Allelopathy on the Trade-Off between Plant Defense and Growth in Two Contrasting Tree Species. Front Plant Sci. doi: 10.3389/fpls.2016.00594
- Fernandez C, Santonja M, Gros R, et al (2013) Allelochemicals of Pinus halepensis as Drivers of Biodiversity in Mediterranean Open Mosaic Habitats During the Colonization Stage of Secondary Succession. J Chem Ecol 39:298–311. doi: 10.1007/s10886-013-0239-6
- Fernandez C, Voiriot S, Mévy J-P, et al (2008) Regeneration failure of Pinus halepensis Mill.: The role of autotoxicity and some abiotic environmental parameters. For Ecol Manag 255:2928–2936. doi: 10.1016/j.foreco.2008.01.072
- Fujii Y, Shibuya T, Nakatani K, et al (2004) Assessment method for allelopathic effect from leaf litter leachates. Weed Biol Manag 4:19–23. doi: 10.1111/j.1445-6664.2003.00113.x
- Gallet C (1994) Allelopathic Potential in Bilberry-Spruce Forests Influence of Phenolic-Compounds on Spruce Seedlings. J Chem Ecol 20:1009–1024. doi: 10.1007/BF02059738
- Inderjit (2005) Soil Microorganisms: An Important Determinant of Allelopathic Activity. Plant Soil 274:227–236. doi: 10.1007/s11104-004-0159-x
- Inderjit NA, Duke SO (2003) Ecophysiological aspects of allelopathy. Planta 217:529–539. doi: 10.1007/s00425-003-1054-z
- Inderjit, Weiner J (2001) Plant allelochemical interference or soil chemical ecology? Perspect Plant Ecol Evol Syst 4:3–12. doi: 10.1078/1433-8319-00011
- Kaur H, Kaur R, Kaur S, et al (2009) Taking Ecological Function Seriously: Soil Microbial Communities Can Obviate Allelopathic Effects of Released Metabolites. PLOS ONE 4:e4700. doi: 10.1371/journal.pone.0004700
- Koorem K, Price JN, Moora M (2011) Species-Specific Effects of Woody Litter on Seedling Emergence and Growth of Herbaceous Plants. PLoS ONE 6:e26505. doi: 10.1371/journal.pone.0026505
- Kuiters AT (1990) Role of phenolic substances from decomposing forest litter in plant–soil interactions. Acta Bot Neerlandica 39:329–348. doi: 10.1111/j.1438-8677.1990.tb01412.x
- Langenheim JH (1994) Higher plant terpenoids: A phytocentric overview of their ecological roles. J Chem Ecol 20:1223–1280. doi: 10.1007/BF02059809
- Li JQ, Romane FJ (1997) Effects of germination inhibition on the dynamics of Quercus ilex stands. J Veg Sci 8:287–294. doi: 10.2307/3237358
- Lodhi MAK (1978) Allelopathic Effects of Decaying Litter of Dominant Trees and Their Associated Soil in a Lowland Forest Community. Am J Bot 65:340–344. doi: 10.2307/2442275

- Lopez-Iglesias B, Olmo M, Gallardo A, Villar R (2014) Short-term effects of litter from 21 woody species on plant growth and root development. Plant Soil 381:177–191. doi: 10.1007/s11104-014-2109-6
- MacKinney AL (1929) Effects of Forest Litter on Soil Temperature and Soil Freezing in Autumn and Winter. Ecology 10:312–321. doi: 10.2307/1929507
- Mallik A, Zhu H (1995) Overcoming Allelopathic Growth-Inhibition by Mycorrhizal Inoculation. In: Inderjit A, Dakshini KMM, Einhellig FA (eds) Allelopathy: Organisms, Processes, and Applications. Amer Chemical Soc, Washington, pp 39–57
- Meiners SJ (2014) Functional correlates of allelopathic potential in a successional plant community. Plant Ecol 215:661–672. doi: 10.1007/s11258-014-0331-1
- Meiners SJ, Kong C-H, Ladwig LM, et al (2012) Developing an ecological context for allelopathy. Plant Ecol 213:1221–1227. doi: 10.1007/s11258-012-0078-5
- Meisner A, de Boer W, Cornelissen JHC, van der Putten WH (2012) Reciprocal Effects of Litter from Exotic and Congeneric Native Plant Species via Soil Nutrients. PLoS ONE 7:e31596. doi: 10.1371/journal.pone.0031596
- Molofsky J, Augspurger CK (1992) The Effect of Leaf Litter on Early Seedling Establishment in a Tropical Forest. Ecology 73:68–77. doi: 10.2307/1938721
- Navarro-Cano JA, Barberá GG, Castillo VM (2010) Pine Litter from Afforestations Hinders the Establishment of Endemic Plants in Semiarid Scrubby Habitats of Natura 2000 Network. Restor Ecol 18:165–169. doi: 10.1111/j.1526-100X.2009.00606.x
- Nektarios PA, Economou G, Avgoulas C (2005) Allelopathic effects of Pinus halepensis needles on turfgrasses and biosensor plants. HortScience 40:246–250.
- Ormeño E, Baldy V, Ballini C, et al (2006) Effects of environmental factors and leaf chemistry on leaf litter colonization by fungi in a Mediterranean shrubland. Pedobiologia 50:1–10. doi: 10.1016/j.pedobi.2005.07.005
- Ormeño E, Céspedes B, Sánchez IA, et al (2009) The relationship between terpenes and flammability of leaf litter. For Ecol Manag 257:471–482. doi: 10.1016/j.foreco.2008.09.019
- Ormeño E, Fernandez C, Mévy J-P (2007) Plant coexistence alters terpene emission and content of Mediterranean species. Phytochemistry 68:840–852. doi: 10.1016/j.phytochem.2006.11.033
- Perez-Moreno J, Read DJ (2000) Mobilization and transfer of nutrients from litter to tree seedlings via the vegetative mycelium of ectomycorrhizal plants. New Phytol 145:301–309. doi: 10.1046/j.1469-8137.2000.00569.x
- Preston-Mafham J, Boddy L, Randerson PF (2002) Analysis of microbial community functional diversity using sole-carbon-source utilisation profiles a critique. FEMS Microbiol Ecol 42:1–14. doi: 10.1111/j.1574-6941.2002.tb00990.x
- Quested H, Eriksson O (2006) Litter species composition influences the performance of seedlings of grassland herbs. Funct Ecol 20:522–532. doi: 10.1111/j.1365-2435.2006.01131.x

- Quested HM, Press MC, Callaghan TV (2003) Litter of the hemiparasite Bartsia alpina enhances plant growth: evidence for a functional role in nutrient cycling. Oecologia 135:606–614. doi: 10.1007/s00442-003-1225-4
- Santonja M, Baldy V, Fernandez C, et al (2015) Potential Shift in Plant Communities with Climate Change: Outcome on Litter Decomposition and Nutrient Release in a Mediterranean Oak Forest. Ecosystems 18:1253–1268. doi: 10.1007/s10021-015-9896-3
- Sayer EJ (2005) Using experimental manipulation to assess the roles of leaf litter in the functioning of forest ecosystems. Biol Rev 81:1. doi: 10.1017/S1464793105006846
- Schlatterer EF, Tisdale EW (1969) Effects of Litter of Artemisia, Chrysothamnus, and Tortula on Germination and Growth of Three Perennial Grasses. Ecology 50:869–873. doi: 10.2307/1933701
- Scognamiglio M, D'Abrosca B, Esposito A, et al (2013) Plant growth inhibitors: allelopathic role or phytotoxic effects? Focus on Mediterranean biomes. Phytochem Rev 12:803–830. doi: 10.1007/s11101-013-9281-9
- Sydes C, Grime JP (1981) Effects of Tree Leaf Litter on Herbaceous Vegetation in Deciduous Woodland: II. An Experimental Investigation. J Ecol 69:249–262. doi: 10.2307/2259829
- Vilà M, Sardans J (1999) Plant competition in mediterranean-type vegetation. J Veg Sci 10:281–294. doi: 10.2307/3237150
- Violle C, Richarte J, Navas M-L (2006) Effects of litter and standing biomass on growth and reproduction of two annual species in a Mediterranean old-field. J Ecol 94:196–205. doi: 10.1111/j.1365-2745.2005.01061.x
- Vokou D, Chalkos D, Karamanlidou G, Yiangou M (2002) Activation of Soil Respiration and Shift of the Microbial Population Balance in Soil as a Response to Lavandula stoechas Essential Oil. J Chem Ecol 28:755–768. doi: 10.1023/A:1015236709767
- Wieder WR, Cleveland CC, Townsend AR (2009) Controls over leaf litter decomposition in wet tropical forests. Ecology 90:3333–3341. doi: 10.1890/08-2294.1
- Zeng RS, Mallik AU (2006) Selected Ectomycorrhizal Fungi of Black Spruce (Picea mariana) can Detoxify Phenolic Compounds of Kalmia angustifolia. J Chem Ecol 32:1473–1489. doi: 10.1007/s10886-006-9063-6

En résumé...

- ✓ La décomposition des litières a augmenté la teneur en azote et matière organique du sol sous-jacent
- ✓ Les litières les plus riches en métabolites secondaires se sont décomposées rapidement et ont stimulé la respiration microbienne
- ✓ Les litières artificielles et de chêne pubescent ont légèrement augmenté l'allocation de biomasse foliaire au détriment de la biomasse racinaire, probablement en lien avec une meilleure humidité
- ✓ La présence et la composition chimique des litières a peu influencé le développement de plantules de chêne sur une durée de 2 ans.

SYNTHÈSE ET DISCUSSION GÉNÉRALE

Les résultats des expérimentations de terrain présentées dans cette thèse montrent que les strates arborées de pin d'Alep, arbustives et herbacées influencent l'installation d'espèces feuillues. Cependant, la nature et l'intensité des interactions entre ces strates et les plantules d'espèces feuillues présentent une forte variabilité.

I. Impact de la surface terrière du pin d'Alep

L'effet du pin d'Alep sur l'installation d'espèces feuillues à travers la modification des facteurs environnementaux est modulé en fonction de la surface terrière du peuplement. La surface terrière a été utilisée comme descripteur des peuplements car c'est un paramètre dendrométrique mieux relié aux processus écologiques que la densité en nombre de tiges par hectares (utilisé par exemple dans l'étude de Gómez-Aparicio et al. (2009) sur le recrutement naturel de *Quercus ilex* sous pin d'Alep en Andalousie). La surface terrière de peuplements monospécifiques est en effet corrélée à son indice de surface foliaire (LAI, voir Molina & del Campo (2012) pour le pin d'Alep) et donc à l'interception de la lumière (Sonohat et al. 2004), des précipitations ou encore à la transpiration (Granier et al. 1999).

Effet du pin d'Alep sur les facteurs environnementaux

La présence de pin d'Alep influence fortement le microclimat. Elle a diminué la ressource lumineuse, l'humidité du sol, et limité les variations de température et de VPD par rapport au plein découvert (chapitre 1). Comme attendu (e.g. von Arx et al. 2013), plus la surface terrière est importante, plus l'interception de lumière, mais aussi l'effet tampon du pin d'Alep sur la température et les VPD, est forte - que ce soit sur le site de St Mitre ou d'Ayora (chapitre 2).

Cependant, malgré cette limitation des températures et du VPD, l'humidité du sol est plus élevée en découvert, sur le site de St Mitre. Au sein des deux peuplements forestiers étudiés, la surface terrière de pin d'Alep n'influence pas l'humidité du sol à 10cm. Par contre, à 30cm de profondeur, l'humidité du sol est plus importante dans les peuplements fortement éclaircis d'Ayora. Sur ce site, l'éclaircie a augmenté les apports d'eau par précipitations (Granados 2016) et peut être aussi limité la consommation d'eau par les arbres. Ce résultat n'est pas observé à St Mitre, où l'humidité du sol change très peu avec la surface terrière du pin d'Alep. Dans les parcelles éclaircies de ce site, un sousbois arbustif dense composé essentiellement de chêne kermès s'est développé. Le chapitre 4 montre que la présence de chêne kermès provoque également une baisse de l'humidité du sol à 30cm, bien que cet effet soit moins marqué en sous-bois. L'effet de l'éclaircie de pin d'Alep sur l'humidité du sol a donc probablement été estompé par le développement du sous-bois. Il a été montré que le sous-bois peut représenter une part très importante de l'évapotranspiration totale d'un peuplement de pin, particulièrement en climat méditerranéen avec une forte demande évaporative (Simonin et al. 2007). Cette hypothèse de forte participation du sous-bois à la transpiration des peuplements éclaircis est appuyée par le fait que l'humidité du sol diminue plus en saison sèche dans les peuplements fortement éclaircis. En effet, les pins exercent un fort contrôle stomatique en période de sècheresse, tandis que les chênes sclérophylles méditerranéens maintiennent des échanges gazeux assez importants (David et al. 2007) grâce notamment à un système racinaire leur permettant d'avoir accès à des ressources en eau profondes. À Ayora, l'éclaircie du pin d'Alep a provoqué le développement d'un sous-bois de nature différente, composé d'herbacées et de plantes ligneuses de petite taille (*Thymus sp.*), ce qui peut expliquer que le développement du sous-bois n'ait pas influencé l'humidité du sol de la même manière.

La présence de pin (St Mitre) ou l'augmentation de la densité du peuplement (Ayora) a donc conduit à une baisse de l'humidité du sol. Le même résultat est obtenu avec le chêne kermès (chapitre 4). Par modélisation du bilan hydrique de peuplements forestiers de Catalogne, Cáceres et al. (2015) mettent en évidence une augmentation de l'intensité et de la durée de la sècheresse avec l'indice de surface foliaire des peuplements. Cependant, d'autres études montrent un effet positif d'une couverture arborée ou arbustive sur l'humidité du sol (Joffre and Rambal 1988, Pugnaire et al. 2004, Matías et al. 2011) peut être en lien avec une modification plus forte des paramètres du sol. L'effet de la végétation sur l'humidité du sol est en effet complexe, et peut également dépendre de l'espèce, du climat, de la profondeur de sol ou encore de sa texture (Butterfield et al. 2016).

Réponse des plantules à la densité du pin d'Alep : un effet fortement négatif des peuplements très denses, mais des variations entre sites et années

Sur le site de St Mitre, les peuplements denses de pin d'Alep ont été les plus contraignants pour la survie et la croissance de la plupart des espèces feuillues.

Les données de potentiel hydrique de base, reflétant le stress hydrique des plantules, montrent que plus la surface terrière de pin d'Alep est élevée, plus le stress hydrique des plantules est élevé. Pourtant, au sein des peuplements forestiers, la demande évaporative diminue avec la surface terrière de pin d'Alep et l'humidité du sol reste similaire. L'augmentation du stress hydrique est probablement liée au manque de lumière qui a limité le développement des racines et favorisé l'allocation de biomasse vers les parties aériennes, comme montré dans le chapitre 4 pour des plantules de chênes. Sous les peuplements les plus denses, les compromis d'allocation et la limitation forte de la lumière ont donc augmenté la sensibilité des plantules à la sècheresse, en accord avec la théorie de Smith & Huston (1989). L'éclaircie des peuplements de pin d'Alep a allégé la limitation lumineuse, le stress hydrique et stimulé la croissance, la survie et le rejet de toutes les espèces feuillues (chapitre 2). Cependant, à l'autre extrémité du gradient d'irradiance, les conditions de plein découvert ont conduit à une dégradation du système photosynthétique pour certaines espèces (frêne, sorbier) conduisant à une croissance en hauteur quasiment nulle. Pour ces espèces, la présence d'un couvert léger de pin d'Alep a largement amélioré la croissance en hauteur. Cet effet positif se maintient sous couvert modéré de pin d'Alep, voire sous couvert faible, mais diminue en intensité. Un ombrage léger semble donc suffisant pour atténuer les irradiances et températures extrêmes, donc la photo-inhibition des espèces sensibles. Avec l'augmentation de la surface terrière de pin d'Alep les effets négatifs dus à la limitation des ressources lumineuses s'amplifient.

Sur le site d'Ayora, la lumière disponible en sous-bois était plus élevée qu'à St Mitre dans les peuplements denses et dans les peuplements fortement éclaircis. Les peuplements denses ont légèrement amélioré la survie de la moitié des espèces feuillues, qui est toutefois assez élevée dans toutes les conditions (environ 80% au minimum). Dans ce site, la disponibilité de lumière dans les peuplements denses était probablement suffisante pour permettre le développement des racines, et la réduction de la demande évaporative a peut être eu un rôle plus important pour compenser la baisse de l'humidité du sol à 30cm. De plus, la baisse de l'humidité du sol en peuplements denses est moins marquée en saison sèche. En ce qui concerne la croissance, l'augmentation de la surface terrière conduit, comme à St Mitre, à une diminution de la croissance en diamètre des plantules, mais a des effets contrastés selon les espèces sur la croissance en hauteur. Ces résultats suggèrent que les conditions en peuplements éclaircis sont plus stressantes pour les plantules à Ayora qu'à St Mitre – y compris qu'à St Mitre en découvert où aucune baisse de la survie n'est constatée. Les données climatiques des deux sites (précipitations, températures moyennes) ne mettent pas en évidence de différence entre les deux sites, mais les peuplements éclaircis sont caractérisés par des irradiances, températures et VPD plus importants à Ayora, donc une plus forte demande en eau et potentiellement une photoinhibition plus marquée. Dans un article relatant des mesures complémentaires sur ce site, (Granados et al. 2016) évoquent aussi des potentiels de base de -4.2 à -5.6MPa, reflétant un stress hydrique plus important qu'à St Mitre (-1.1 à -5.1MPa). Ceci souligne que les données climatiques sous forme de moyennes annuelles – ou même saisonnières - ne reflètent qu'imparfaitement le niveau de stress subi par des plantules sur un site. Ce stress dépend de l'espèce considérée mais également des caractéristiques édaphiques ou de la distribution temporelle des précipitations plutôt que de leur quantité totale. Pour pallier à ce problème, plusieurs auteurs ont d'ailleurs proposé de caractériser le niveau de stress par la performance des espèces cibles (Lortie & Callaway 2006, He et al. 2013). Si l'on utilise cette base de comparaison, la survie des plantules est similaire entre les deux sites mais la croissance est largement inférieure à Ayora, reflétant des conditions moins favorables.

L'introduction de chênes sur plusieurs années différentes sur le site de St Mitre (2007, chapitre 2&3, ou 2013, chapitre 4) permet de mettre en évidence une variation interannuelle des effets du pin d'Alep: les couverts moyens à léger de pin d'Alep exercent un effet positif sur la survie des plantules de chênes introduites en 2013, alors que les expérimentations menées sur ce site lors d'années antérieures n'avaient mis en avant que des interactions neutres ou négatives pour la survie. Les interactions peuvent changer en fonction des caractéristiques climatiques des années (e.g. Saccone et al. 2009, Leiva et al. 2015). L'effet des couverts moyens à léger de pin d'Alep sur la survie des chênes introduits en 2013 reste cependant de faible amplitude (survie de 70% en découvert vs 98% en forêt).

L'augmentation de la surface terrière de pin d'Alep conduit à une amplification de la facilitation pour la survie à Ayora et à une amplification de la compétition à St Mitre. Si on admet que les conditions sont plus stressantes à Ayora, ces résultats sont conformes aux prévisions de Callaway & Walker (1997), à savoir une augmentation de la facilitation en conditions sévères et de la compétition en environnements favorables. Cependant, la compétition pour la croissance augmente aussi avec la densité du peuplement à Ayora.

D'autres études mettent en avant une augmentation de la mortalité de plantules de chêne avec la lumière (Matías et al. 2011, Pérez-Ramos et al. 2013a, Martín-Alcón et al. 2016), contrairement à ce qui est observé à St Mitre. Or, Matías et al. (2011) étudient un site où l'humidité du sol est plus forte en forêt qu'en découvert. Ils montrent que la mortalité des plantules est déterminée par l'humidité du sol en été, particulièrement faible en découvert et non par un effet direct d'une trop forte lumière. On peut s'attendre à ce qu'un impact différent de la végétation sur l'humidité du sol joue énormément sur le résultat des interactions en milieu aride. C'est peut être là une des raisons pour lesquelles il est difficile de dégager des tendances de variation de la facilitation en milieu aride (Maestre et al. 2005, Butterfield et al. 2016). Enfin, l'effet de la lumière semble non linéaire, en accord avec Holmgren et al. (2012) et il est possible que des études n'intégrant pas des seuils de limitation lumineuse très forte ne permettent pas de mettre en évidence l'effet négatif que peuvent avoir des peuplements trop denses.

II. Des réponses différentes selon les caractéristiques des espèces cibles

Tolérance aux fortes irradiances et à l'ombre

Le chapitre 1 a montré que l'effet du pin d'Alep sur l'installation des plantules dépend des espèces et en particulier i) de la tolérance aux stress « physiques » prévalant en découvert – fortes irradiances et températures - et ii) de la tolérance à un faible niveau de ressources, principalement l'ombre, prévalant en forêt.

En découvert, les fortes températures et les irradiances extrêmes conduisent à une dégradation du système photosynthétique, en particulier pour le frêne, et à un raccourcissement de la saison de végétation des espèces décidues. En forêt dense, les différentes espèces montrent des taux de survie contrastés : élevé pour le frêne, intermédiaire pour le sorbier et faible pour l'arbousier et le pistachier. Le frêne et l'arbousier représentent deux exemples d'espèces dont la tolérance au stress physique et au manque de ressource est inversement corrélée. Le bilan des interactions avec le pin d'Alep est donc positif pour le frêne, intolérant au stress physique mais tolérant au manque de ressource, et négatif pour l'arbousier qui présente les caractéristiques inverses. Ces deux exemples vont donc dans le sens d'interactions positives pour les espèces intolérantes au stress, lorsque le stress en l'absence de voisin n'est pas lié à une ressource (Michalet 2007, Saccone et al. 2009).

Cependant, de nombreuses espèces ont des niveaux de tolérance intermédiaire. Le pistachier térébinthe présente à la fois une mauvaise survie et croissance à l'ombre et une dégradation du système photosynthétique en découvert se traduisant par une mauvaise croissance. Sánchez-Gómez et al. (2008) ont montré dans une expérience en pépinière que cette espèce était sensible à la fois à l'ombre et à la sècheresse. Le bilan des interactions avec le pin d'Alep est négatif dans cette étude, le niveau de stress physique subi en découvert lors des années d'expérimentation étant probablement moins important pour cette espèce que le déficit de ressources en forêt.

La stratégie phénologique et le SLA comme facteurs déterminants de la réponse des plantules ?

La sensibilité à la photoinhibition a été reliée à un fort SLA (Houter & Pons 2005) ou au caractère décidu (Gómez-Aparicio et al. 2006) des espèces arborées. Ces deux caractéristiques sont en partie

reliées, les espèces décidues étant caractérisées par de plus forts SLA (Westoby et al. 2002). Un fort SLA est un trait traduisant une forte interception de lumière (Poorter 2009) qui peut conférer un avantage en conditions ombragées, et relié à des taux photosynthétiques élevés et une forte capacité de réponse à des conditions de croissance favorable (Westoby et al. 2002). Les espèces décidues ont une saison de végétation restreinte qui coïncide en grande partie avec la période de sècheresse estivale, la plus contraignante en milieu méditerranéen. Elles compensent généralement ce désavantage par une activité forte au printemps (chapitre 1, Baldocchi et al. 2010). Les espèces sempervirentes sont au contraire capables de tirer profit des périodes favorables en automne voire en hiver pour maintenir un équilibre carboné positif. Les espèces décidues sont donc probablement plus dépendantes de conditions leur permettant de maintenir des échanges gazeux intenses pendant une période réduite, donc susceptibles de plus bénéficier d'une modération du VPD par un couvert. Butterfield & Callaway (2013) ont formulé l'hypothèse que dans des milieux limités par une sècheresse persistante, les espèces à fort SLA sont plus susceptibles de bénéficier de la présence d'une plante nurse, qui leur permettrait de maintenir des taux photosynthétiques élevés. Cette hypothèse est appuyée par les résultats d'une expérience conduite dans un désert en Argentine qui montre, sur des espèces herbacées, une augmentation de la facilitation avec le SLA des espèces cibles (Rolhauser & Pucheta 2016). Elle mériterait d'être testée sur une plus vaste gamme d'espèces ligneuses.

Les résultats obtenus sur le chêne pubescent et le chêne vert appuient en partie cette hypothèse. En effet, le chêne blanc bénéficie plus de la présence du pin d'Alep (chapitre 2) et d'arbustes de sous-bois (chapitre 3) pour sa croissance à St Mitre. De même, à Ayora le chêne faginé bénéficie de l'augmentation du couvert forestier pour sa croissance en hauteur, mais pas le chêne vert (chapitre 2). Cependant, une réponse similaire des deux espèces de chêne est détectée à St Mitre lors d'une année d'expérimentation différente (chapitre 4) et à Barbentane en conditions de plus fort stress hydrique (chapitre 3). Enfin, mis à part le chêne faginé, aucune différence de réponse entre espèces feuillues et sempervirentes n'est détectée à Ayora. Cependant, nous n'avons pas de données sur la performance des espèces en plein découvert, où les plus forts contrastes de réponse sont mis en évidence.

Niche de régénération des espèces étudiées

Les résultats présentés dans le chapitre 1 permettent d'améliorer les connaissances sur l'écologie d'espèces feuillues secondaires des forêts méditerranéennes. En effet, le frêne à fleurs, le sorbier domestique, l'arbousier et le pistachier térébinthe sont toutes décrites comme des espèces plutôt héliophiles (Gachet et al. 2005, Rameau et al. 2008). Si cela s'est vérifié pour l'arbousier et le pistachier, nos résultats montrent clairement que le frêne à fleur et le sorbier domestique ont besoin d'un ombrage léger pour se développer. Le frêne à fleurs présente même une tolérance à l'ombre remarquable, sa survie ne diminuant pas pour des niveaux de transmission de lumière en-dessous de 10%. En ce qui concerne le chêne vert et le chêne pubescent, nos résultats vont dans le sens d'une meilleure tolérance du chêne vert aux conditions de sècheresse et de fortes irradiances, puisqu'il présente des meilleures performances (survie et croissance) que le chêne pubescent en plein découvert sur le site de St Mitre (chapitre 1) et sur sols très superficiels à Barbentane avec de fortes irradiances (chapitre 3). Ces résultats sont cohérents avec la distribution du chêne pubescent, dominant en situations de bonne pluviométrie ou lorsqu'il y a des compensations édaphiques. Cependant, les deux

espèces ont un comportement très similaire dans les expérimentations menées en 2013 à St Mitre (chapitre 4) et en pépinière (chapitre 5).

III. Interactions avec la strate arbustive

En découvert, un effet plutôt négatif mais qui dépend de l'espèce d'arbuste

L'impact de la strate arbustive en plein découvert sur des plantules de chêne vert et pubescent a été abordé dans le chapitre 4, sur le site de St Mitre. Nous nous attendions à un effet positif des arbustes, comme souvent mis en évidence en Méditerranée (Gómez-Aparicio et al. 2004, Padilla & Pugnaire 2006). Cependant, à l'exception d'*Ulex parviflorus*, les arbustes n'ont pas influencé la survie des plantules et ont eu un effet neutre à négatif sur leur croissance. En particulier, le chêne kermès malgré une atténuation de la lumière assez forte, une atténuation des températures et de la demande évaporative estivale et une baisse de l'humidité du sol à 30cm, a eu un effet faible sur les plantules de chêne : seul le diamètre des plantules diminue légèrement sous chêne kermès. Dans les conditions relativement favorables du site de St Mitre, en climat méditerranéen subhumide, avec des sols assez profonds et une année d'installation marquée par des précipitations importantes en milieu d'été, la présence d'arbuste n'a donc pas été fortement favorable au développement des chênes.

La seule espèce ayant généré des interactions positives —bien que de faible ampleur — sur la survie et la croissance en hauteur est l'Ajonc de provence (*Ulex parviflorus*). Le fait que cette espèce soit une Fabacée est en accord avec les résultats mis en avant par d'autres études (Gómez-Aparicio et al. 2004, Rolo et al. 2013) et suggère que l'amélioration de la nutrition azotée a peut être joué un rôle dans cet effet facilitateur, mais des analyses plus poussées d'azote dans les sols et les tissus des chênes seraient nécessaires pour confirmer cela. Si l'azote est un élément important pour la survie et la croissance des chênes, alors la décomposition des litières d'arbustes pourrait à terme améliorer les conditions d'installation des chênes par enrichissement en azote (chapitre 5). À l'inverse, le ciste et le pin d'Alep ont conduit à une compétition plus forte que les autres espèces d'arbustes, bien que restant modérée. Les mécanismes expliquant cet effet spécifique sont encore peu clairs mais pourraient impliquer des interactions allélopathiques ou des effets sur les ressources souterraines.

En sous-bois, un effet variable selon le site et l'année d'expérimentation – rôle de la densité de la canopée ?

En sous-bois, nos résultats sont contrastés en fonction du site d'étude et de l'année d'expérimentation.

Sur le site de St Mitre, la strate arbustive (composé essentiellement de chêne kermès) a eu des effets neutres sur la survie des chênes introduits en 2007 (chapitre 3). L'augmentation du recouvrement arbustif a entraîné une augmentation de la hauteur des deux espèces de chêne, avec une diminution du diamètre pour le chêne vert uniquement. Sur le site de Barbentane par contre, la strate arbustive a fortement amélioré la survie des plantules de chêne mais a diminué leur croissance en diamètre (sans effet sur la hauteur). Le site de Barbentane est caractérisé par une irradiance plus forte et des sols très superficiels. De plus, les premières années suivant l'introduction des chênes ont eu des faibles précipitations. Les taux de survie et de croissance des chênes ont donc été très faibles, surtout en ce

qui concerne le chêne blanc. Dans ces conditions plus stressantes qu'à St Mitre, la présence d'arbustes a eu un effet bénéfique sur la survie des plantules, en accord avec l'hypothèse du gradient de stress-mais également un effet sur la croissance plus négatif. Contrairement aux résultats concernant la strate arborée, nous n'avons pas trouvé de facilitation plus intense pour des recouvrements arbustifs intermédiaires. L'augmentation du recouvrement arbustif – ou herbacé – a conduit à augmenter l'intensité de leur effet sur les plantules de chêne.

La strate arbustive de sous-bois a eu des effets plus négatifs sur les chênes introduits en 2013 sur le site de St Mitre (chapitre 4) que sur ceux introduits en 2007 (chapitre 3). La présence de chêne kermès a diminué la survie des plantules et leur biomasse foliaire. Un effet positif sur la croissance en hauteur a tout de même été mis en évidence, de même amplitude pour le chêne blanc et le chêne vert, mais qui n'a pas aboutit à une amélioration de la biomasse aérienne. Ce résultat peut être lié à une différence de conditions climatiques entre les années d'expérimentation, mais aussi au plus fort couvert arboré et arbustif considéré dans cette expérimentation. En effet, la modification cumulée des facteurs environnementaux par les strates arborées et arbustives aboutit à une forte limitation des ressources. Comme vu pour les interactions avec le pin d'Alep, une limitation trop forte par l'ombrage peut amplifier les effets négatifs et limiter les effets positifs. Le chapitre 3 a mis en évidence une corrélation positive entre hauteur des chênes blancs et recouvrement arbustif dans les peuplements fortement éclaircis de St Mitre (chapitre 3). Cette corrélation positive se retrouve également sous couvert moyen et dense, mais avec une intensité décroissante (données non présentées). Enfin, il faut souligner que l'effet des arbustes de sous-bois sur le site de St Mitre est souvent neutre et toujours de moindre amplitude que l'effet d'une strate arborée ou des arbustes en découvert. Il semble donc pouvoir basculer du côté positif ou négatif en fonction de faibles variations de conditions environnementales.

L'ensemble des résultats sur la strate arbustive suggère que les effets bénéfiques des arbustes sur les plantules sont plus susceptibles de se produire en conditions de fort stress environnemental et en l'absence de canopée arborée ou avec des canopées très ouvertes, ce qui va dans le même sens que d'autres études (Muhamed et al. 2013, Martín-Alcón et al. 2015).

IV. Le rôle de la litière et de l'allélopathie

Les résultats présentés dans le chapitre 5 montrent une absence d'effet chimique de la litière des espèces testées, malgré leurs fortes teneurs en terpènes et/ou en phénols potentiellement allélopathiques. La décomposition des litières a stimulé l'activité microbienne (respiration et SIR), suggérant que les métabolites secondaires peuvent être utilisés par les micro-organismes comme source de carbone. De plus, la décomposition des litières s'est accompagnée d'une amélioration de la teneur en nutriments du sol. À long terme, il est possible que la modification des paramètres du sol par la litière joue un rôle important pour l'installation de plantules de chêne. La litière a également un effet physique en conservant l'humidité du sol (Monnier et al. 2012) et en empêchant le contact des graines avec le sol (Facelli & Pickett 1991). Dans le cadre d'une introduction artificielle de plantules, ce dernier aspect n'entre pas en compte mais peut représenter un obstacle pour une régénération naturelle (e.g. Adili et al. 2013).

Les résultats présentés dans le chapitre 5 montrent que les interactions chimiques à court terme *via* la litière sont limitées pour les plantules de chêne. Cependant, ils n'excluent pas que des interactions allélopathiques se produisent à travers d'autres voies de libération, plus actives, des allélochimiques. Les effets allélopathiques du pin d'Alep et du ciste blanc mis en évidence sur des espèces herbacées en laboratoire se produisaient via des macérats de feuilles vertes pour le pin d'Alep (Fernandez et al. 2013) ou des exsudats racinaires pour le ciste blanc (Robles et al. 1999). Ces deux espèces sont celles qui ont eu un effet négatif plus marqué sur la croissance des plantules de chêne dans le chapitre 4. La mise en évidence d'interactions allélopathiques est complexe et nécessite de coupler des expérimentations de terrain et de laboratoires, des mesures chimiques et de facteurs environnementaux (e.g. Nilsson 1994, Wardle et al. 1996). Même si l'importance des processus allélopathiques pour la régénération d'espèces ligneuses en milieu méditerranéen est moins marquée que celle des interactions via une modification des facteurs environnementaux, Fernandez et al. (2016) ont montré que l'allélopathie peut avoir un effet cumulatif qui vient aggraver la compétition pour les ressources et potentiellement faire pencher la balance du côté de la compétition.

L'impact de la stratégie physiologique des espèces cibles sur leur sensibilité aux allélochimiques a été peu pris en compte. Pourtant, de forts taux de prélèvement des ressources souterraines pourraient influencer l'absorption des allélochimiques (Inderjit & Duke 2003). La faible croissance des chênes et leur stratégie conservative pourraient conduire à une faible sensibilité aux allélochimiques.

V. Implications pour la gestion et la restauration

L'effet fortement négatif des peuplements denses de pin d'Alep (>30m²/ha) sur la survie et la croissance de la plupart des espèces feuillues plaide pour la réalisation d'éclaircies dans ces peuplements. Cependant, l'intensité optimale de l'éclaircie reste difficile à doser.

Dans les conditions relativement favorables de St Mitre et en présence de strate arbustive, des éclaircies fortes à 10m^2 /ha ont donné le meilleur résultat à la fois sur la survie et la croissance des plantules. Sur le site d'Ayora, les éclaircies à 13 et 7 m²/ha ont conduit à une baisse de la survie. Cependant, cette baisse de la survie reste modérée et est accompagnée d'une meilleure croissance des plantules. Une meilleure croissance des jeunes individus peut compenser, à plus long terme, la plus forte mortalité dans les premières années. En effet, la mortalité décroît généralement avec le développement des individus, une meilleure croissance permet donc de dépasser plus rapidement la phase critique de plantule (Doak & Morris 2010, Benavides et al. 2015). En plus de favoriser l'installation d'espèces feuillues, l'éclaircie de pins d'Alep peut améliorer la vigueur et la croissance des arbres restants (e.g. Bréda et al. 1995, Martínez-Vilalta et al. 2011, D'Amato et al. 2013). Des études récentes ont en effet montré un effet positif de l'éclaircie sur le bilan hydrique et la vigueur des houppiers de pin d'Alep (Ungar et al. 2013, Jiménez and Navarro 2016).

Les éclaircies trop fortes – ou les coupes rases – peuvent par contre laisser craindre un risque de mortalité plus fort par dessication (Matías et al. 2011, Martín-Alcón et al. 2016) ou un blocage de la croissance des espèces décidues par photoinhibition (chapitre 1). À Barbentane, les plantules de chêne ont eu des taux de survie très bas sous un couvert de pin d'Alep de $10m^2$ /ha. Le recouvrement

d'arbuste a permis d'améliorer la survie, à la fois par facilitation indirecte en limitant les herbacées mais aussi directement, probablement par amélioration du statut hydrique des plantules grâce à l'ombrage. On peut donc supposer qu'une éclaircie moins forte aurait pu améliorer la survie des plantules à la fois directement en fournissant un ombrage et indirectement en limitant la prolifération des herbacées. À St Mitre et Ayora, les conditions les plus ouvertes ont conduit à une baisse drastique de la croissance en hauteur de plusieurs espèces.

L'ensemble de ces résultats va dans le sens d'une installation des feuillus optimisée sous couvert intermédiaire de pin d'Alep (Gómez-Aparicio et al. 2009 ; Figure 17). Dans une première approche, nous avons proposé qu'une surface terrière de 15-20 m²/ha permet l'installation d'espèces feuillues dans des conditions contrastées du climat méditerranéen, ce qui semble se confirmer dans d'autres sites (Prévosto et al. 2015b). La densité optimale est plus faible dans le cas d'espèces sclérophylles résistantes à la sècheresse et à la photoinhibition. Les besoins en lumière augmentant avec l'âge des individus, d'autres éclaircies seront peut être nécessaires à terme pour permettre aux espèces feuillues de continuer leur croissance et d'atteindre la maturité (Espelta et al. 1995, Martín-Alcón et al. 2015).

Par ailleurs, les peuplements éclaircis peuvent être colonisés par une végétation spontanée dont l'effet sur les plantules varie selon le type de végétation et la sévérité des conditions environnementales (chapitre 3 & 4). La strate herbacée apparaît particulièrement compétitive (chapitre 3), particulièrement si elle est composée d'espèces de graminées pérennes comme le brachypode rameux, en lien avec une forte compétition pour les ressources souterraines. La bonne survie et le faible stress hydrique des espèces feuillues en découvert sur le site de St Mitre suggèrent cependant que des sols profonds peuvent compenser la consommation d'eau par ces espèces herbacées. La strate arbustive apparaît peu compétitive et peut même améliorer les performances des espèces feuillues en conditions difficiles. En conditions plus favorable et sous couvert plus dense, la suppression du sous-bois peut être envisagée pour éviter la compétition des arbustes. Ces résultats sur la strate arbustive sont cependant probablement à nuancer selon le type d'espèce, certaines montrant des capacités compétitives très élevées (e.g. la coronille, Prévosto et al. 2016).

Enfin, étant donné leur coût important, les opérations d'introduction active de feuillus devraient être ciblées dans les conditions les plus favorables, c'est-à-dire sur des sols relativement profonds comme sur des anciennes terrasses ou des fonds de vallon et en l'absence de strate herbacée dense. En effet, dans ces conditions dans le site de St Mitre, les semis comme les plantations de chênes montrent de très bons taux de survie en découvert et sous couvert léger de pinède, ainsi que des taux de croissance relativement bons (en particulier en ce qui concerne le frêne à fleurs et le sorbier domestique). Par contre, sur sols superficiels à Barbentane, les taux de survie sont très faibles, de 29% à 3 ans ils passent à 10% à 7 ans ; en prenant en compte un taux d'émergence de 68%, seuls 6.5% des glands semés sont encore présents 7 ans plus tard et leurs dimensions restent très faibles. Sur un site proche sur la commune de Barbentane, mais comportant des sols très profonds, les chênes vert et pubescent ont montré un développement très rapide en l'absence de voisins (Prévosto et al. 2016).

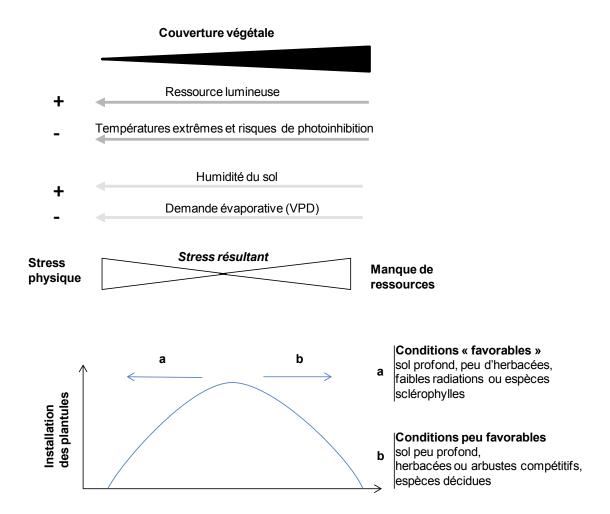


Figure 17: Synthèse des effets d'une couverture végétale croissante sur les principaux facteurs environnementaux et des conséquences pour l'installation de plantules feuillues. Les signes indiqués à gauche des flèches indiquent l'impact potentiel de chaque facteur environnemental sur des plantules. Des effets positifs et négatifs se combinent, aboutissant à des stress de nature différente aux deux extrêmités du gradient de couverture végétale. La réponse optimale des plantules se situe probablement à un niveau intermédiaire limitant les deux types de stress. Cet optimum est cependant déplacé vers le plein découvert (a) ou vers des couverts plus denses (b) en fonction des conditions locales.

VI. Interactions à 3 strates: vers une modélisation des interactions pour les ressources

L'effet de la végétation établie sur les ressources disponibles – en particulier l'eau du sol - et l'installation des plantules est complexe et implique des interactions entre strates arborées, arbustives et herbacées qui évoluent dans le temps et dépendent aussi des conditions climatiques et du type de sol. Or, les régions méditerranéennes présentent une très forte variabilité inter-annuelle des conditions climatiques ainsi qu'une très forte variabilité spatiale des types de substrats et des conditions

édpahiques (Quézel & Médail 2003, Vallejo et al. 2006). Dans ce contexte, une approche de modélisation peut présenter de nombreux avantages : intégrer la dimension temporelle de variation des strates arborées et arbustives, calculer des indices de stress hydrique et évaluer de manière retrospective leur influence sur les plantules, simuler différents scénarios climatiques ou encore de gestion.

Le modèle RReShar, pour « Regeneration and Resource Sharing » a été conçu pour simuler la régénération en fonction des ressources en eau et lumière, en se basant sur le partage de ces ressources entre strates arborées, arbustives et régénération (Gaudio 2010). Le modèle est implémenté sous la plate-forme CAPSIS (Croissance d'Arbres en Peuplement et Simulation d'Itinéraires Sylvicoles), permettant de simuler différents itinéraires sylvicoles (par exemple éclaircie de différentes intensités, suppression de la strate du sous-bois ou non). Les données acquises sur le dispositif de St Mitre peuvent servir de base pour adapter ce modèle à la simulation de la régénération sous peuplements de pin d'Alep avec sous-bois de chêne kermès.

Il n'a pas été possible dans le cadre de cette thèse d'aller au bout de cette approche. Cependant, nous donnons ci-dessous quelques éléments pour la modélisation de la captation des ressources (lumière, eau) et le développement de la végétation.

Interception de la lumière

La transmission de lumière par une strate de végétation peut s'exprimer par analogie à la loi de Beer-Lambert qui traduit, à l'aide d'une fonction exponentielle négative, l'atténuation d'un rayon lumineux dans un milieu turbide. La canopée, supposée composée d'un grand nombre de petites feuilles, est assimilée à ce milieu turbide. La transmittance est alors estimée selon la fonction: Transmittance = exp (-k*V), avec k coefficient d'extinction de la lumière, lié à l'espèce végétale et V variable liée à la longueur ou la porosité du milieu. Sur des peuplements de conifères monospécifiques la surface terrière rend bien compte de l'interception de la lumière par la canopée (Sonohat et al. 2004). L'analyse de nos données sur St Mitre donne un coefficient d'extinction de 0.071 pour le pin d'Alep (r²=83%). Cette valeur est nettement supérieure à celle trouvée par Sonohat et al. (2004) pour le pin sylvestre (Pinus sylvestris L., k=0.048) et proche de celles estimées pour l'épicea (Picea abies L., k=0.0788) et pour le douglas (Pseudotsuga menziesii, k=0.0903). Le pin d'Alep intercepte donc une quantité importante de lumière. La présence de nombreuses branches basses mortes sur l'arbre peut notamment expliquer cette forte interception. Il faut cependant noter que le coefficient d'extinction estimé est inférieur en prenant les données d'Ayora (0.064). De même, pour une surface terrière similaire de 10 à 12m²/ha, l'éclairement transmis était largement supérieure à Barbentane qu'à St Mitre (70 vs 52%, chapitre 3 – mais les mesures ont été réalisées sur le spectre total). Les peuplements à Barbentane sont plus âgés qu'à St Mitre (90 ans contre 60 ans environ à St Mitre) - une correction de l'extinction de lumière par l'âge et le temps depuis la dernière éclaircie pourrait améliorer la relation (Sonohat et al. 2004). L'extinction par le chêne kermès en sous-bois peut être estimée comme une fonction de son recouvrement (Gaudio et al. 2010). Nous obtenons un coefficient d'extinction de 0.0178 pour le chêne kermès (r²=35%). En forêt d'Orléans, Gaudio et al. (2010) trouvent un coefficient d'extinction similaire pour la molinie en sous-bois (*Molinia caerula*, k=0.018) et supérieur pour la fougère aigle (*Pteridium aquilinum*, k=0.027).

Bilan hydrique

Nous avons vu que l'effet de la présence de végétation ainsi que l'effet d'une éclaircie sur l'humidité du sol est variable selon les sites, avec probablement un rôle du recouvrement du sous-bois. Cet aspect apparaît particulièrement important pour comprendre l'effet de différentes pratiques de gestion sur l'installation d'espèces feuillues en région méditerranéenne où la sècheresse estivale est l'une des principales causes de mortalité des plantules. Le modèle de bilan hydrique développé par Granier et al. (1999) permet par exemple de calculer des indices de sècheresse. Il nécessite des données climatiques journalières (pluie et ETP) et une description du peuplement assez simple : la réserve utile du sol et l'indice de surface foliaire (LAI) du peuplement. Dans ce modèle, le LAI du peuplement contrôle l'interception des pluies, la transpiration des arbres et l'évapotranspiration du sous-bois. Les données d'humidité du sol enregistrées sur St Mitre permettraient de calibrer ce modèle pour un peuplement de pin d'Alep avec sous-bois de chêne kermès.

Un premier essai de modélisation a été réalisé sur les peuplements denses, sans sous-bois, en utilisant des valeurs de LAI estimées à partir de photographies hémisphériques. La comparaison des valeurs d'humidité du sol estimées et mesurées en 2013 donne une assez bonne relation (R²=76%, Humidité prédite= 0.97 x Humidité mesurée). Pour les peuplements éclaircis, des mesures complémentaires d'humidité du sol avec manipulation du sous-bois (voir paragraphe suivant) seraient nécessaires pour bien distinguer l'effet de la strate arborée et celui de la strate arbustive. Le LAI du chêne kermès en fonction de son recouvrement devra aussi être estimé.

Le développement de la végétation

Les mesures de lumière en sous-bois réalisées en 2013 et 2014 ont été localisées spatialement et reliées à des points de semis de chêne, afin de permettre de relier le développement de la strate arbustive et des plantules de chêne à l'éclairement local.

Une première analyse a été faite pour tenter de relier les mesures de lumière réalisées en 2013 à l'accroissement des plantules de chêne entre 2013 et 2014. Seul un effet logarithmique de l'éclairement sur l'accroissement en diamètre du chêne blanc est significatif, mais avec un faible coefficient de corrélation (r²=8%). L'analyse n'a pas mis en évidence de relation entre l'éclairement et la croissance du chêne vert, ou la croissance en hauteur du chêne blanc. Cette mauvaise relation entre éclairement local et croissance peut notamment être lié à un accroissement des chênes très faible et parfois faussé par des rejets. De nombreuses données d'accroissement négatif ont du être supprimées, en particulier pour le diamètre où la précision de mesure est proche de l'accroissement annuel. Ces analyses mériteraient d'être refaites en intégrant les mesures de lumières effectuées en 2014 et en se basant sur des accroissements calculés sur deux ans, ce qui permettrait de gommer les valeurs aberrantes d'accroissement négatif dus à l'imprécision des mesures. La réponse des autres feuillus comme le frêne et le sorbier à l'éclairement local, moins faussée par des rejets et de plus forte amplitude, serait aussi à tester. Cependant, nous avons vu que la réponse des plantules à l'éclairement

dépend du site et est non linéaire en raison d'interactions avec le stress hydrique ou photosynthétique. La modélisation de la croissance de la régénération, et encore plus de sa survie, risque donc d'être difficile. Des données complémentaires issues d'expérimentation en pépinière ou sur le terrain avec manipulation des ressources hydriques et lumineuses pourraient aider à avancer sur ce point.

VII. Perspectives

VII.1 Manipuler la strate arbustive pour clarifier le rôle respectif du sous-bois et de la strate arborée

Les résultats d'humidité du sol présentés dans les chapitres 1,2 et 4 nous ont amené à penser que le développement d'une strate arbustive dense dans les peuplements éclaircis limite l'effet de l'éclaircie sur l'humidité du sol et de l'air ainsi que sur les températures. Cependant, les résultats du chapitre 4 montrent un effet faible du sous-bois sur ces paramètres. Or, durant les années d'expérimentation le sous-bois a continué à se développer, de sorte que même les sondes installées hors de l'influence d'un arbuste ont probablement été influencées par la présence d'arbustes proches.

De plus, l'effet des arbustes sur les plantules a été étudié par corrélation avec le recouvrement arbustif (chapitre 3) ou par installation de plantules à proximité ou à distance d'arbustes (chapitre 4). On ne peut cependant pas exclure que la distribution des arbustes soit elle-même reliée à un autre facteur, par exemple à des sols plus riches.

La manipulation de la strate arbustive permettrait d'éclaircir ces deux aspects. Fin 2015, l'équipe d'Irstea a débroussaillé manuellement la moitié de chaque parcelle de St Mitre et réinstallé les sondes d'humidité du sol pour moitié sous l'influence d'arbustes, pour moitié hors de l'influence d'arbustes. Les résultats devraient permettre de mieux distinguer l'effet de la densité de la canopée et l'effet du sous-bois.

De même, la manipulation de la strate herbacée à Barbentane permettrait de clarifier l'impact de la facilitation indirecte et directe des arbustes sur l'installation des plantules de chêne.

VII.2 Approfondir l'effet de différentes espèces d'arbustes ?

Le chapitre 4 a montré un effet peu marqué de la présence d'arbustes en découvert. Cependant, cet effet est peut être plus important dans des conditions climatiques différentes. Même avec un effet faible, des différences entre espèces sont apparues, qui ne semblent pas liées à l'interception des ressources aériennes. L'analyse des sols sous les différentes espèces d'arbustes permettrait de mieux comprendre ces mécanismes. En effet, plusieurs études ont mis en avant un effet des arbustes en méditerranée qui passe par la modification de l'humidité du sol, mais aussi de la teneur en nutriments comme l'azote, le phosphore ou le potassium – ces deux derniers nutriments jouant notamment un rôle dans l'efficacité d'utilisation de l'eau (Pugnaire et al. 2004, Gómez-Aparicio et al. 2005b, 2008). En particulier, le ciste blanc est abondant en découvert comme en sous-bois et possède un système racinaire très différent du chêne kermès ainsi que des potentialités allélopathiques. Son étude plus détaillée en comparaison avec le chêne kermès serait donc intéressante.

VII.3 Comment rendre compte des processus allélopathiques en forêt méditerranéenne ?

Le chapitre 5 a montré une faible influence de la litière des principales espèces forestières sur l'installation de plantules de chêne. Des expérimentations de plus longue durée seraient probablement nécessaires pour observer un feedback de la modification du sol sur le chêne, mais il est cependant difficilement envisageable de maintenir des expérimentations en pépinière sur plus de 2 ans. Il serait intéressant de réaliser des expérimentations de manipulation de litière in situ pour étudier leur effet sur des plantules de chêne (Sayer 2005).

Il est intéressant de noter que les interactions allélopathiques sont très peu prises en compte dans les modèles théoriques concernant la variation des interactions entre plantes le long de gradients environnementaux. Pourtant, le stress environnemental a aussi un impact sur cette composante puisqu'il affecte non seulement la production de métabolites secondaires par les plantes sources mais aussi la sensibilité des plantes cibles aux allélochimiques, de sorte que les effets allélopathiques seraient plus marqués en conditions stressantes (Reigosa et al. 1999, Pedrol et al. 2006). À notre connaissance, ces hypothèses ont encore été peu testées. Cependant, cela pourrait aussi expliquer que les interactions chimiques via la litière aient été faibles en pots régulièrement arrosés. Analyser l'effet d'un arrosage limité sur l'effet de la litière – ou de macérats – permettrait de tester cette hypothèse.

Enfin, nous avons évoqué la possibilité d'interactions allélopathiques par des exsudats racinaires ou des pluviolessivats. La réalisation de macérats de feuilles et de racines à 10%, 5% ou 2.5% est souvent utilisée pour rendre compte de ces phénomènes. Or, on ne sait pas vraiment si ces macérations ont réellement une composition proche des pluviolessivats naturels. Une analyse chimique de pluviolessivats récoltés *in situ* serait intéressante à ce titre. Cela pose des difficultés méthodologiques, car la composition des pluviolessivats varie probablement le long de l'année et la réalisation d'analyse chimique nécessiterait une récupération et congélation des pluviolessivats immédiatement après un épisode pluvieux. Cela permettrait cependant d'obtenir une base de comparaison entre pluviolessivats et macérats qui fait défaut aujourd'hui. Concernant les exsudats racinaires, étant donné qu'ils sont activement sécrétés par les plantes vivantes, l'utilisation de macérats semble peu réaliste. Une option serait d'installer des plantules sous couvert d'un arbuste de ciste et à distance de l'arbuste, en manipulant les ressources par ombrière et arrosage pour s'assurer que les facteurs climatiques n'expliquent pas les différences observées. Ce type d'expérimentations pourrait être couplé avec l'approfondissement de l'effet du ciste par modification des ressources souterraines mentionné précédemment.

Enfin, l'impact de la stratégie des espèces cibles sur leur sensibilité aux allélochimiques pourrait être testé en examinant la réponse de différentes espèces herbacées et ligneuses, à différents SLA (traduisant la capacité de croissance), en réponse à un composé connu pour ses propriétés allélopathiques.

CONCLUSIONS

En milieu méditerranéen, la présence d'un couvert végétal arboré ou arbustif a des effets sur les facteurs environnementaux à la fois potentiellement **positifs** pour l'installation de plantules, par **atténuation des extrêmes** de température, irradiance et demande évaporative, mais aussi **négatifs** par **baisse des ressources** en eau et lumière. La compétition pour les ressources hydriques est renforcée par les adaptations morphologiques à la faible luminosité (faible allocation vers les racines, augmentation de la surface foliaire) qui sont peu compatibles avec la résistance à la sècheresse.

Ces deux types d'effet, positifs et négatifs, **augmentent avec la densité du couvert**, créant un gradient inverse de ressources - plus élevées en découvert - et de microclimat - plus favorable sous couvert.

La réponse des plantules à ce double gradient dépend de la **stratégie fonctionnelle des espèces cibles**. Les espèces sclérophylles sempervirentes possèdent des traits leur permettant d'être protégées contre les fortes irradiances, températures et demandes évaporatives qui prévalent en milieu ouvert. Le caractère sempervirent leur permet aussi de profiter de conditions favorables en-dehors de la saison de végétation, en particulier à l'automne après la sècheresse estivale. La performance de ces espèces suit donc le gradient de ressources : elle diminue avec la densité du couvert. Par contre, les espèces décidues à fort SLA ne possèdent pas les traits protecteurs des espèces sclérophylles et apparaissent plus sensibles à la photoinhibition. Un couvert modéré peut donc être bénéfique pour ces espèces qui dépendent plus d'un microclimat favorable pendant la saison de croissance. Par ailleurs ces espèces sont relativement tolérantes à l'ombre, le SLA étant relié à la capacité de capter la lumière. Cependant, lorsque le couvert est très dense le manque de ressources va à nouveau prendre le pas sur les effets bénéfiques, même pour les espèces décidues. L'installation des plantules suivra donc une courbe « en cloche » le long d'un gradient de couvert végétal, avec un optimum pour des couverts intermédiaires. Il faut cependant noter que ces résultats liés à la stratégie et aux traits des espèces cibles restent à tester sur une gamme d'espèces et de sites plus larges. Des stratégies intermédiaires, des climats plus extrêmes ou des différences marquées de sol sous couvert végétal peuvent donner lieu à d'autres patrons de réponse.

Les **arbustes de sous-bois** ont montré un effet faiblement compétitif sur des sols profonds et lors d'années humides à fortement facilitateur sur des sols superficiels. Même en milieu ouvert, dans des conditions relativement favorables - c'est-à-dire sur sols profonds et lors d'une année relativement humide - nos résultats montrent une **absence d'effet nurse** des arbustes de garrigue sur l'installation de chênes méditerranéens. Par contre, les différentes espèces d'arbustes ont montré une **hiérarchie compétitive**, le pin d'Alep et le ciste blanc étant plus compétitifs et l'ajonc de provence ayant un effet légèrement facilitateur. Les déterminants de cette hiérarchie ne sont pas liés à l'interception de lumière, mais peut être à la compétition racinaire ou à des interactions chimiques.

Globalement, les résultats expérimentaux de terrain présentés dans cette thèse sont concordants avec l'**Hypothèse de Gradient de Stress**: lors des années plus sèches, dans les sites avec des conditions climatiques ou édaphiques plus contraignantes, les interactions étaient moins compétitives voire facilitatives. En conséquence, l'optimum de couvert végétal semble **se déplacer vers des couverts plus denses lorsque les conditions deviennent plus stressantes** en milieu ouvert, et vers des couverts moins denses lorsque les conditions sont favorables, en cohérence avec les théories de Holmgren *et al.* (1997, 2012). En d'autres termes, l'effet tampon des extrêmes est plus important que la baisse des ressources lorsque les extrêmes sont plus élevés, et lorsque les espèces sont peu protégées contre les extrêmes.

Malgré de fortes teneurs en métabolites secondaires, la décomposition des litières des principales espèces arborées et arbustives de garrigue, pinède et chênaire n'affecte pas les plantules de chêne vert et pubescent au bout de 2 ans. Cette **absence d'effet allélopathique des litières** est probablement liée à une forte capacité des communautés microbiennes à détoxifier les allélochimiques. D'autres interactions chimiques peuvent cependant exister, notamment par exsudats racinaires.

En termes de **gestion forestière**, ces résultats plaident pour une éclaircie des peuplements très denses de pin d'Alep afin d'améliorer le niveau de ressources et notamment les ressources hydriques, qui peuvent bénéficier aux plantules de sous-bois mais aussi aux arbres restants. Cependant, dans l'optique de diversifier les peuplements de pin d'Alep, cette éclaircie ne devra pas être trop intense dans les conditions les plus stressantes et pour les espèces intolérantes au stress. Dans une première approche, une surface terrière de 15-20m²/ha semble permettre un compromis acceptable entre survie et croissance des plantules. Dans ces conditions, les feuillus secondaires à fort SLA (comme le frêne à fleur ou le sorbier domestique) peuvent présenter un fort potentiel de croissance pour diversifier les pinèdes. Les arbustes de sous-bois sont à conserver, surtout en conditions sèches, bien que dans des conditions plus favorables leur fort développement puisse à terme entraîner des effets compétitifs plus marqués. Enfin, en l'état actuel des connaissances aucune mesure de suppression de la litière ne semble nécessaire.

En définitive, le **milieu méditerranéen** étant marqué par une **forte hétérogénéité** topographique, édaphique et climatique (inter-sites mais aussi inter-annuelle), les interactions sont hautement variables et difficiles à prédire. Les stratégies de gestion favorisant une mosaïque d'habitats sont donc à privilégier.

Références

- Abrahamson, W.G. & Layne, J.N. (2003) Long-Term Patterns of Acorn Production for Five Oak Species in Xeric Florida Uplands. *Ecology*, **84**, 2476–2492.
- Acherar, M., Lepart, J. & Debussche, M. (1984) La colonisation des friches par le pin d'Alep (Pinus halepensis Miller) en Languedoc mediterraneen. *Acta oecologica : oecologia plantarum*.
- Acherar, M. & Rambal, S. (1992) Comparative water relations of four Mediterranean oak species. *Vegetatio*, **99–100**, 177–184.
- Adili, B., Aouni, M.H.E. & Balandier, P. (2013) Unravelling the influence of light, litter and understorey vegetation on Pinus pinea natural regeneration. *Forestry*, **86**, 297–304.
- Alías, J.C., Sosa, T., Escudero, J.C. & Chaves, N. (2006) Autotoxicity Against Germination and Seedling Emergence in Cistus ladanifer L. *Plant and Soil*, **282**, 327–332.
- Anthelme, F., Buendia, B., Mazoyer, C. & Dangles, O. (2012) Unexpected mechanisms sustain the stress gradient hypothesis in a tropical alpine environment. *Journal of Vegetation Science*, **23**, 62–72.
- Anthelme, F. & Michalet, R. (2009) Grass-to-tree facilitation in an arid grazed environment (Air Mountains, Sahara). *Basic and Applied Ecology*, **10**, 437–446.
- 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.
- Armas, C., Rodríguez-Echeverría, S. & Pugnaire, F.I. (2011) A field test of the stress-gradient hypothesis along an aridity gradient. *Journal of Vegetation Science*, **22**, 818–827.
- von Arx, G., Dobbertin, M. & Rebetez, M. (2012) Spatio-temporal effects of forest canopy on understory microclimate in a long-term experiment in Switzerland. *Agricultural and Forest Meteorology*, **166–167**, 144–155.
- von Arx, G., Graf Pannatier, E., Thimonier, A. & Rebetez, M. (2013) Microclimate in forests with varying leaf area index and soil moisture: potential implications for seedling establishment in a changing climate ed F. Gilliam. *Journal of Ecology*, **101**, 1201–1213.
- Aussenac, G. (2000) Interactions between forest stands and microclimate: ecophysiological aspects and consequences for silviculture. *Annals of Forest Science*, **57**, 287–301.
- Badano, E.I., Pérez, D. & Vergara, C.H. (2009) Love of Nurse Plants is Not Enough for Restoring Oak Forests in a Seasonally Dry Tropical Environment. *Restoration Ecology*, **17**, 571–576.
- Badano, E.I., Samour-Nieva, O.R. & Flores, J. (2011) Emulating nurse plants to restore oak forests. *Ecological Engineering*, **37**, 1244–1248.

- Balandier, P., Collet, C., Miller, J.H., Reynolds, P.E. & Zedaker, S.M. (2006) Designing forest vegetation management strategies based on the mechanisms and dynamics of crop tree competition by neighbouring vegetation. *Forestry*, **79**, 3–27.
- Baldocchi, D.D., Ma, S., Rambal, S., Misson, L., Ourcival, J.-M., Limousin, J.-M., Pereira, J. & Papale, D. (2010) On the differential advantages of evergreenness and deciduousness in mediterranean oak woodlands: a flux perspective. *Ecological Applications*, **20**, 1583–1597.
- Barbero, M., Bonin, G., Loisel, R. & Quézel, P. (1990) Changes and disturbances of forest ecosystems caused by human activities in the western part of the mediterranean basin. *Vegetatio*, **87**, 151–173.
- Bazzaz, F.A. (1979) The Physiological Ecology of Plant Succession. *Annual Review of Ecology and Systematics*, **10**, 351–371.
- Bellot, J., Maestre, F.T., Chirino, E., Hernández, N. & de Urbina, J.O. (2004) Afforestation with Pinus halepensis reduces native shrub performance in a Mediterranean semiarid area. *Acta Oecologica*, **25**, 7–15.
- Benavides, R., Escudero, A., Coll, L., Ferrandis, P., Gouriveau, F., Hódar, J.A., Ogaya, R., Rabasa, S.G., Granda, E., Santamaría, B.P., Martínez-Vilalta, J., Zamora, R., Espelta, J.M., Peñuelas, J. & Valladares, F. (2015) Survival vs. growth trade-off in early recruitment challenges global warming impacts on Mediterranean mountain trees. *Perspectives in Plant Ecology, Evolution and Systematics*, 17, 369–378.
- Bertness, M. & Callaway, R. (1994) Positive Interactions in Communities. *Trends in Ecology & Evolution*, **9**, 191–193.
- Blondel, J. (2006) The 'Design' of Mediterranean Landscapes: A Millennial Story of Humans and Ecological Systems during the Historic Period. *Human Ecology*, **34**, 713–729.
- Bonanomi, G., Incerti, G., Barile, E., Capodilupo, M., Antignani, V., Mingo, A., Lanzotti, V., Scala, F. & Mazzoleni, S. (2011) Phytotoxicity, not nitrogen immobilization, explains plant litter inhibitory effects: evidence from solid-state 13C NMR spectroscopy. *New Phytologist*, **191**, 1018–1030.
- Bonanomi, G., Incerti, G. & Mazzoleni, S. (2011) Assessing occurrence, specificity, and mechanisms of plant facilitation in terrestrial ecosystems. *Plant Ecology*, **212**, 1777–1790.
- Bourdenet, P. (1996) Etude de la régénération naturelle du chêne pubescent à partir d'un taillis simple. *Forêt Méditerranéenne*, **XVII**, 169–174.
- Brearley, F.Q., Press, M.C. & Scholes, J.D. (2003) Nutrients obtained from leaf litter can improve the growth of dipterocarp seedlings. *New Phytologist*, **160**, 101–110.
- Bréda, N., Granier, A. & Aussenac, G. (1995) Effects of thinning on soil and tree water relations, transpiration and growth in an oak forest (Quercus petraea (Matt.) Liebl.). *Tree Physiology*, **15**, 295–306.
- Broncano, M.J., Riba, M. & Retana, J. (1998) Seed germination and seedling performance of two Mediterranean tree species, holm oak (shape Quercus ilex L.) and Aleppo pine (shape Pinus halepensis Mill.): a multifactor experimental approach. *Plant Ecology*, **138**, 17–26.

- Brooker, R.W. (2006) Plant-plant interactions and environmental change. *New Phytologist*, **171**, 271–284
- 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.
- Bruno, J.F., Stachowicz, J.J. & Bertness, M.D. (2003) Inclusion of facilitation into ecological theory. *Trends in Ecology & Evolution*, **18**, 119–125.
- Butterfield, B.J., Bradford, J.B., Armas, C., Prieto, I. & Pugnaire, F.I. (2016) Does the stress-gradient hypothesis hold water? Disentangling spatial and temporal variation in plant effects on soil moisture in dryland systems. *Functional Ecology*, **30**, 10–19.
- Butterfield, B.J. & Callaway, R.M. (2013) A functional comparative approach to facilitation and its context dependence. *Functional Ecology*, **27**, 907–917.
- Cáceres, M.D., Martínez-Vilalta, J., Coll, L., Llorens, P., Casals, P., Poyatos, R., Pausas, J.G. & Brotons, L. (2015) Coupling a water balance model with forest inventory data to predict drought stress: the role of forest structural changes vs. climate changes. *Agricultural and Forest Meteorology*, **213**, 77–90.
- Caffarra, A. & Donnelly, A. (2010) The ecological significance of phenology in four different tree species: effects of light and temperature on bud burst. *International Journal of Biometeorology*, **55**, 711–721.
- Caldeira, M.C., Ibáñez, I., Nogueira, C., Bugalho, M.N., Lecomte, X., Moreira, A. & Pereira, J.S. (2014) Direct and indirect effects of tree canopy facilitation in the recruitment of Mediterranean oaks. *Journal of Applied Ecology*, **51**, 349–358.
- Callaway, R.M. (1992) Effect of Shrubs on Recruitment of Quercus Douglasii and Quercus Lobata in California. *Ecology*, **73**, 2118–2128.
- Callaway, R.M. (1995) Positive interactions among plants. *The Botanical Review*, **61**, 306–349.
- Callaway, R.M. (1998) Are Positive Interactions Species-Specific? Oikos, 82, 202–207.
- Callaway, R.M., Brooker, R.W., Choler, P., Kikvidze, Z., Lortie, C.J., Michalet, R., Paolini, L., Pugnaire, F.I., Newingham, B., Aschehoug, E.T., Armas, C., Kikodze, D. & Cook, B.J. (2002) Positive interactions among alpine plants increase with stress. *Nature*, **417**, 844–848.
- Callaway, R.M. & Walker, L.R. (1997) Competition and facilitation: a synthetic approach to interactions in plant communities. *Ecology*, **78**, 1958–1965.
- Canham, C.D., Finzi, A.C., Pacala, S.W. & Burbank, D.H. (1994) Causes and consequences of resource heterogeneity in forests: interspecific variation in light transmission by canopy trees. *Canadian Journal of Forest Research*, **24**, 337–349.
- Casper, B.B. & Jackson, R.B. (1997) Plant Competition Underground. *Annual Review of Ecology and Systematics*, **28**, 545–570.
- 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**, 352–358.

- Cavallero, L., Raffaele, E. & Aizen, M.A. (2013) Birds as mediators of passive restoration during early post-fire recovery. *Biological Conservation*, **158**, 342–350.
- Cavard, X., Macdonald, S.E., Bergeron, Y. & Chen, H.Y.H. (2011) Importance of mixedwoods for biodiversity conservation: Evidence for understory plants, songbirds, soil fauna, and ectomycorrhizae in northern forests. *Environmental Reviews*, **19**, 142–161.
- Cebrian, J. (1999) Patterns in the Fate of Production in Plant Communities. *The American Naturalist*, **154**, 449–468.
- Chirino, E., Bonet, A., Bellot, J. & Sánchez, J.R. (2006) Effects of 30-year-old Aleppo pine plantations on runoff, soil erosion, and plant diversity in a semi-arid landscape in south eastern Spain. *CATENA*, **65**, 19–29.
- Choler, P., Michalet, R. & Callaway, R.M. (2001) Facilitation and Competition on Gradients in Alpine Plant Communities. *Ecology*, **82**, 3295–3308.
- Chomel, M., Guittonny-Larchevêque, M., Fernandez, C., Gallet, C., DesRochers, A., Paré, D., Jackson, B.G. & Baldy, V. (2016) Plant secondary metabolites: a key driver of litter decomposition and soil nutrient cycling. *Journal of Ecology*, n/a-n/a.
- Cipollini, D., Rigsby, C.M. & Barto, E.K. (2012) Microbes as Targets and Mediators of Allelopathy in Plants. *Journal of Chemical Ecology*, **38**, 714–727.
- 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.
- Clark, D.L., Wilson, M., Roberts, R., Dunwiddie, P.W., Stanley, A. & Kaye, T.N. (2012) Plant traits a tool for restoration? ed J. Ohmann. *Applied Vegetation Science*, **15**, 449–458.
- Clements, F.E. (1916) *Plant Succession: An Analysis of the Development of Vegetation*, Carnegie Institution o. Washington.
- Coll, L., Balandier, P., Picon-Cochard, C., Pr vosto, 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.
- Connell, J.H. & Slatyer, R.O. (1977) Mechanisms of succession in natural communities and their role in community stability and organization. *American naturalist*, 1119–1144.
- Cortina, J., Amat, B., Castillo, V., Fuentes, D., Maestre, F.T., Padilla, F.M. & Rojo, L. (2011) The restoration of vegetation cover in the semi-arid Iberian southeast. *Journal of Arid Environments*, **75**, 1377–1384.
- Craine, J.M. & Dybzinski, R. (2013) Mechanisms of plant competition for nutrients, water and light ed D. Robinson. *Functional Ecology*, **27**, 833–840.
- D'Amato, A.W., Bradford, J.B., Fraver, S. & Palik, B.J. (2013) Effects of thinning on drought vulnerability and climate response in north temperate forest ecosystems. *Ecological Applications*, **23**, 1735–1742.

- Daskalakou, E. & Thanos, C. (1996) Aleppo Pine (Pinus Halepensis) Postfire Regeneration: the Role of Canopy and Soil Seed Banks. *International Journal of Wildland Fire*, **6**, 59–66.
- David, T.S., Henriques, M.O., Kurz-Besson, C., Nunes, J., Valente, F., Vaz, M., Pereira, J.S., Siegwolf, R., Chaves, M.M., Gazarini, L.C. & David, J.S. (2007) Water-use strategies in two co-occurring Mediterranean evergreen oaks: surviving the summer drought. *Tree Physiology*, **27**, 793–803.
- de Dios García, J., Pardos, M. & Calama, R. (2015) Interannual variability in competitive effects in mixed and monospecific forests of Mediterranean stone pine. *Forest Ecology and Management*, **358**, 230–239.
- Doak, D.F. & Morris, W.F. (2010) Demographic compensation and tipping points in climate-induced range shifts. *Nature*, **467**, 959–962.
- Duponnois, R., Ouahmane, L., Kane, A., Thioulouse, J., Hafidi, M., Boumezzough, A., Prin, Y., Baudoin, E., Galiana, A. & Dreyfus, B. (2011) Nurse shrubs increased the early growth of Cupressus seedlings by enhancing belowground mutualism and soil microbial activity. *Soil Biology & Biochemistry*, **43**, 2160–2168.
- Elmqvist, T., Folke, C., Nyström, M., Peterson, G., Bengtsson, J., Walker, B. & Norberg, J. (2003) Response diversity, ecosystem change, and resilience. *Frontiers in Ecology and the Environment*, 1, 488–494.
- Espelta, J.M., Riba, M. & Javier, R. (1995) Patterns of seedling recruitment in West-Mediterranean Quercus ilex forest influenced by canopy development. *Journal of Vegetation Science*, **6**, 465–472.
- Facelli, J.M. & Pickett, S.T.A. (1991) Plant litter: Its dynamics and effects on plant community structure. *The Botanical Review*, **57**, 1–32.
- FAO. (2013) State of Mediterranean Forests 2013. FAO, [Rome].
- Fernandez, C., Monnier, Y., Santonja, M., Gallet, C., Weston, L.A., Prévosto, B., Saunier, A., Baldy, V. & Bousquet-Mélou, A. (2016) The Impact of Competition and Allelopathy on the Trade-Off between Plant Defense and Growth in Two Contrasting Tree Species. *Frontiers in Plant Science*, 7.
- Fernandez, C., Santonja, M., Gros, R., Monnier, Y., Chomel, M., Baldy, V. & Bousquet-Mélou, A. (2013) Allelochemicals of Pinus halepensis as Drivers of Biodiversity in Mediterranean Open Mosaic Habitats During the Colonization Stage of Secondary Succession. *Journal of Chemical Ecology*, **39**, 298–311.
- Fernandez, C., Voiriot, S., Mévy, J.-P., Vila, B., Ormeño, 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.
- Fischer, N.H., Williamson, G.B., Weidenhamer, J.D. & Richardson, D.R. (1994) In search of allelopathy in the Florida scrub: the role of terpenoids. *Journal of Chemical Ecology*, **20**, 1355–1380.
- Fitter, A. (2003) Making Allelopathy Respectable. Science, 301, 1337–1338.

- Flores, J. & Jurado, E. (2003) Are nurse-protégé interactions more common among plants from arid environments? *Journal of Vegetation Science*, **14**, 911.
- Franklin, K.A. (2008) Shade avoidance. New Phytologist, 179, 930-944.
- Fuerst, E.P. & Putnam, A.R. (1983) Separating the competitive and allelopathic components of interference. *Journal of Chemical Ecology*, **9**, 937–944.
- Gachet, S., Véla, E. & Tatoni, T. (2005) BASECO: a floristic and ecological database of Mediterranean French flora. *Biodiversity & Conservation*, **14**, 1023–1034.
- Gaudio, N. (2010) Interactions pour la lumière entre les arbres adultes, les jeunes arbres et la végétation du sous-bois au sein d'un écosystème forestier : application à la régénération du pin sylvestre en peuplement mélangé chêne sessile pin sylvestre. phdthesis, Université d'Orléans.
- Gaudio, N., Balandier, P., Philippe, G., Dumas, Y., Jean, F. & Ginisty, C. (2010) Light-mediated influence of three understorey species (Calluna vulgaris, Pteridium aquilinum, Molinia caerulea) on the growth of Pinus sylvestris seedlings. *European Journal of Forest Research*, **130**, 77–89.
- Givnish, T. (1988) Adaptation to Sun and Shade: a Whole-Plant Perspective. *Functional Plant Biology*, **15**, 63–92.
- Goldberg, D.E. (1990) Components of Resource Competition in Plant Communities. *Perspectives on Plant Competition*, Academic Press, Inc., pp. 27–49. Grace & Tilman, San Diego, California.
- Gómez, J.M. (2003) Spatial patterns in long-distance dispersal of Quercus ilex acorns by jays in a heterogeneous landscape. *Ecography*, **26**, 573–584.
- Gómez, J.M., Puerta-Piñero, C. & Schupp, E.W. (2008) Effectiveness of rodents as local seed dispersers of Holm oaks. *Oecologia*, **155**, 529–537.
- Gómez-Aparicio, L. (2009) The role of plant interactions in the restoration of degraded ecosystems: a meta-analysis across life-forms and ecosystems. *Journal of Ecology*, **97**, 1202–1214.
- Gómez-Aparicio, L., Gómez, J.M., Zamora, R. & Boettinger, J.L. (2005a) Canopy vs. soil effects of shrubs facilitating tree seedlings in Mediterranean montane ecosystems. *Journal of Vegetation Science*, **16**, 191–198.
- Gómez-Aparicio, L., Pérez-Ramos, I.M., Mendoza, I., Matías, L., Quero, J.L., Castro, J., Zamora, R. & Marañón, T. (2008) Oak seedling survival and growth along resource gradients in Mediterranean forests: implications for regeneration in current and future environmental scenarios. *Oikos*, **117**, 1683–1699.
- Gómez-Aparicio, L., Valladares, F. & Zamora, R. (2006) Differential light responses of Mediterranean tree saplings: linking ecophysiology with regeneration niche in four co-occurring species. *Tree Physiology*, **26**, 947–958.
- Gómez-Aparicio, L., Valladares, F., Zamora, R. & Luis Quero, J. (2005b) Response of tree seedlings to the abiotic heterogeneity generated by nurse shrubs: an experimental approach at different scales. *Ecography*, **28**, 757–768.

- Gómez-Aparicio, L., Zamora, R., Gómez, J.M., Hódar, J.A., Castro, J. & Baraza, E. (2004) Applying plant facilitation to forest restoration: a meta-analysis of the use of shrubs as nurse plants. *Ecological Applications*, **14**, 1128–1138.
- Gómez-Aparicio, L., Zavala, M.A., Bonet, F.J. & Zamora, R. (2009) Are pine plantations valid tools for restoring Mediterranean forests? An assessment along abiotic and biotic gradients. *Ecological Applications*, **19**, 2124–2141.
- Granados, M.E., Vilagrosa, A., Chirino, E. & Vallejo, V.R. (2016) Reforestation with resprouter species to increase diversity and resilience in Mediterranean pine forests. *Forest Ecology and Management*, **362**, 231–240.
- Granier, A., Bréda, N., Biron, P. & Villette, S. (1999) A lumped water balance model to evaluate duration and intensity of drought constraints in forest stands. *Ecological Modelling*, **116**, 269–283.
- Green, P.T., Harms, K.E. & Connell, J.H. (2014) Nonrandom, diversifying processes are disproportionately strong in the smallest size classes of a tropical forest. *Proceedings of the National Academy of Sciences*, 201321892.
- Grime, J.P. (1977) Evidence for the existence of three primary strategies in plants and its relevance to ecological and evolutionary theory. *American naturalist*, 1169–1194.
- Grossiord, C., Granier, A., Ratcliffe, S., Bouriaud, O., Bruelheide, H., Chećko, E., Forrester, D.I., Dawud, S.M., Finér, L., Pollastrini, M., Scherer-Lorenzen, M., Valladares, F., Bonal, D. & Gessler, A. (2014) Tree diversity does not always improve resistance of forest ecosystems to drought. *Proceedings of the National Academy of Sciences*, **111**, 14812–14815.
- Grubb, P.J. (1977) The maintenance of species-richness in plant communities: the importance of the regeneration niche. *Biological reviews*, **52**, 107–145.
- Guyot, V., Castagneyrol, B., Vialatte, A., Deconchat, M., Selvi, F., Bussotti, F. & Jactel, H. (2015) Tree Diversity Limits the Impact of an Invasive Forest Pest. *PLoS ONE*, **10**, e0136469.
- Hartmann, T. (2007) From waste products to ecochemicals: Fifty years research of plant secondary metabolism. *Phytochemistry*, **68**, 2831–2846.
- He, Q., Bertness, M.D. & Altieri, A.H. (2013) Global shifts towards positive species interactions with increasing environmental stress. *Ecology Letters*, **16**, 695–706.
- Holmgren, M., Gómez-Aparicio, L., Quero, J.L. & Valladares, F. (2012) Non-linear effects of drought under shade: reconciling physiological and ecological models in plant communities. *Oecologia*, **169**, 293–305.
- Holmgren, M. & Scheffer, M. (2010) Strong facilitation in mild environments: the stress gradient hypothesis revisited. *Journal of Ecology*, **98**, 1269–1275.
- Holmgren, M., Scheffer, M. & Huston, M.A. (1997) The Interplay of Facilitation and Competition in Plant Communities. *Ecology*, **78**, 1966.
- Houle, G. (1995) Seed dispersal and seedling recruitment: The missing link(s). *Écoscience*, **2**, 238–244.

- Houter, N.C. & Pons, T.L. (2005) Gap size effects on photoinhibition in understorey saplings in tropical rainforest. *Plant Ecology*, **179**, 43–51.
- Inderjit. (2005) Soil Microorganisms: An Important Determinant of Allelopathic Activity. *Plant and Soil*, **274**, 227–236.
- Inderjit & Callaway, R.M. (2003) Experimental designs for the study of allelopathy. *Plant and soil*, **256**, 1–11.
- Inderjit, N.A. & Duke, S.O. (2003) Ecophysiological aspects of allelopathy. *Planta*, 217, 529–539.
- Inderjit & Weiner, J. (2001) Plant allelochemical interference or soil chemical ecology? *Perspectives in Plant Ecology, Evolution and Systematics*, **4**, 3–12.
- Jactel, H. & Brockerhoff, E.G. (2007) Tree diversity reduces herbivory by forest insects. *Ecology Letters*, **10**, 835–848.
- Jiménez, M.N. & Navarro, F.B. (2016) Thinning effects on litterfall remaining after 8 years and improved stand resilience in Aleppo pine afforestation (SE Spain). *Journal of Environmental Management*, **169**, 174–183.
- Joffre, R. & Rambal, S. (1988) Soil water improvement by trees in the rangelands of southern Spain. *Acta Oecologica*, **9**, 405–422.
- Jönsson, A.M., Lagergren, F. & Smith, B. (2013) Forest management facing climate change an ecosystem model analysis of adaptation strategies. *Mitigation and Adaptation Strategies for Global Change*, **20**, 201–220.
- Kawai, T. & Tokeshi, M. (2007) Testing the facilitation—competition paradigm under the stress-gradient hypothesis: decoupling multiple stress factors. *Proceedings of the Royal Society B: Biological Sciences*, **274**, 2503–2508.
- Keeley, J.E. (1986) Resilience of mediterranean shrub communities to fires. *Resilience in mediterranean-type ecosystems* Tasks for vegetation science., Dr W. Junk publishers, pp. 95–112. Delll B., Hopkins A.J.M, Lamont B.B., Dordrecht.
- Kikuzawa, K. (1995) Leaf Phenology as an Optimal Strategy for Carbon Gain in Plants. *Canadian Journal of Botany-Revue Canadienne De Botanique*, **73**, 158–163.
- Kitajima, K. (1994) Relative importance of photosynthetic traits and allocation patterns as correlates of seedling shade tolerance of 13 tropical trees. *Oecologia*, **98**, 419–428.
- Kitajima, K. (2007) Seed and Seedling Ecology. *Functional Plant Ecology*, 2d edition, p. 549:580. Francisco Pugnaire and Fernando Valladares, Boca Raton.
- Kobe, R.K., Pacala, S.W., Silander, J.A. & Canham, C.D. (1995) Juvenile Tree Survivorship as a Component of Shade Tolerance. *Ecological Applications*, **5**, 517–532.
- Kozlowski, T.T. & Pallardy, S.G. (2002) Acclimation and adaptive responses of woody plants to environmental stresses. *The Botanical Review*, **68**, 270–334.
- 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.

- Leiva, M.J., Mancilla-Leyton, J.M. & MartínVicente, Á. (2015) Differences in the facilitative ability of two Mediterranean shrubs on holm-oak seedling recruitment in Mediterranean savannaforest ecosystems. *Ecological Engineering*, **82**, 349–354.
- Leverkus, A.B., Castro, J., Puerta-Piñero, C. & Rey Benayas, J.M. (2013) Suitability of the management of habitat complexity, acorn burial depth, and a chemical repellent for post-fire reforestation of oaks. *Ecological Engineering*, **53**, 15–22.
- Levine, J.M. (1999) Indirect Facilitation: Evidence and Predictions from a Riparian Community. *Ecology*, **80**, 1762–1769.
- Li, J.Q. & Romane, F.J. (1997) Effects of germination inhibition on the dynamics of Quercus ilex stands. *Journal of Vegetation Science*, **8**, 287–294.
- Liancourt, P., Callaway, R.M. & Michalet, R. (2005) Stress Tolerance and Competitive-Response Ability Determine the Outcome of Biotic Interactions. *Ecology*, **86**, 1611–1618.
- Lindner, M., Fitzgerald, J.B., Zimmermann, N.E., Reyer, C., Delzon, S., van der Maaten, E., Schelhaas, M.-J., Lasch, P., Eggers, J., van der Maaten-Theunissen, M., Suckow, F., Psomas, A., Poulter, B. & Hanewinkel, M. (2014) Climate change and European forests: What do we know, what are the uncertainties, and what are the implications for forest management? *Journal of Environmental Management*, **146**, 69–83.
- Lindner, M., Garcia-Gonzalo, J., Kolström, M., Green, T., Reguera, R., Maroschek, M., Seidl, R., Lexer, M.J., Netherer, S., Schopf, A., Kremer, A., Delzon, S., Barbati, A., Marchetti, M. & Corona, P. (2008) *Impacts of Climate Change on European Forests and Options for Adaptation*. Reoprt to the European Commission Directorate-General for Agriculture and Rural Development.
- Lindner, M., Maroschek, M., Netherer, S., Kremer, A., Barbati, A., Garcia-Gonzalo, J., Seidl, R., Delzon, S., Corona, P., Kolström, M., Lexer, M.J. & Marchetti, M. (2010) Climate change impacts, adaptive capacity, and vulnerability of European forest ecosystems. *Forest Ecology and Management*, **259**, 698–709.
- 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.
- Lopez-Iglesias, B., Villar, R. & Poorter, L. (2014) Functional traits predict drought performance and distribution of Mediterranean woody species. *Acta Oecologica*, **56**, 10–18.
- Lopez-Lopez, J.D., Mendez Gonzalez, J., Najera-Luna, J.A., Cerano-Paredes, J., Flores-Flores, J.D. & Najera-Castro, J.A. (2013) Litterfall production in Pinus halepensis Mill. and Pinus cembroides Zucc. and its relationship with some climatic factors. *Agrociencia*, **47**, 497–510.
- Loreau, M. (2000) Biodiversity and ecosystem functioning: recent theoretical advances. *Oikos*, **91**, 3–17.
- Lorimer, C.G., Chapman, J.W. & Lambert, W.D. (1994) Tall Understorey Vegetation as a Factor in the Poor Development of Oak Seedlings Beneath Mature Stands. *Journal of Ecology*, **82**, 227–237.

- Lortie, C.J., Brooker, R.W., Choler, P., Kikvidze, Z., Michalet, R., Pugnaire, F.I. & Callaway, R.M. (2004) Rethinking plant community theory. *Oikos*, **107**, 433–438.
- Lortie, C.J. & Callaway, R.M. (2006) Re-analysis of meta-analysis: support for the stress-gradient hypothesis. *Journal of Ecology*, **94**, 7–16.
- Madrigal-González, J., García-Rodríguez, J.A. & Zavala, M.A. (2014) Shrub encroachment shifts the bioclimatic limit between marcescent and sclerophyllous oaks along an elevation gradient in west-central Spain. *Journal of Vegetation Science*, **25**, 514–524.
- Maestre, F.T., Callaway, R.M., Valladares, F. & Lortie, C.J. (2009) Refining the stress-gradient hypothesis for competition and facilitation in plant communities. *Journal of Ecology*, **97**, 199–205.
- Maestre, F.T. & Cortina, J. (2004a) Do positive interactions increase with abiotic stress? A test from a semi-arid steppe. *Proceedings of the Royal Society B: Biological Sciences*, **271**, S331–S333.
- Maestre, F.T. & Cortina, J. (2004b) Are Pinus halepensis plantations useful as a restoration tool in semiarid Mediterranean areas? *Forest Ecology and Management*, **198**, 303–317.
- Maestre, F.T., Cortina, J. & Bautista, S. (2004) Mechanisms underlying the interaction between Pinus halepensis and the native late-successional shrub Pistacia lentiscus in a semi-arid plantation. *Ecography*, **27**, 776–786.
- Maestre, F.T., Cortina, J., Bautista, S. & Bellot, J. (2003) Does Pinus halepensis facilitate the establishment of shrubs in Mediterranean semi-arid afforestations? *Forest Ecology and Management*, **176**, 147–160.
- Maestre, F.T., Valladares, F. & Reynolds, J.F. (2005) Is the change of plant-plant interactions with abiotic stress predictable? A meta-analysis of field results in arid environments. *Journal of Ecology*, **93**, 748–757.
- Maestre, F.T., Valladares, F. & Reynolds, J.F. (2006) The stress-gradient hypothesis does not fit all relationships between plant–plant interactions and abiotic stress: further insights from arid environments. *Journal of Ecology*, **94**, 17–22.
- Marañón, T., Zamora, R., Villar, R., Zavala, M.A., Quero, J.L., Pérez-Ramos, I.M., Mendoza, I. & Castro, J. (2004) Regeneration of tree species and restoration under contrasted Mediterranean habitats: field and glasshouse experiments. *International Journal of Ecology and Environmental Sciences*, **30**, 187–196.
- Markesteijn, L. & Poorter, L. (2009) Seedling root morphology and biomass allocation of 62 tropical tree species in relation to drought- and shade-tolerance. *Journal of Ecology*, **97**, 311–325.
- Martín-Alcón, S., Coll, L. & Ameztegui, A. (2016) Diversifying sub-Mediterranean pinewoods with oak species in a context of assisted migration: responses to local climate and light environment. *Applied Vegetation Science*, **19**, 254–266.
- Martín-Alcón, S., Coll, L. & Salekin, S. (2015) Stand-level drivers of tree-species diversification in Mediterranean pine forests after abandonment of traditional practices. *Forest Ecology and Management*, **353**, 107–117.

- Martínez-Vilalta, J., López, B.C., Loepfe, L. & Lloret, F. (2011) Stand- and tree-level determinants of the drought response of Scots pine radial growth. *Oecologia*, **168**, 877–888.
- Matías, L., Zamora, R. & Castro, J. (2011) Repercussions of Simulated Climate Change on the Diversity of Woody-Recruit Bank in a Mediterranean-type Ecosystem. *Ecosystems*, **14**, 672–682.
- Mediavilla, S. & Escudero, A. (2003) Mature trees versus seedlings: Differences in leaf traits and gas exchange patterns in three co-occurring Mediterranean oaks. *Annals of Forest Science*, **60**, 6.
- Mediavilla, S. & Escudero, A. (2010) Differences in biomass allocation patterns between saplings of two co-occurring Mediterranean oaks as reflecting different strategies in the use of light and water. *European Journal of Forest Research*, **129**, 697–706.
- Mendoza, I., Zamora, R. & Castro, J. (2009) A seeding experiment for testing tree-community recruitment under variable environments: Implications for forest regeneration and conservation in Mediterranean habitats. *Biological Conservation*, **142**, 1491–1499.
- 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.
- Michalet, R. (2007) Highlighting the multiple drivers of change in interactions along stress gradients. *New Phytologist*, **173**, 3–6.
- Michalet, R., Brooker, R.W., Cavieres, L.A., Kikvidze, Z., Lortie, C.J., Pugnaire, F.I., Valiente-Banuet, A. & Callaway, R.M. (2006) Do biotic interactions shape both sides of the humped-back model of species richness in plant communities? *Ecology Letters*, **9**, 767–773.
- Michalet, R., Le Bagousse-Pinguet, Y., Maalouf, J.-P. & Lortie, C.J. (2014) Two alternatives to the stress-gradient hypothesis at the edge of life: the collapse of facilitation and the switch from facilitation to competition. *Journal of Vegetation Science*, **25**, 609–613.
- Michalet, R. & Pugnaire, F.I. (2016) Facilitation in communities: underlying mechanisms, community and ecosystem implications. *Functional Ecology*, **30**, 3–9.
- Miglioretti, F. (1987) Ecologie et Dendrométrie Des Peuplements Purs et Mélanges de Chêne Vert (Quercus Ilex L.) et Chêne Pubescent (Quercus Pubescens WILLD.) En Provence: Bases Méthodologiques, Modèles de Croissance et Reproduction (Application À La Forêt de La Gardiole de Rians, Var). Aix-Marseille 3.
- Miriti, M.N. (2006) Ontogenetic shift from facilitation to competition in a desert shrub. *Journal of Ecology*, **94**, 973–979.
- Mod, H.K., le Roux, P.C. & Luoto, M. (2014) Outcomes of biotic interactions are dependent on multiple environmental variables. *Journal of Vegetation Science*, **25**, 1024–1032.
- Mölder, I. & Leuschner, C. (2014) European beech grows better and is less drought sensitive in mixed than in pure stands: tree neighbourhood effects on radial increment. *Trees*, **28**, 777–792.
- Molina, A.J. & del Campo, A.D. (2012) The effects of experimental thinning on throughfall and stemflow: A contribution towards hydrology-oriented silviculture in Aleppo pine plantations. *Forest Ecology and Management*, **269**, 206–213.

- Monnier, Y. (2011) Stratégies D'acclimatation À L'ombre et Rôle Des Interactions Plantes-Plantes Dans La Dynamique Pin-Chêne En Milieu Méditerranéen. Aix-Marseille I.
- Monnier, Y., Prévosto, B., Ripert, C., Corbani, A.C. & Fernandez, C. (2012) Forest microhabitats differentially influence seedling phenology of two co-existing Mediterranean oak species. *Journal of Vegetation Science*, **23**, 260–270.
- Mori, A.S. (2016) Resilience in the Studies of Biodiversity–Ecosystem Functioning. *Trends in Ecology & Evolution*, **31**, 87–89.
- Muhamed, H., Touzard, B., Le Bagousse-Pinguet, Y. & Michalet, R. (2013) The role of biotic interactions for the early establishment of oak seedlings in coastal dune forest communities. *Forest Ecology and Management*, **297**, 67–74.
- Navarro, F.B., Romero-Freire, A., Del Castillo, T., Foronda, A., Jimenez, M.N., Ripoll, M.A., Sanchez-Miranda, A., Huntsinger, L. & Fernandez-Ondono, E. (2013) Effects of thinning on litterfall were found after years in a Pinus halepensis afforestation area at tree and stand levels. *Forest Ecology and Management*, **289**, 354–362.
- Ne'eman, G., Goubitz, S. & Nathan, R. (2004) Reproductive traits of Pinus halepensis in the light of fire a critical review. *Plant Ecology*, **171**, 69–79.
- Niering, W.A., Whittaker, R.H. & Lowe, C.H. (1963) The Saguaro: A Population in Relation to Environment. *Science*, **142**, 15–23.
- Niinemets, Ü. (2010) Responses of forest trees to single and multiple environmental stresses from seedlings to mature plants: Past stress history, stress interactions, tolerance and acclimation. *Forest Ecology and Management*, **260**, 1623–1639.
- Niinemets, Ü. & Valladares, F. (2006) Tolerance to Shade, Drought, and Waterlogging of Temperate Northern Hemisphere Trees and Shrubs. *Ecological Monographs*, **76**, 521–547.
- Nilsson, M. (1994) Separation of Allelopathy and Resource Competition by the Boreal Dwarf Shrub Empetrum-Hermaphroditum Hagerup. *Oecologia*, **98**, 1–7.
- Ortuño, F. (1990) El plan para la repoblación forestal de España del año 1939. Análisis y comentarios. *Ecología*, **Fuera de Serie 1**, 373–392.
- Pacala, S.W., Canham, C.D., Saponara, J., Jr., J.A.S., Kobe, R.K. & Ribbens, E. (1996) Forest Models Defined by Field Measurements: Estimation, Error Analysis and Dynamics. *Ecological Monographs*, **66**, 1–43.
- Padilla, F.M. & Pugnaire, F.I. (2007) Rooting depth and soil moisture control Mediterranean woody seedling survival during drought. *Functional Ecology*, **21**, 489–495.
- Pages, J.-P. & Michalet, R. (2006) Contrasted responses of two understorey species to direct and indirect effects of a canopy gap. *Plant Ecology*, **187**, 179–187.
- Paquette, A., Bouchard, A. & Cogliastro, A. (2006) Survival and Growth of Under-Planted Trees: A Meta-Analysis across Four Biomes. *Ecological Applications*, **16**, 1575–1589.
- Pausas, J.G., Bladé, C., Valdecantos, A., Seva, J.P., Fuentes, D., Alloza, J.A., Vilagrosa, A., Bautista, S., Cortina, J. & Vallejo, R. (2004) Pines and oaks in the restoration of Mediterranean

- landscapes of Spain: new perspectives for an old practice—a review. *Plant Ecology*, **171**, 209–220.
- Pausas, J.G., Llovet, J., Rodrigo, A. & Vallejo, R. (2008) Are wildfires a disaster in the Mediterranean basin? A review. *International Journal of Wildland Fire*, **17**, 713–723.
- Pausas, J.G., Marañón, T., Caldeira, M. & Pons, J. (2009) Natural regeneration. *Cork oak woodlands on the edge. Ecology, adaptive management, and restoration.*, Society for Ecological Restoration International, Island Press, pp. 115–124. James Aronson, João S. Pereira, Juli G. Pausas, Washington DC.
- Pausas, J.G. & Vallejo, V.R. (1999) The role of fire in European Mediterranean ecosystems. *Remote sensing of large wildfires*, pp. 3–16. Springer.
- Pautasso, M., Holdenrieder, O. & Stenlid, J. (2005) Susceptibility to Fungal Pathogens of Forests Differing in Tree Diversity. *Forest Diversity and Function* Ecological Studies. (eds D.M. Scherer-Lorenzen, P.D.C. Körner, & P.D.E.-D. Schulze), pp. 263–289. Springer Berlin Heidelberg.
- Peano, S. 2011. Etude des potentialités allélopathiques de Cotinus ciggygria conséquences sur la biodiversité de la chênaie pubescente. Mémoire de Master, Université Aix-Marseille, 57p.
- Pedrol, N., González, L. & Reigosa, M.J. (2006) Allelopathy and abiotic stress. *Allelopathy: a physiological process with ecological implications* (eds M.J. Reigosa, N. Pedrol, & L. González), pp. 171–209. Springer, Dordrecht, Netherlands.
- Perea, R. & Gil, L. (2014) Shrubs facilitating seedling performance in ungulate-dominated systems: biotic versus abiotic mechanisms of plant facilitation. *European Journal of Forest Research*, **133**, 525–534.
- Pérez-Harguindeguy, N., Díaz, S., Garnier, E., Lavorel, S., Poorter, H., Jaureguiberry, P., Bret-Harte, M.S., Cornwell, W.K., Craine, J.M., Gurvich, D.E., Urcelay, C., Veneklaas, E.J., Reich, P.B., Poorter, L., Wright, I.J., Ray, P., Enrico, L., Pausas, J.G., de Vos, A.C., Buchmann, N., Funes, G., Quétier, F., Hodgson, J.G., Thompson, K., Morgan, H.D., ter Steege, H., van der Heijden, M.G.A., Sack, L., Blonder, B., Poschlod, P., Vaieretti, M.V., Conti, G., Staver, A.C., Aquino, S. & Cornelissen, J.H.C. (2013) New handbook for standardised measurement of plant functional traits worldwide. *Australian Journal of Botany*, 61, 167–234.
- Perez-Moreno, J. & Read, D.J. (2000) Mobilization and transfer of nutrients from litter to tree seedlings via the vegetative mycelium of ectomycorrhizal plants. *New Phytologist*, **145**, 301–309.
- Pérez-Ramos, I.M., Ourcival, J.M., Limousin, J.M. & Rambal, S. (2010) Mast seeding under increasing drought: results from a long-term data set and from a rainfall exclusion experiment. *Ecology*, **91**, 3057–3068.
- Pérez-Ramos, I.M., Rodríguez-Calcerrada, J., Ourcival, J.M. & Rambal, S. (2013a) Quercus ilex recruitment in a drier world: A multi-stage demographic approach. *Perspectives in Plant Ecology, Evolution and Systematics*, **15**, 106–117.
- Pérez-Ramos, I.M., Urbieta, I.R., Zavala, M.A. & Marañón, T. (2012) Ontogenetic conflicts and rank reversals in two Mediterranean oak species: implications for coexistence. *Journal of Ecology*, **100**, 467–477.

- Pérez-Ramos, I.M., Verdú, J.R., Numa, C., Marañón, T. & Lobo, J.M. (2013b) The Comparative Effectiveness of Rodents and Dung Beetles as Local Seed Dispersers in Mediterranean Oak Forests ed A. Siepielski. *PLoS ONE*, **8**, e77197.
- Poorter, L. (2007) Are species adapted to their regeneration niche, adult niche, or both? *The American Naturalist*, **169**, 433–442.
- Poorter, L. (2009) Leaf traits show different relationships with shade tolerance in moist versus dry tropical forests. *New Phytologist*, **181**, 890–900.
- Prévosto, B., Gavinet, J., Monnier, Y., Corbani, A. & Fernandez, C. (2016) Influence of neighbouring woody treatments on Mediterranean oak development in an experimental plantation: Better form but weaker growth. *Forest Ecology and Management*, **362**, 89–98.
- Prévosto, B., Monnier, Y., Ripert, C. & Fernandez, C. (2011) Can we use shelterwoods in Mediterranean pine forests to promote oak seedling development? *Forest Ecology and Management*, **262**, 1426–1433.
- Prévosto, B., Reque, J.A., Lucas-Borja, M.E., Ladier, J. & Vilagrosa, A. (2015a) Increasing resistance and resilience of Mediterranean conifer forests: the experience of Spain and France and their implications for management. *XIV World Forestry Congress*
- Prévosto, B., Reque, J.A., Ripert, C., Gavinet, J., Estève, R., Lopez, J.-M. & Guerra, F. (2015b) Semer les chênes méditerranéens (Quercus ilex, Quercus pubescens): pourquoi, comment et avec quelle réussite? *Forêt Méditerranéenne*, **XXXVI**, 3–16.
- Prévosto, B., Ripert, C. & Ostermeyer, R. (2013) Éclaircir est-il suffisant pour favoriser la régénération de taillis de chêne blanc? Retour sur un dispositif expérimental installé il y a 27 ans en forêt domaniale de Lure (Alpes-de-Haute-Provence). *Forêt Méditerranéenne*, **34**, 3–12.
- Prieto, I., Padilla, F.M., Armas, C. & Pugnaire, F.I. (2011) The role of hydraulic lift on seedling establishment under a nurse plant species in a semi-arid environment. *Perspectives in Plant Ecology Evolution and Systematics*, **13**, 181–187.
- Puerta-Piñero, C. (2010) Intermediate spatial variations on acorn predation shapes Holm oak establishment within a Mediterranean landscape context. *Plant Ecology*, **210**, 213–224.
- Puerta-Piñero, C., Brotons, L., Coll, L. & González-Olabarría, J.R. (2012) Valuing acorn dispersal and resprouting capacity ecological functions to ensure Mediterranean forest resilience after fire. *European Journal of Forest Research*, **131**, 835–844.
- Pugnaire, F.I., Armas, C., Valladares, F. & Lepš, J. (2004) Soil as a mediator in plant-plant interactions in a semi-arid community. *Journal of Vegetation Science*, **15**, 85–92.
- Pugnaire, F.I., Zhang, L., Li, R. & Luo, T. (2015) No evidence of facilitation collapse in the Tibetan plateau. *Journal of Vegetation Science*, **26**, 233–242.
- Pulido, F.J. & Díaz, M. (2005) Regeneration of a Mediterranean oak: A whole-cycle approach. *Ecoscience*, **12**, 92–102.
- Quested, H.M., Press, M.C. & Callaghan, T.V. (2003) Litter of the hemiparasite Bartsia alpina enhances plant growth: evidence for a functional role in nutrient cycling. *Oecologia*, **135**, 606–614.

- Quézel, P. & Médail, F. (2003) *Ecologie et Biogéographie Des Forêts Du Bassin Méditerranéen*, Elsevier. Paris.
- Rameau, J.-C., Mansion, D., Dumé, J., Gauberville, C., Bardat, J., Bruno, E. & Keller, R. (2008) *Flore Forestière Française. Tome 3 : Région Méditerranéenne*. Institut pour le Développement Forestier.
- Reich, P.B., Wright, I.J., Cavender-Bares, J., Craine, J.M., Oleksyn, J., Westoby, M. & Walters, M.B. (2003) The Evolution of Plant Functional Variation: Traits, Spectra, and Strategies. *International Journal of Plant Sciences*, **164**, S143–S164.
- Reigosa, M.J., Sanchez-Moreiras, A. & Gonzalez, L. (1999) Ecophysiological approach in allelopathy. *Critical Reviews in Plant Sciences*, **18**, 577–608.
- Reille, M. & Pons, A. (1992) The ecological significance of sclerophyllous oak forests in the western part of the Mediterranean basin: a note on pollen analytical data. *Quercus ilex L. ecosystems:* function, dynamics and management, pp. 13–17. Springer.
- Reynolds, H.L. & Rajaniemi, T.K. (2007) Plant Interactions: Competition. *Functional Plant Ecology*, CRC Press, Taylor & Francis group, pp. 457–480. Pugnaire, F. & Valladares, F., Boca Raton.
- Rice, E.L. (1984) *Allelopathy*. Academic Press Inc. (London) Ltd, Dep. of Bot. and Microbiol., Oklahoma Univ., Norman, OK 73019, USA.
- Richard, F., Selosse, M.-A. & Gardes, M. (2009) Facilitated establishment of Quercus ilex in shrubdominated communities within a Mediterranean ecosystem: do mycorrhizal partners matter? *FEMS Microbiology Ecology*, **68**, 14–24.
- Robles, C., Bonin, G. & Garzino, S. (1999) Potentialités autotoxiques et allélopathiques de Cistus albidus L. *Comptes Rendus de l'Académie des Sciences-Series III-Sciences de la Vie*, **322**, 677–685.
- Rodríguez-Calcerrada, J., Pardos, J.A., Gil, L. & Aranda, I. (2008) Ability to avoid water stress in seedlings of two oak species is lower in a dense forest understory than in a medium canopy gap. *Forest Ecology and Management*, **255**, 421–430.
- Rodriguez-Echeverria, S., Armas, C., Piston, N., Hortal, S. & Pugnaire, F.I. (2013) A role for belowground biota in plant-plant facilitation. *Journal of Ecology*, **101**, 1420–1428.
- Rolhauser, A.G. & Pucheta, E. (2016) Annual plant functional traits explain shrub facilitation in a desert community. *Journal of Vegetation Science*, **27**, 60–68.
- Rolo, V., Plieninger, T. & Moreno, G. (2013) Facilitation of holm oak recruitment through two contrasted shrubs species in Mediterranean grazed woodlands. *Journal of Vegetation Science*, **24**, 344–355.
- Rose, S.L., Perry, D.A., Pilz, D. & Schoeneberger, M.M. (1983) Allelopathic effects of litter on the growth and colonization of mycorrhizal fungi. *Journal of Chemical Ecology*, **9**, 1153–1162.
- Rousset, O. & Lepart, J. (2000) Positive and negative interactions at different life stages of a colonizing species (Quercus humilis). *Journal of Ecology*, **88**, 401–412.

- le Roux, P.C. & McGeoch, M.A. (2010) Interaction intensity and importance along two stress gradients: adding shape to the stress-gradient hypothesis. *Oecologia*, **162**, 733–745.
- Royo, A.A. & Carson, W.P. (2006) On the formation of dense understory layers in forests worldwide: consequences and implications for forest dynamics, biodiversity, and succession. *Canadian Journal of Forest Research*, **36**, 1345–1362.
- Ruiz-Benito, P., Gómez-Aparicio, L., Paquette, A., Messier, C., Kattge, J. & Zavala, M.A. (2014) Diversity increases carbon storage and tree productivity in Spanish forests. *Global Ecology and Biogeography*, **23**, 311–322.
- Saccone, P., Delzon, S., Pagès, J.-P., Brun, J.-J. & Michalet, R. (2009) The role of biotic interactions in altering tree seedling responses to an extreme climatic event. *Journal of Vegetation Science*, **20**, 403–414.
- Sack, L. & Grubb, P. (2002) The combined impacts of deep shade and drought on the growth and biomass allocation of shade-tolerant woody seedlings. *Oecologia*, **131**, 175–185.
- Sack, L., Grubb, P.J. & Marañón, T. (2003) The functional morphology of juvenile plants tolerant of strong summer drought in shaded forest understories in southern Spain. *Plant Ecology*, **168**, 139–163.
- Sánchez-Gómez, D., Zavala, M.A. & Valladares, F. (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 Oecologica*, **30**, 322–332.
- Sánchez-Gómez, D., Zavala, M.A. & Valladares, F. (2008) Functional traits and plasticity linked to seedlings' performance under shade and drought in Mediterranean woody species. *Annals of Forest Science*, **65**, 311–311.
- Sardans, J. & Peñuelas, J. (2013) Plant-soil interactions in Mediterranean forest and shrublands: impacts of climatic change. *Plant and Soil*, **365**, 1–33.
- Sayer, E.J. (2005) Using experimental manipulation to assess the roles of leaf litter in the functioning of forest ecosystems. *Biological Reviews*, **81**, 1.
- Schelhaas, M.-J., Hengeveld, G., Moriondo, M., Reinds, G.J., Kundzewicz, Z.W., Maat, H. ter & Bindi, M. (2010) Assessing risk and adaptation options to fires and windstorms in European forestry. *Mitigation and Adaptation Strategies for Global Change*, **15**, 681–701.
- Schiffers, K. & Tielbörger, K. (2006) Ontogenetic shifts in interactions among annual plants. *Journal of Ecology*, **94**, 336–341.
- Schlatterer, E.F. & Tisdale, E.W. (1969) Effects of Litter of Artemisia, Chrysothamnus, and Tortula on Germination and Growth of Three Perennial Grasses. *Ecology*, **50**, 869–873.
- Schöb, C., Armas, C., Guler, M., Prieto, I. & Pugnaire, F.I. (2013) Variability in functional traits mediates plant interactions along stress gradients. *Journal of Ecology*, **101**, 753–762.
- Scognamiglio, M., D'Abrosca, B., Esposito, A., Pacifico, S., Monaco, P. & Fiorentino, A. (2013) Plant growth inhibitors: allelopathic role or phytotoxic effects? Focus on Mediterranean biomes. *Phytochemistry Reviews*, **12**, 803–830.

- Sheffer, E., Canham, C.D., Kigel, J. & Perevolotsky, A. (2013) Landscape-scale density-dependent recruitment of oaks in planted forests: More is not always better. *Ecology*, **94**, 1718–1728.
- Simonin, K., Kolb, T.E., Montes-Helu, M. & Koch, G.W. (2007) The influence of thinning on components of stand water balance in a ponderosa pine forest stand during and after extreme drought. *Agricultural and Forest Meteorology*, **143**, 266–276.
- Smith, T. & Huston, M. (1989) A theory of the spatial and temporal dynamics of plant communities. *Vegetatio*, **83**, 49–69.
- Soliveres, S., DeSoto, L., Maestre, F.T. & Olano, J.M. (2010) Spatio-temporal heterogeneity in abiotic factors modulate multiple ontogenetic shifts between competition and facilitation. *Perspectives in Plant Ecology, Evolution and Systematics*, **12**, 227–234.
- Soliveres, S., Maestre, F.T., Bowker, M.A., Torices, R., Quero, J.L., García-Gómez, M., Cabrera, O., Cea, A.P., Coaguila, D., Eldridge, D.J., Espinosa, C.I., Hemmings, F., Monerris, J.J., Tighe, M., Delgado-Baquerizo, M., Escolar, C., García-Palacios, P., Gozalo, B., Ochoa, V., Blones, J., Derak, M., Ghiloufi, W., Gutiérrez, J.R., Hernández, R.M. & Noumi, Z. (2014) Functional traits determine plant co-occurrence more than environment or evolutionary relatedness in global drylands. *Perspectives in Plant Ecology, Evolution and Systematics*, **16**, 164–173.
- 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.
- Souto, C., Pellissier, F. & Chiapusio, G. (2000) Allelopathic effects of humus phenolics on growth and respiration of mycorrhizal fungi. *Journal of Chemical Ecology*, **26**, 2015–2023.
- Tatoni, T. (2007) Dynamique de la végétation et changements récents dans les paysages méditerranéens. *Echos Science*, 10–12.
- Thompson, I., Mackey, B., McNulty, S., Mosseler, A. & Secretariat of the convention on the biological diversity. (2014) Forest Resilience, Biodiversity, and Climate Change: A Synthesis of the Biodiversity, Resilience, Stabiblity Relationship in Forest Ecosystems.
- Tyler, C.M., Kuhn, B. & Davis, F.W. (2006) Demography and Recruitment Limitations of Three Oak Species in California. *The Quarterly Review of Biology*, **81**, 127–152.
- Ungar, E.D., Rotenberg, E., Raz-Yaseef, N., Cohen, S., Yakir, D. & Schiller, G. (2013) Transpiration and annual water balance of Aleppo pine in a semiarid region: Implications for forest management. *Forest Ecology and Management*, **298**, 39–51.
- 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-occurring Mediterranean oak species. *Canadian Journal of Forest Research*, **38**, 2382–2393.
- Valdecantos, A., Baeza, M.J. & Vallejo, V.R. (2009) Vegetation Management for Promoting Ecosystem Resilience in Fire-Prone Mediterranean Shrublands. *Restoration Ecology*, 17, 414–421.
- Valladares, F. (2004) Photoinhibition and drought in Mediterranean woody saplings: scaling effects and interactions in sun and shade phenotypes. *Journal of Experimental Botany*, **56**, 483–494.

- Valladares, F. & Gianoli, E. (2007) How Much Ecology Do We Need to Know to Restore Mediterranean Ecosystems? *Restoration Ecology*, **15**, 363–368.
- Valladares, F. & Guzmán, B. (2006) Canopy structure and spatial heterogeneity of understory light in an abandoned Holm oak woodland. *Annals of Forest Science*, **63**, 749–761.
- Valladares, F., Martinez-Ferri, E., Balaguer, L., Perez-Corona, E. & Manrique, E. (2000) Low leaf-level response to light and nutrients in Mediterranean evergreen oaks: a conservative resource-use strategy? *New Phytologist*, **148**, 79–91.
- Valladares, F. & Niinemets, Ü. (2008) Shade Tolerance, a Key Plant Feature of Complex Nature and Consequences. *Annual Review of Ecology, Evolution, and Systematics*, **39**, 237–257.
- Valladares, F. & Pearcy, R.W. (2002) Drought can be more critical in the shade than in the sun: a field study of carbon gain and photo-inhibition in a Californian shrub during a dry El Niño year. *Plant, Cell & Environment,* **25**, 749–759.
- Valladares, F., Zaragoza-Castells, J., Sánchez-Gómez, D., Matesanz, S., Alonso, B., Portsmuth, A., Delgado, A. & Atkin, O.K. (2008) Is Shade Beneficial for Mediterranean Shrubs Experiencing Periods of Extreme Drought and Late-winter Frosts? *Annals of Botany*, **102**, 923–933.
- Vallejo, V.R., Aronson, J., Pausas, J.G. & Cortina, J. (2006) Restoration of Mediterranean woodlands. *Restoration ecology: the new frontier*, Blackwell Science, pp. 193–209. Van Andel J., Aronson J., Oxford.
- Vayreda, J., Gracia, M., Martinez-Vilalta, J. & Retana, J. (2013) Patterns and drivers of regeneration of tree species in forests of peninsular Spain. *Journal of Biogeography*, **40**, 1252–1265.
- Vilà, M. & Sardans, J. (1999) Plant competition in mediterranean-type vegetation. *Journal of Vegetation Science*, **10**, 281–294.
- Vilà, M., Vayreda, J., Comas, L., Ibáñez, J.J., Mata, T. & Obón, B. (2007) Species richness and wood production: a positive association in Mediterranean forests. *Ecology Letters*, **10**, 241–250.
- Vilagrosa, A., Hernández, E.I., Luis, V.C., Cochard, H. & Pausas, J.G. (2014) Physiological differences explain the co-existence of different regeneration strategies in Mediterranean ecosystems. *New Phytologist*, **201**, 1277–1288.
- Villar-Salvador, P. (2016) Restoration of Spanish pine plantations: A main challenge for the 21st century. *Reforesta*, 53–66.
- Violle, C., Navas, M.-L., Vile, D., Kazakou, E., Fortunel, C., Hummel, I. & Garnier, E. (2007) Let the concept of trait be functional! *Oikos*, **116**, 882–892.
- 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.
- Wardle, D.A., Nicholson, K.S. & Rahman, A. (1996) Use of a comparative approach to identify allelopathic potential and relationship between allelopathy bioassays and 'competition' experiments for ten grassland and plant species. *Journal of Chemical Ecology*, **22**, 933–948.
- Westoby, M., Falster, D.S., Moles, A.T., Vesk, P.A. & Wright, I.J. (2002) Plant Ecological Strategies: Some Leading Dimensions of Variation between Species. *Annual Review of Ecology and Systematics*, **33**, 125–159.

- Yachi, S. & Loreau, M. (1999) Biodiversity and ecosystem productivity in a fluctuating environment: The insurance hypothesis. *Proceedings of the National Academy of Sciences*, **96**, 1463–1468.
- Zavala, M.A., Espelta, J.M. & Retana, J. (2000) Constraints and trade-offs in Mediterranean plant communities: The case of holm oak-Aleppo pine forests. *The Botanical Review*, **66**, 119–149.

ANNEXE I:

IMPACT DE PLANTATIONS D'ACCOMPAGNEMENT (PIN D'ALEP ET CORONILLE)

SUR L'INSTALLATION DE PLANTULES DE CHÊNE VERT ET CHÊNE PUBESCENT

(FOREST ECOLOGY & MANAGEMENT)

FISEVIER

Contents lists available at ScienceDirect

Forest Ecology and Management

journal homepage: www.elsevier.com/locate/foreco



Influence of neighbouring woody treatments on Mediterranean oak development in an experimental plantation: Better form but weaker growth



Bernard Prévosto ^{a,*}, Jordane Gavinet ^{a,c}, Yogan Monnier ^b, Aude Corbani ^a, Catherine Fernandez ^c

- a Institut national de recherche en sciences et technologies pour l'environnement et l'agriculture (Irstea), 3275 route de Cézanne, 13100 Aix-en-Provence, France
- ^b UMR AMAP, Cirad-Cnrs-Inra-Ird-Université Montpellier 2, 37/PS1, Bd de la Lironde, 34 398 Montpellier cedex 5, France
- ^c Institut Méditerranéen de Biodiversité et d'Écologie marine et continentale (IMBE), Aix-Marseille Université, CNRS, IRD, Avignon Université, UMR 7263, 3 place Victor-Hugo, 13331 Marseille cedex 3. France

ARTICLE INFO

Article history:
Received 9 October 2015
Received in revised form 24 November 2015
Accepted 27 November 2015

Keywords:
Plant interactions
Competition
Facilitation
Vegetation control
Light availability
Soil moisture

ABSTRACT

Mixed plantations have been receiving increasing attention for their documented or supposed potential benefits over monospecific plantations. In particular, the use of neighbouring (or nurse) vegetation around target plants can enhance their performance through limitation of the competing herb layer, and can also improve their morphology.

Here we examine the benefits and drawbacks of using neighbour treatments on the response of target trees in open plantations. We set up an experimental plantation in southern France, in which two cooccurring target oak species (the evergreen *Quercus ilex* and the deciduous *Quercus pubescens*) were introduced in different neighbour treatments using a tree (*Pinus halepensis*) and a shrub species (the nitrogenfixing *Coronilla glauca*). Oaks were planted with pine neighbours at two densities, with shrub neighbours, in a mixture of pines and shrubs or without neighbours. The ground vegetation was either regularly weeded or left to grow in order to detect any indirect facilitation interactions. Target oak responses (survival, growth, and morphology) were monitored over 7 years. Soil water content and light availability were also measured throughout the experiment.

We found competition to be the dominant process driving interactions between neighbours and target tree species. Growth was reduced by neighbour treatments for both species, but more in weeded than in unweeded treatments, showing an alleviation of competitive interactions by neighbours through limitation of herb layer development. However, in both ground vegetation treatments, growth was severely reduced with *Coronilla* shrubs. Survival was only significantly impaired for the less shade-tolerant *Q. pubescens* oak used in combination with shrubs. The negative influence of the neighbour treatments was mainly attributable to light interception, which was particularly high by shrub canopy. Soil moisture was also slightly reduced by shrub neighbours, but it remained high with pines in the unweeded treatment owing to a limited abundance of herbs. However, stem form was improved by the neighbour treatments: oaks developed narrower crowns and greater slenderness with neighbours, whereas oaks in the open showed a bushy morphology. These findings emphasise the need to clearly identify key objectives before implementing mixed plantations (e.g. maximising growth, survival, improving morphology, etc.) and to use active management to control potential undesirable effects of the neighbouring vegetation on target plants.

© 2015 Elsevier B.V. All rights reserved.

1. Introduction

There is an increasing interest in promoting mixed rather than monospecific plantations. Potential benefits of mixed plantations have been reviewed by Kelty (2006): they come mainly from

increased productivity due to complementary characteristics (*e.g.* growth rates, root depth, phenology, etc.) (Vilà et al., 2007; Paquette and Messier, 2011), higher plant diversity in mixed than in monospecific stands (Felton et al., 2010), improvement of stem quality in the early stage of stand development (Löf et al., 2014) and reduced risks of pest damage (Jactel and Brockerhoff, 2007). Some of these advantages have been well documented (*e.g.* reduction of pathogen outbreaks, Jactel and Brockerhoff, 2007) but other

^{*} Corresponding author.

E-mail address: bernard.prevosto@irstea.fr (B. Prévosto).

are still being debated (e.g. competition for water resource, Grossiord et al., 2014; Forrester, 2015). Besides these advantages, the use of mixtures can be a valuable tool for alleviating competitive interactions among target species and promote facilitation (Kelty, 2006). Interactions among plants are complex and can be both positive and negative: the net balance can vary in response to types of biotic and abiotic stress factors, species identity, time, site conditions (e.g. Callaway, 2007; Gómez-Aparicio, 2009), and according to the nature of the response variable selected (e.g. growth, survival, and morphological responses, Prévosto et al., 2012). However, the role of facilitative interactions is reportedly more important in stressful conditions, such as Mediterranean environments (Castro et al., 2004; Gómez-Aparicio et al., 2004; Padilla and Pugnaire, 2006; Gómez-Aparicio, 2009), arguing for using accompanying plants that can nurse target plants in plantation operations. The use of nurse vegetation can directly improve the performance of the target trees (i.e. direct facilitation) by buffering the harsh climatic conditions prevailing in the open, such as excessive light radiation and extreme temperatures, and also by improving nutrition conditions, in particular when nitrogen-fixing plants are used (Gómez-Aparicio et al., 2004; Kelty, 2006). However, a major constraint in planting operations is the growth of a herb layer, which can limit tree seedling establishment (e.g. Rev Benayas et al., 2005; Prévosto et al., 2011b). Herbs are effective competitors for water due to canopy interception or direct uptake by roots. This is particularly detrimental to seedling survival and growth in water-limited environments (Ludwig et al., 2004; van der Waal et al., 2009), while competition for nutrients is more important in more mesic conditions (Pages and Michalet, 2003). The use of neighbouring vegetation can slow the growth of the competitive herb layer by light reduction, and so benefit the planted seedlings through indirect facilitation sensu Levine (1999). Another possible negative consequence of trees being introduced in totally open conditions is poor stem form, the development of thick lateral branches and the loss of apical dominance, clearly visible for some species (oak in particular), which can impair wood quality (Gauthier et al., 2013; Löf et al., 2014). Using neighbours around target trees can therefore improve their morphological response through space limitation and reduced light

To test the potential benefits and drawbacks of using neighbour treatments on the response of target trees in open plantations, we devised an experiment in which two co-occurring target oak species (the evergreen Quercus ilex and the deciduous Quercus pubescens) were introduced in different neighbour treatments using a tree and a shrub species. As a tree neighbour we used Pinus halepensis, a pioneer light-demanding tree widespread in our area and forming stands that are naturally replaced by oaks in the course of succession (Quézel and Barbero, 1992). For a shrub, we selected Coronilla valentina subsp glauca, a common N-fixing species capable of rapid growth in open conditions. Shrubs, and in particular legume shrubs, have been successfully tested as nurse species in many planting operations or restoration experiments (Gómez-Aparicio et al., 2004; Kelty, 2006; Forrester et al., 2006). Tree and shrub species, alone or combined, were tested with one of the two target oaks. To clearly determine whether the influence of the neighbour treatments on target species responses also operates through indirect interactions (i.e. by the intermediate of the ground vegetation), we manipulated the herb layer, which was either removed or left to grow.

In this experiment, we specifically tested the following three hypotheses:

(i) Neighbours could positively influence survival and growth of target species particularly in the unweeded system due to limitation of herb competition (*i.e.* indirect facilitation).

- (ii) Stem form of target oaks would be improved by the neighbours.
- (iii) Responses of target plants would be species-specific and depend on density and life-form (shrub/tree) of the neighbourhood, which influences main resource uptake (light and soil moisture here).

2. Materials and methods

2.1. Study site

The experimental plantation was in south-eastern France (43°54′01"-4°44′55", 80 m a.s.l.) under a Mediterranean climate in a previously abandoned agricultural field. Mean annual temperature was 14 °C. Mean annual rainfall was 689 mm. The soil was homogeneous, with a loamy-sandy texture, a low stone load and a high depth (>1 m), and possessed a high water-holding capacity and fertility. In summer 2007, the pre-existing vegetation was mechanically removed and the ground was scarified to obtain a bare soil. Planting was carried out in February 2008 using 1-year-old plants grown from a local nursery in 1.2 L containers for the oak species and 0.56 L containers for the other species. As the target species, we used two late-successional oak species with contrasting leaf habit that co-occur in this region: the evergreen Q. ilex L. and the winter deciduous Q. pubescens Wild. For accompanying woody species, we chose the Aleppo pine tree P. halepensis Mill. and the Nfixing shrub Coronilla valentina subsp. glauca. Just before planting, the oak seedlings were cut to a height of 10 cm and the shrubs to 15 cm to limit transplant shock.

2.2. Treatments and experimental design

The two oak target species were planted using five neighbour treatments: pines at low density (Low pine), pines at high density (High pine), Coronilla shrubs (Coronilla), pines and Coronilla shrub in a mixture (Pine + cor) and a control with no neighbours (Control). Target species and neighbours were set up on a 2×2.5 m plot: 12 oaks were regularly arrayed in 3 lines of 4 oaks per line. Oak seedlings were spaced at 0.5 m intervals in rows 0.5 m apart (Fig. 1). Neighbours were regularly arrayed using 20 pines for treatment (Low pine) so that each oak had 4 neighbours, and using 51 plants, either pines or shrubs or alternating pines and shrubs, for treatments (Coronilla), (High pine) and (Pine + cor) respectively (8 neighbours per oak). We set up a line of neighbours around the plot to limit edge effects, using 18 (Low pine) or 36 (High pine, Coronilla, Pine + cor) regularly spaced plants. In the control plot we also installed 18 oaks around the perimeter, but as in the other treatments, only the 12 central plants were used for subsequent measurements.

Two treatments were applied for the control of the ground vegetation: herbs were either manually removed, twice a year in the two first years (spring and autumn) and then once a year up to 2012, or left to grow: vegetation that naturally developed comprised diverse weed species.

Treatments were replicated 4 times, giving a total of 80 plots (2 oak species \times 5 neighbour treatments \times 2 vegetation treatments \times 4 replicates). Plots were distributed in 8 blocks (25 m \times 12 m), with each block containing the 2 target species and the 5 neighbour treatments randomly distributed within the block. Plots were separated by a distance of 2 m in each block, and a minimum buffer distance of 4 m was left between each block.

Blocks were randomly assigned to the weeding treatments, with half of the blocks being manually weeded (only the plots were weeded), while the other half were left unweeded.

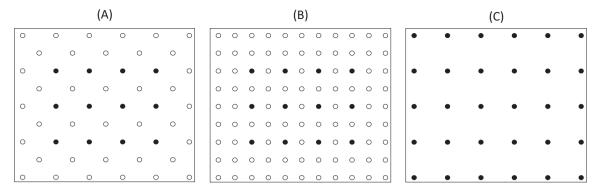


Fig. 1. Experimental design of the plots. Black points indicate target species (*Q. ilex* or *Q. pubescens*) and white points indicate neighbours (pine or shrub). (A) Pine neighbours at low density (Low pine). (B) Pine at high density (High pine) or Coronilla shrub (Coronilla) or alternating pine and shrub (Pine + cor) neighbours. (C) Control).

The vegetation naturally developing between blocks was mechanically removed each year. The experiment was fenced (height 50 cm) to prevent any damage by small herbivores (*e.g.* rabbits). However, during the experiment, we recorded some attacks by mice (*Arvicola terrestris*), and some oaks were stolen. A total of 21 target oaks were finally discarded from the study.

Pines were manually thinned in 2011, yielding final mean densities per plot of: 15.2 pines in the Low pine treatment (SD = 1.97), 25.4 pines in the High pine treatment (SD = 2.10) and 26.1 pines in the Pine + cor treatment (SD = 2.92). *Coronilla* shrubs were cut at the same period at height 40 cm and allowed to resprout.

2.3. Plant and environmental measurements

Oak stems were tagged at about 2 cm above the ground. Stem diameter and height of all the oaks were measured at the end of each growing season, together with a subset of four neighbours per plot (only height was measured for shrubs).

On a subset of 4 oaks per plot, crown widths in two perpendicular directions were measured. A leader shoot was also marked in the top of the crown. At the end of each growing season, length and number of growth units produced per shoot were measured. Shoots that died or were damaged or lost their dominant status were replaced by another leader shoot.

Soil water content (SWC) was measured at $-60 \, \mathrm{cm}$ at different time intervals in 2010 and 2014 in each plot with Q. ilex seedlings. We used a TDR profile probe (PR2, Delta-T Devices) inserted in an access tube driven into the soil (total of 40 tubes). Three readings were taken at each location by rotating the probe through 120° . Photosynthetically active radiation (PAR, $400-700 \, \mathrm{nm}$) was measured at three locations per plot using a linear ceptometer (Decagon Devices, Pullman, USA). Measurements were made above and below the plot canopy during clear days in June (11:00–14:00) of the three first years and then in 2014. Measurements were made in the upper part of the oaks (approximately $-20 \, \mathrm{cm}$ below the apex). Light transmittance for each plot was then computed as the ratio of the mean PAR values measured above and below the canopy plot.

2.4. Data analysis

We developed mixed models to separate the fixed effects (treatments, time, species) from the random effects (plots nested in blocks). Probability of oak survival as a function of neighbour treatment, vegetation treatment, time and species was modelled using a generalised linear mixed model with a binomial function (GLMM). Influences of the neighbour and vegetation treatments on seedling diameter, height and height/diameter ratio for both

species were analysed using a linear mixed model (LMM). We also used an LMM for the light data.

Comparisons between treatments were analysed using Tukey *post hoc* tests. Prior to analysis we checked for ANOVA assumptions (normality, homogeneity of variances) and performed mathematical transformations if necessary to meet these conditions.

3. Results

3.1. Survival and growth

Probability of survival (Table 1) was significantly influenced by species identity, neighbour treatments and time, while vegetation treatment was not significant (Table 1). After 7 years, the survival rate was very high (≥95%) for both oak species in the control and pine neighbour treatments (Fig. 2). By contrast, survival of *Q. pubescens* was severely impacted in treatments with *Coronilla* shrubs (alone or mixed with pines) with survival rates dropping below 50%, whereas survival was still high for *Q. ilex* in the same treatments (>85%).

Diameter growth was significantly influenced by time, treatment and species and their interactions (see Table 2).

Change in growth diameter over time according to treatment is shown in Fig. 3. For both species, and whatever the vegetation treatment, the growth in the control treatment was always the highest over time. The lowest growth was recorded in the treatment mixing pine trees and *Coronilla* shrubs. In the treatment with *Coronilla* only, the growth was especially low in the three first years, and then accelerated in subsequent years when surviving oak trees started to outcompete the neighbouring shrubs. Differences in diameter growth among neighbour treatments were more pronounced in the weeded than in the unweeded system. At the end of the experiment, diameters were higher in the weeded control than in the unweeded control for both *Q. pubescens* (respectively 39.6 cm and 34.7 cm, p < 0.05) and *Q. ilex* (35.2 cm and

Table 1Results of the generalised linear mixed model for probability of survival (fixed effects, values for intercept not shown). "Neighbour" refers to the neighbour treatments and "Vegetation" to the vegetation treatments.

	Estimate	Std. Error	р
Species = Q. ilex	1.96	0.71	0.006
Neighbour = Coronilla	-7.43	1.84	< 0.001
Neighbour = Pine + cor	-6.48	1.84	< 0.001
Neighbour = Low pine	-3.20	1.90	0.10
Neighbour = High pine	-1.25	2.07	0.55
Vegetation = unweeded	-0.73	0.70	0.29
Time (years)	-0.41	0.03	<0.001

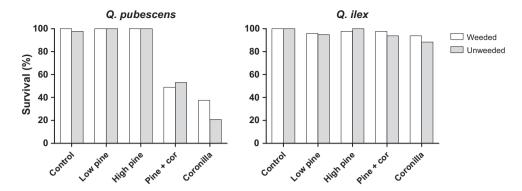


Fig. 2. Percentage survival at the end of the experiment for the two oak species according to neighbour and vegetation treatments.

Table 2 Results of the linear mixed model for diameter and height. Significant p values are shown in bold.

	Df	Diameter		Height	
		F	p	F	р
Neighbour (N)	4	4.51	0.002	5.8	<0.001
Species (S)	1	20.09	<0.001	44.0	<0.001
Time (T)	1	2518.60	<0.001	5335.1	<0.001
Vegetation (V)	1	3.13	0.12	2.7	0.14
$N \times S$	4	0.27	0.89	0.8	0.50
$N \times T$	4	621.47	<0.001	67.7	<0.001
$N \times V$	4	3.51	0.01	3.1	0.02
$S \times T$	1	13.00	<0.001	33.3	<0.001
$S \times V$	1	0.62	0.43	1.8	0.18
$T \times V$	1	28.38	<0.001	0.1	0.81
$N \times S \times T$	4	42.58	<0.001	2.6	0.04
$N \times S \times V$	4	1.20	0.32	0.3	0.88
$N \times T \times V$	4	4.35	0.002	1.4	0.22
$S \times T \times V$	1	6.21	0.013	0.0	0.97

23.9 cm, p < 0.01). It was noteworthy that growth limitation in the unweeded control treatment was particularly marked up to the third year. After this period, the oaks were able to escape competition by herbs and showed an accelerated growth. Similar results were recorded for the Low and High pine treatments, although they were not significant for *Q. pubescens* in the Low pine treatment. However, no differences were noted in the Pines + cor and the Coronilla treatments between weeded and unweeded treatments.

Height growth showed a pattern similar to diameter growth (Fig. 4, Table 2). It was always higher in the control than in the other neighbour treatments for both species and vegetation treatments, while the lowest values were recorded in the High pine and Pine + cor treatments. Height was also greater at the end of the study period in the weeded than in the unweeded plots for both species in the Control and Low pine treatments. By contrast, height was not influenced by the vegetation treatment in other neighbourhood conditions. The acceleration of growth in the Coronilla treatment noted for diameter after 3 years was also observed for height and was even more pronounced. For height, differences

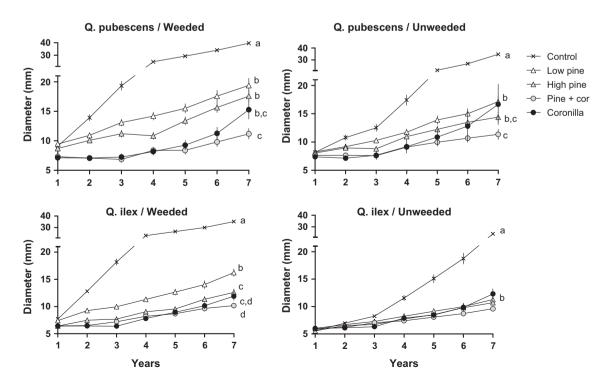


Fig. 3. Changes in stem diameter (mean ± SE) over time for the two oak species according to neighbour and vegetation treatments. Different letters indicate significant changes for the last date.

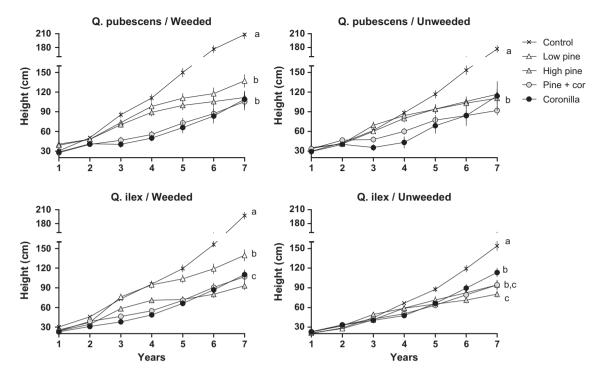


Fig. 4. Changes in height (mean ± SE) over time for the two oak species according to neighbour and vegetation treatments. Different letters indicate significant changes for the last date.

among neighbour treatments were also less marked in the unweeded than in the weeded conditions.

We also established changes in neighbour species height according to the different treatments (Fig. 5). Coronilla cover rapidly developed and after one year reached a mean height of 90 cm (Coronilla and Pine + cor treatments together), whereas mean pine height was only 53 cm. In the following years some shrubs died, and in the last year, the cover values for Coronilla were respectively 44% and 65% in the treatments with Coronilla only or mixed with pines (F = 9.11, p = 0.005). Pines developed regularly with time, but height growth was the highest in the low pine treatment and the lowest in Pine + cor treatment due to shrub competition, which was particularly pronounced in the first 3 years after planting.

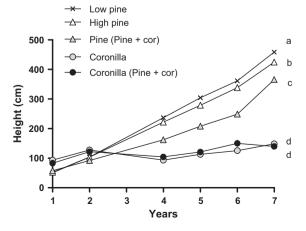


Fig. 5. Changes in height (mean \pm SE) of the neighbouring species over time for the different treatments. Different letters indicate significant changes for the last date (tests done separately for pines and *Coronilla* shrubs).

3.2. Morphological responses

Height/diameter ratio and crown width were used as morphological responses of the target seedlings to the different treatments. The effects are presented Table 3.

These two descriptors were largely influenced by time and species identity, whereas neighbour treatments were only significant for the height/diameter ratio and no influence of the vegetation treatment was detected, except in interaction with the other factors (Table 3). Height/diameter values globally increased with time. They were minimal at the end of the study period in the control treatment whatever the species and the vegetation treatment (Fig. 6). By contrast, maximal slenderness (tall, thin seedlings) was noted in the treatments with *Coronilla* shrubs. Intermediate situations occurred with pine treatments.

Changes in crown width with time according to the different treatments (Fig. 7) showed a pattern similar to stem diameter

Table 3Results of the linear mixed model for height/diameter ratio and crown diameter. Significant *p* values are shown in bold.

	Df	H/D		Crown diameter	
		F	p	F	р
Neighbour (N)	4	8.94	<0.001	1.36	0.25
Species (S)	1	6.11	0.01	74.71	<0.001
Time (T)	1	1982.22	<0.001	1414.25	<0.001
Vegetation (V)	1	0.53	0.48	3.96	0.07
$N \times S$	4	1.60	0.18	0.79	0.53
$N \times T$	4	17.03	<0.001	30.05	<0.001
$N \times V$	4	0.81	0.52	7.09	< 0.001
$S \times T$	1	42.22	<0.001	12.6	< 0.001
$S \times V$	1	0.01	0.92	0.16	0.69
$T \times V$	1	0.01	0.91	15.13	< 0.001
$N \times S \times T$	4	6.99	<0.001	6.59	<0.001
$N \times S \times V$	4	0.92	0.46	2.46	0.06
$N \times T \times V$	4	1.73	0.14	6.15	<0.001
$S \times T \times V$	1	0.40	0.52	4.33	0.04

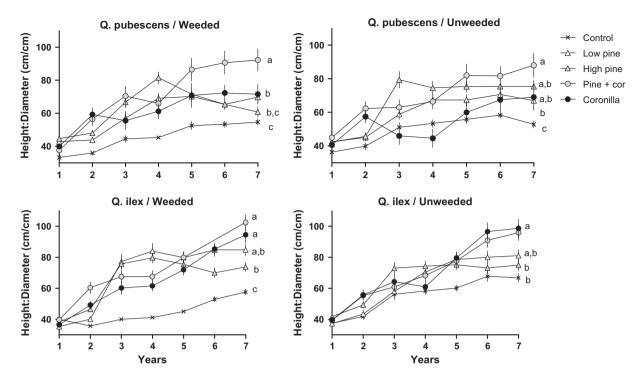


Fig. 6. Changes in height/diameter ratio (mean ± SE) over time for the two oak species according to the different treatments. Different letters indicate significant changes for the last date.

(see Fig. 1). Oak seedlings growing without neighbours or with pine neighbours at low density exhibited larger crowns than seedlings in the other treatments, in particular in the treatments with *Coronilla* shrubs.

The mean number of growth units produced yearly per shoot over the six last years did not change according to the oak species

(Q. pubescens 1.54, Q. ilex 1.55, p = 0.84) or ground vegetation treatments (weeded 1.57, unweeded 1.52, p = 0.16). However, a significant effect of the neighbour treatments was observed: the number of growth units produced per shoot was largely higher in the control than in the other treatments for both Q. pubescens (respectively 2.02 and 1.42, p < 0.001) and Q. ilex (respectively

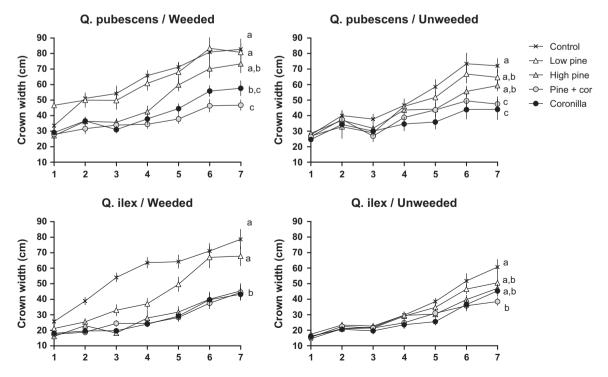


Fig. 7. Changes in crown width (mean ± SE) over time for the two oak species according to the different treatments. Different letters indicate significant changes for the last date.

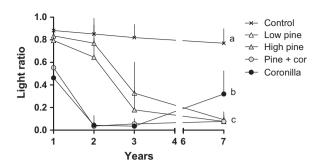


Fig. 8. Changes in light ratio (below/above, mean + SD) according to the neighbour treatments for different years. Different letters indicate significant changes among the treatments for the last year.

1.98 and 1.44, p < 0.001). As a result, mean shoot length was significantly greater in the control than in the neighbour treatments (Q, pubescens 30.64 cm vs. 19.02 cm p < 0.001; Q, ilex 27. 58 cm vs. 18.48 cm p < 0.001).

3.3. Light availability, soil moisture and water stress

Light transmittance (below/above) was reduced in all the treatments with neighbours (Fig. 8), but the decrease was especially marked in treatments with *Coronilla* shrubs: it was approximately halved in the first year (respectively 0.46 and 0.55 in Coronilla and Pine + cor treatments) and fell below 5% the second year. Reduction of light transmittance with time was more gradual in the pine treatments, but in the last year light transmittance was below 10% (respectively 9.3% and 7.7% in Low pine and High pine treatments). It is noteworthy that light availability peaked at 32% in the last year in the Coronilla treatment. This increase was explained by an opening in the shrub layer due to some mortality, allowing a part of the oak seedlings to overtop the neighbouring shrubs.

Changes in soil water content (SWC) are shown Fig. 9. In the third year in the weeded treatments, SWC was significantly influ-

enced by the neighbour treatments (F = 17.61, p < 0.001) and was lower in the Pine + cor and Coronilla treatments (respectively 24.3% and 26.2% over the growing season) than in the other treatments (between 28.8% and 29.7%). In the unweeded treatment, influence of the neighbour treatments was also significant (F = 22.32, p < 0.001), but SWC was maximal in the Low pine treatment (30.8% over the third year) and minimal in the Coronilla treatment (24.3%).

In the last year of the experiment, the same patterns were observed, but differences among treatments were largely reduced, both in the weeded (min Pine + cor = 22.4%, max Low pine = 25.7% for the whole season) and unweeded systems (min Coronilla = 22.2%, max Low Pine = 26.1%).

Measurements of predawn leaf water potentials were made in the first and second growing seasons for both oak species and vegetation treatments, but only for three contrasting neighbour treatments (Fig. 10). Except for the first year in the unweeded treatment, potentials were always lowest in treatment with *Coronilla* shrubs. This result is in line with the reduced survival and growth rates also recorded in this treatment.

4. Discussion

4.1. Influence of neighbours on competitive interactions and resources

Our first hypothesis was not supported: competition was found to be the dominant process driving interactions between neighbour and target tree species. This finding confirmed our first results based on a three-year study period (Prévosto et al., 2012). One effect of competition was a decreased survival noted for *Q. pubescens* in neighbour treatments with *Coronilla* shrubs used alone or mixed with pines. A second consequence was a reduced growth in diameter and height growth for both oak species and for all the neighbour treatments compared with the control treatment. This impact of competition can be explained by the rapid development of the neighbour vegetation and its efficient resource uptake. Light, commonly considered as a major limiting

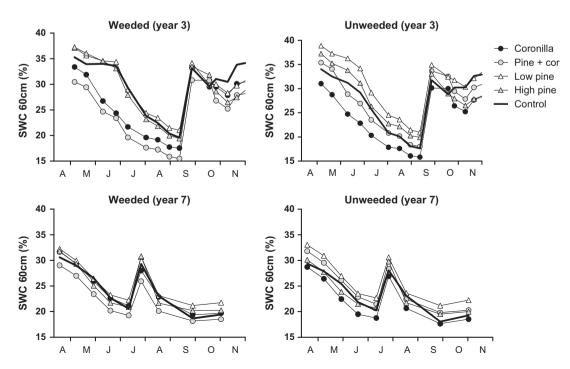


Fig. 9. Changes in mean soil water content (depth -60 cm) with time (months: April-November) according to the neighbour treatments in the weeded and unweeded treatments for years 3 and 7.

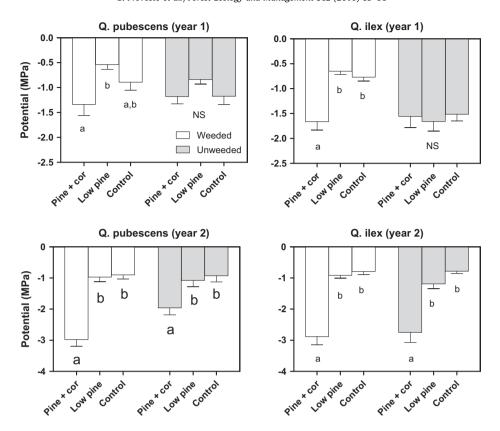


Fig. 10. Predawn leaf water potentials measured during summer in two consecutive years according to neighbour treatments. Different letters indicate significant differences between treatments.

factor for forest vegetation development (e.g. Barbier et al., 2008), was the resource most rapidly and strongly reduced by the presence of a woody neighbourhood. This was particularly noticeable for Coronilla shrubs, which established a closed cover after only two years. As a result, light was dramatically reduced in the treatments with Coronilla shrubs in which light transmittance was below 5%, whereas it remained above 60% in the other treatments due to the higher crown transparency of pine trees. Light reduction was accompanied by a decrease in soil moisture availability, particularly marked in the treatments with Coronilla shrubs in the first years. This finding could again be explained by the larger canopy cover development of shrubs compared with pines, leading to higher rainfall interception and higher transpiration. This combination of light and soil moisture reduction explains the relatively low survival of Q. pubescens in these conditions. This species was in fact less shade- and drought-tolerant than Q. ilex, confirming previous results also obtained in field conditions (Prévosto et al., 2011a,b). However, the negative influence of the shrubs on oak survival and growth was limited in time. After four years, oaks overtopped the shrubs or took advantage of gaps formed in the Coronilla cover. This effect was more pronounced for Q. pubescens because of its higher growth capacity compared with Q. ilex, and was also less marked in the mixture of shrubs and pines, as pine trees developed more quickly once they escaped from the shrub competition, and then formed an overstorey layer. These results therefore support our third hypothesis: the oak responses were largely linked to species identity (mostly to their shade tolerance and growth ability, as also found by Liancourt et al., 2005) and to the capacity of the neighbourhood to take up resources, in particular light.

Unexpectedly, we did not detect any significant indirect facilitation (*sensu* Levine, 1999) in this study *i.e.* the negative effect of the neighbourhood on resources (light and water here) was not outbal-

anced by an indirect positive effect due to herb limitation. Competition by the herb layer is a major factor affecting tree seedling development in water-stressed systems (e.g. Ludwig et al., 2004; Cuesta et al., 2010), and suppression or limitation of the ground vegetation by nurse plants (trees or shrubs) has often been reported to lead to facilitation in both temperate and Mediterranean conditions (Pages and Michalet, 2003; Maestre et al., 2004; Cuesta et al., 2010). In the unweeded treatment, herb abundance decreased sharply with light availability from the control to the pine treatments, and was lowest in the treatments with Coronilla shrubs (Prévosto et al., 2012). However, despite this herb limitation, target oaks always performed better in the control treatment than in the other neighbour treatments in the unweeded conditions. We detected an alleviation of the competitive interactions only in the unweeded treatment compared with the weeded treatments, particularly marked for diameter growth. For instance, in the unweeded Low pine treatment, the target oaks benefited from a higher light availability than in the other pine treatments, but this advantage was partially offset by the growth of a more abundant herb layer. As a result, the magnitude of the growth response among neighbour treatments was reduced in the unweeded compared with the weeded treatment.

These results are in line with those of Jensen et al. (2011) who tested the effects of shrubs and herbaceous vegetation on *Q. robur* seedlings in a three-year experiment. They showed that shrubs indirectly facilitated oak growth, but only transiently, and that the net interaction outcome shifted to competition at the end of the experiment.

4.2. Influence on morphology

We used height/diameter ratio and crown width as two basic descriptors of plant morphology in this study. We showed that slenderness was increased and crown width reduced in the treatments with neighbours compared with the control, thus supporting our second hypothesis: "stem form was improved by the neighbour treatments". By contrast, oaks growing in open conditions tended to develop larger crowns, numerous shoots and to lose apical dominance, resulting in a bushy morphology (Mediavilla and Escudero, 2010). These results were expected and illustrate the "shade avoidance syndrome" (Grime, 2001) due to reduction of light availability and also modifications of light quality. Light reduction can promote higher allocation of resources to stem elongation than to lateral branches (Takenaka, 2000). Besides, the presence of neighbours around oak seedlings also formed a physical barrier to lateral crown extension, explaining reduced crown width in these conditions. Amelioration of the stem form was also noted by Prévosto and Balandier (2007) in an experiment in which target beech seedlings were introduced simultaneously with Scots pine and silver birch neighbours. Löf et al. (2014) reported thinner branches in the crown of some target species planted with silver birch or hybrid larch neighbours. Similarly, Saha et al. (2012) reported that target oaks quality benefitted from the presence of trainer trees in group plantings and Medhurst et al. (2003) found a loss of apical dominance and thicker branches of Acacia melanoxylon target trees in the absence of Pinus radiata nurses. It should be noted that the results obtained in this study mostly apply to an establishment phase and that a longer period of study is needed to determine whether the influence of treatments on tree form could persist.

4.3. Implications for management

There is a growing interest in forest managers establishing mixed rather than monospecific plantations, in particular to develop facilitative interactions favouring survival and growth, and to increase wood quality. However, in the light of the results obtained in this experiment, mixed plantations also face serious limitations and call for adaptive operations. We used a fastgrowing nitrogen-fixing shrub species (Coronilla) because we expected a benefit in terms of growth through amelioration of soil fertility and efficient control of the competitive ground vegetation. However, the shrub developed too fast, competing with the target oaks and impairing their development. Competition was particularly marked for the deciduous Q. pubescens, which is more lightdemanding than the evergreen Q. ilex. Competition was also observed with the neighbouring pines, although it was much less intense and differed in time. Active management is thus needed to curb the negative influence of the neighbourhood on seedling development (e.g. thinning at regular time intervals), although this strategy can sometimes be unrealistic in real forest management for economic reasons. Another way would be to use specific spatial arrangements during the plantation operation (e.g. introducing species in blocks or in multiple rows) or different time sequences (e.g. deferring the introduction of the target species) (see Kelty, 2006). Mixed plantations are thus quite complex to set up and first require clear prioritisation of the objectives to be reached: maximising the production of the whole stand, focusing on the survival of the target plants, favouring their growth, improving their stem quality, etc. These choices must be made to select the most appropriate attributes of the target and neighbour plants. Among the criteria to be selected, life-form alone is not sufficient; the capacity of the species to take up resources is also of prime importance.

Acknowledgments

This study was supported by the French Region Provence-Alpes-Côte d'Azur and the French Minister of Ecology (MEDDE-DEB).

The authors are especially grateful to R. Estève, JM Lopez, M. Audouard, F. Guerra, C. Travaglini, A. N'Daye, and W. Martin for data collection. The authors also thank C. Ripert for his collaboration.

References

- Barbier, S., Gosselin, F., Balandier, P., 2008. Influence of tree species on understory vegetation diversity and mechanisms involved. A critical review for temperate and boreal forests. For. Ecol. Manage, 254, 1–15.
- Callaway, R.M., 2007. Positive Interactions and Interdependence in Plant Communities. Springer, Dordrecht.
- Castro, J., Zamora, R., Hódar, J.A., Gómez-Aparicio, L., 2004. Benefits of using shrubs as nurse plants for reforestation in Mediterranean mountains: a 4-year study. Restor. Ecol. 12, 352–358.
- Cuesta, B., Villar-Salvador, P., Puértolas, J., Rey Benayas, J.M., Michalet, R., 2010. Facilitation of *Quercus ilex* in Mediterranean shrubland is explained by both direct and indirect interactions mediated by herbs. J. Ecol. 98, 687–696.
- Felton, A., Lindbladh, M., Brunet, J., Fritz, O., 2010. Replacing coniferous monocultures with mixed-species production stands: an assessment of the potential benefits for forest biodiversity in northern Europe. For. Ecol. Manage. 260, 939–947.
- Forrester, D.I., Bauhus, J., Cowie, A.L., Vanclay, J.K., 2006. Mixed-species plantations of *Eucalyptus* with nitrogen fixing trees: a review. For. Ecol. Manage. 233, 211–230.
- Forrester, D.I., 2015. Transpiration and water-use efficiency in mixed-species forests versus monocultures: effects of tree size, stand density and season. Tree Physiol. 35, 289–304
- Gauthier, M., Zellers, K.E., Löf, M., Jacobs, D.F., 2013. Inter- and intra-specific competitiveness of plantation-grown American chesnut (*Castanea dentata*). For. Ecol. Manage. 291, 289–299.
- Gómez-Aparicio, L., Zamora, R., Gómez, J.M., Hódar, J.A., Castro, J., Baraza, E., 2004. Applying plant facilitation to forest restoration: a meta-analysis of the use of shrubs as nurse plants. Ecol. Appl. 14, 1128–1138.
- Gómez-Aparicio, L., 2009. The role of plant interactions in the restoration of degraded ecosystems: a meta-analysis across life-forms and ecosystems. J. Ecol. 97, 1202–1214.
- Grime, J.P., 2001. Plant Strategies and Vegetation Processes and Ecosystems Properties, second ed. John Wiley & Sons Ltd, Chichester, UK.
- Grossiord, C., Granier, A., Ratcliffe, S., Bouriaud, O., Bruelheide, H., Checko, E., Forrester, D.I., Dawud, S.M., Finer, L., Pollastrini, M., Scherer-Lorenzen, M., Valladares, F., Bonal, M., Gessler, A., 2014. Tree diversity does not always improve resistance of forest ecosystems to drought. PNAS 111, 14812–14815.
- Jactel, H., Brockerhoff, E.G., 2007. Tree diversity reduces herbivory by forest insects. Ecol. Lett. 10, 835–848.
- Jensen, A.M., Löf, M., Gardiner, E.S., 2011. Effects of above- and below-ground competition from shrubs on photosynthesis, transpiration and growth in *Quercus robur* L. Environ. Exp. Bot. 71, 367–375.
- Kelty, M.J., 2006. The role of species mixture in plantation forestry. For. Ecol. Manage. 233, 195–204.
- Levine, J.M., 1999. Indirect facilitation: evidence and predictions from a riparian community. Ecology 80, 1762–1769.
- Liancourt, P., Callaway, R.M., Michalet, R., 2005. Stress tolerance and competitiveresponse ability determine the outcome of biotic interactions. Ecology 86, 1611–1618.
- Löf, M., Bolte, A., Jacobs, D.F., Jensen, A.M., 2014. Nurse trees as a forest restoration tool for mixed plantations: effects on competing vegetation and performance in target tree species. Restor. Ecol. 22, 758–765.
- Ludwig, F., Dawson, T.E., Prins, H.H.T., Berendse, F., Kroon, H., 2004. Below-ground competition between trees and grasses may overwhelm the facilitative effects of hydraulic lift. Ecol. Lett. 7, 623–631.
- Maestre, F.T., Cortina, J., Bautista, S., 2004. Mechanisms underlying the interaction between *Pinus halepensis* and the native late-successional shrub *Pistacia lentiscus* in a semi-arid plantation. Ecography 27, 776–786.
- Mediavilla, S., Escudero, A., 2010. Differences in biomass allocation patterns between saplings of two co-occurring Mediterranean oaks as reflecting different strategies in the use of light and water. Eur. J. For. Res. 129, 697–706.
- Medhurst, J.L., Pinkard, E.A., Beadle, C.L., Worledge, D., 2003. Growth and stem form responses of plantation-grown *Acacia melanoxylon* (R. Br.) to form pruning and nurse-crop thinning. For. Ecol. Manage. 179, 183–193.
- Padilla, F.M., Pugnaire, F.I., 2006. The role of nurse plants in the restoration of degraded environments. Front. Ecol. Environ. 4, 196–202.
- Pages, J.P., Michalet, R., 2003. A test of the indirect facilitation model in a temperate hardwood forest of the northern French Alps. J. Ecol. 91, 932–940.
- Paquette, A., Messier, C., 2011. The effect of biodiversity on tree productivity: from temperate to boreal forests. Global Ecol. Biogeogr. 20, 170–180.
- Prévosto, B., Balandier, P., 2007. Influence of nurse birch and Scots pine seedlings on early aerial development of European beech seedlings in an open-field plantation of Central France. Forestry 80, 253–264.
- Prévosto, B., Monnier, Y., Ripert, C., Fernandez, C., 2011a. Can we use shelterwoods in Mediterranean pine forests to promote oak seedling development? For. Ecol. Manage. 262, 1426–1433.

- Prévosto, B., Monnier, Y., Ripert, C., Fernandez, C., 2011b. Diversification of *Pinus halepensis* by sowing *Quercus ilex* and *Quercus pubescens* acorns: testing the effects of different vegetation and soil treatments. Eur. J. For. Res. 130, 67–76.
- Prévosto, B., Monnier, Y., Ripert, C., Fernandez, C., 2012. To what extent do time, species identity and selected plant response variables influence woody plant interactions? J. Appl. Ecol. 49, 1344–1355.
- Quézel, P., Barbero, M., 1992. Le pin d'Alep et les espèces voisines: répartition et caractères écologiques généraux, sa dynamique récente en France méditerranéenne. For. Méd. 13, 158–170.
- Rey Benayas, J.M., Navarro, J., Espigares, T., Nicolau, J.M., Zavala, M.A., 2005. Effects of artificial shading and weed mowing in reforestation of Mediterranean abandoned cropland with contrasting *Quercus species*. For. Ecol. Manage. 212, 302–314.
- Saha, S., Kuehne, C., Kohnle, U., Brang, P., Ehring, A., Geisel, J., Leder, B., Muth, M., Petersen, R., Peter, J., Ruhm, W., Bauhus, J., 2012. Growth and quality of young oaks (*Quercus robur* and *Quercus petraea*) grown in cluster plantings in central Europe: a weighted meta-analysis. For. Ecol. Manage. 283, 106–118.
- Takenaka, A., 2000. Shoot growth responses to light microenvironment and correlative inhibition in tree seedlings under a forest canopy. Tree Physiol. 20, 987–991.
- Van der Waal, C., de Kroon, H., de Boer, W.F., Heitkonig, I.M.A., Skidmore, A.K., de Knegt, H.J., et al., 2009. Water and nutrients alter herbaceous competitive effects on tree seedlings in a semi-arid savanna. J. Ecol. 97, 430–439.
- Vilà, M., Vayreda, J., Comas, L., Ibañez, J.J., Mata, T., Obón, B., 2007. Species richness and wood production: a positive association in Mediterranean forests. Ecol. Lett. 10, 241–250.

ANNEXE II:

SEMER LES CHÊNES MÉDITERRANÉENS

QUERCUS ILEX ET QUERCUS PUBESCENS:

POURQUOI, COMMENT ET AVEC QUELLE RÉUSSITE

(REVUE FORÊT MÉDITERRANÉENNE)

Semer les chênes méditerranéens Quercus ilex, Quercus pubescens : pourquoi, comment et avec quelle réussite ?

par Bernard PRÉVOSTO, José A. REQUE, Christian RIPERT, Jordane GAVINET, Roland ESTÈVE, Jean-Michel LOPEZ et Fabien GUERRA

Le semis de glands de chêne est une pratique très ancienne en région méditerranéenne. Elle a cependant été souvent abandonnée au profit de la plantation. Dans cet article, les auteurs font le point sur cette technique délaissée et la revisite à la lumière des récentes expérimentations qui ont été conduites dans le sud-est de la France et le nord de l'Espagne.

Il existe quelques 500 espèces de chêne dans le monde, qui peuplent une grande diversité de milieux, plus particulièrement en Amérique du Nord, Europe et ouest de l'Asie. Les gestionnaires privilégient la régénération naturelle pour renouveler les peuplements mais utilisent aussi la régénération artificielle notamment pour la restauration de peuplements dégradés ou d'afforestations de terres agricoles. Déjà durant la période romaine, des agronomes tels que Cato, Varro ou Columella recommandaient la technique du semis direct pour la régénération de la Glandaria silva. Cette méthode a d'ailleurs été très largement utilisée en Europe méditerranéenne pour la régénération artificielle des chênes jusqu'au début du XXe siècle. Ainsi, dans son traité de sylviculture sur le chêne vert de 1879, Regimbeau notait que « de tous les procédés de repeuplements, le semis est le plus naturel, le plus simple, le plus économique, le plus sûr et conséquemment le plus pratique ». Par la suite, elle a été remplacée largement par la plantation. Actuellement, on constate un certain regain d'intérêt pour le semis direct pratiqué dans des habitats variés à travers le monde : forêts alluviales dans le sud-est des Etats-Unis (Allen et al., 2004 ; Dey et al., 2007), forêts des pentes de l'Himalaya (Thadani, 2008), forêts du nord de l'Europe (MADSEN et LÖLF, 2005) ou système sylvo-pastoral du sud de l'Espagne (Leiva et al., 2013) pour ne citer que quelques exemples.

	Semis	Plantation
Installation	- Coût faible en général (si graines facilement disponibles) - Date du semis plus flexible. - Mise en place très facile.	- Méthode plus coûteuse : production du plant, transport, plantation Fenêtre temporelle plus étroite Mise en place plus difficile en particulier sur les sols superficiels à forte pierrosité.
Survie et croissance	- Survie initiale plus faible : sensibilité forte de la plantule aux risques biotiques (prédation, compétition) et abiotiques (stress hydrique, températures extrêmes) Plantules survivantes plus adapté aux conditions environnementale - Développement optimal du système racinaire Croissance initiale plus faible en général (compétition par la végétation en particulier).	réserves. es - Crise de transplantation.
Risques sanitaires	 Prédation des glands par les petits rongeurs. Prédation des glands par les sangliers. Problèmes phytosanitaires réduits. 	- Pas de dégâts par ce type de prédation. - Un tel risque n'existe pas mais les sangliers attirés par le substrat de plantation peuvent déchausser les plants. - Transmission possible de maladies durant l'élevage en pépinière (par exemple <i>Phytophthora</i>).

Tab. I (ci-dessus):

Comparaison entre le semis et la plantation.

Photos 1 (ci-dessous):

La plantation nécessite des travaux importants et une organisation rigoureuse (a).

Le semis au contraire est une opération plus légère et plus souple (b).

Photos C. Ripert.

Dans cet article nous présentons les avantages mais aussi les limites du recours à la technique du semis direct pour les deux espèces de chêne les plus répandues dans le sud de la France, le chêne blanc (*Quercus pubescens*) et le chêne vert (*Quercus ilex*). Nous rappelons ensuite les principales étapes de cette méthode et les facteurs biotiques et abiotiques à prendre en compte pour la réussite du semis.

Semer ou planter?

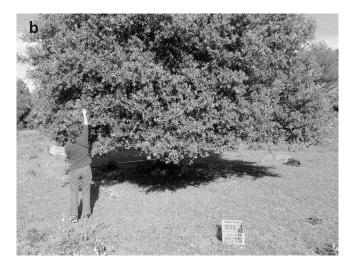
La constitution d'un peuplement de chêne peut se faire par introduction de glands (semis) ou de plants (plantation). Chacune de ces deux techniques présente des avantages et des limites (Cf. Tab. I). La plantation présente l'avantage d'une croissance plus rapide des jeunes arbres mais ceux-ci doivent surmonter au préalable une crise de transplantation liée au passage des conditions de pépinière aux conditions du milieu naturel. C'est une technique coûteuse : une préparation du sol est souvent nécessaire, il convient d'utiliser des plants en godets d'un volume suffisant (minimum 1L), la mise en place nécessite plus de moyens. Le semis au contraire est une solution généralement économique et rapide pour l'installation des plants (Cf. Photos 1).

Un gros avantage du semis est le développement sans contrainte du système racinaire et la mise en place d'un pivot qui atteindra plusieurs mètres de long au cours de la vie de l'arbre et permettra son alimentation en eau. Récemment, des chercheurs étudiant l'impact de sécheresses sur le développement









de chênes pédonculés (Quercus robur) adultes en milieu tempéré, ont montré clairement que les individus issus de plants, dont le pivot avait été coupé en pépinière, présentent un système racinaire moins profond et une croissance plus faible (ZADWORNY et al., 2014). A l'inverse, les chercheurs ont constaté que les individus issus de semis présentent des pivots pénétrant plus profondément dans le sol ce qui leur assure un meilleur accès à l'eau et une croissance plus stable lors des épisodes secs. Le développement du système aérien des plantules est en revanche souvent plus lent et celles-ci sont plus fragiles les premières années car, contrairement au plant introduit, les plantules ne bénéficient que de réserves limitées. Le recours au semis direct est souvent utilisé pour un enrichissement de peuplement, pour compléter une régénération naturelle trop éparse ou pour réaliser une opération de restauration en particulier dans les terrains difficiles. Plus récemment, la diversification des peuplements monospécifiques à pin d'Alep (Pinus halepensis) par semis direct a été reconnue comme une technique viable pour augmenter la résilience des forêts (Prévosto et al. 2010, 2011).

Récolter et conserver les glands

Où récolter les glands?

La fructification des chênes est très variable d'un individu à l'autre et dans le temps avec la présence de pics de production de glands certaines années. L'observation de la fructification des chênes adultes en fin d'été



permet de connaître s'il s'agit d'une « bonne » ou d'une « mauvaise année » pour la récolte.

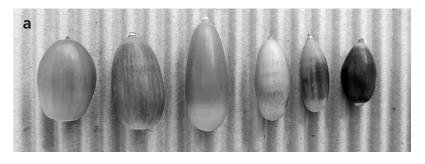
Le choix des sites de récolte et des arbres doit s'appuyer sur quelques critères simples :

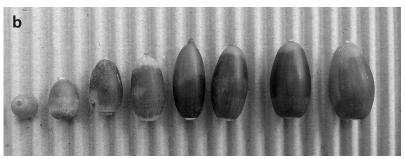
- choisir des semenciers géographiquement proches du site à ensemencer et dans des situations écologiques similaires en particulier pour l'altitude, la géologie (roche calcaire ou acide) et les conditions d'alimentation en eau (par exemple en évitant les fonds de vallon ou ripisylves!),
- récolter sur plusieurs sites si possible et sur plusieurs arbres dans chaque site : cela permet d'assurer une diversification génétique des semences,
- prendre des glands sains et mûrs, les plus gros possibles sur des arbres bien conformés et vigoureux.

Quand et comment récolter ?

Les glands sont récoltés entre octobre et novembre. Une méthode adaptée est de les récolter sur l'arbre, quand les glands sont mûrs, juste avant leur chute (ils se détachent alors facilement de leur cupule), soit par prélèvement direct, soit en gaulant les arbres (Cf. Photos 2) et en recueillant les glands sur une bâche ou à terre. En effet, plus les

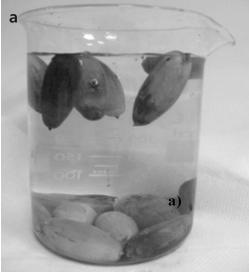
Photos 2: Récolte des glands par gaulage (a, chêne blanc) ou directement sur l'arbre (b, chêne vert) en ne sélectionnant que les glands qui sont à maturité se détachant facilement de la cupule (c, chêne vert). Photos C. Ripert.





Photos 3: Glands de chêne vert montrant · a) la variabilité des formes et des tailles entre individus (masse variant de 1,8 à 6,7g); b) les différences de taille pour un même individu (masses variant de 0,5 à 4,7g). Il faut privilégier la récolte des glands les plus lourds, sans défauts et sur plusieurs individus. Photos C. Ripert.

glands ont séjourné sur le sol et plus ils sont susceptibles d'être parasités ou endommagés. Une récolte plus tardive de glands au sol déjà germés est possible selon les années et les sites. Dans ce cas, le gland doit être ramassé lorsque la radicule n'est pas trop longue (< 5mm) car celle-ci peut être cassée lors de la manipulation. Les chênes produisent des glands dont la forme peut être assez contrastée entre les arbres, et leurs dimensions sont très variables même pour un seul individu (Cf. Photos 3). Dans tous les cas il faut éviter les glands les plus petits, qui contiennent peu de réserves et sont moins favorables à la germination et au développement initial de la plantule. La masse du gland est reconnu comme un facteur important de succès de la germination et de la

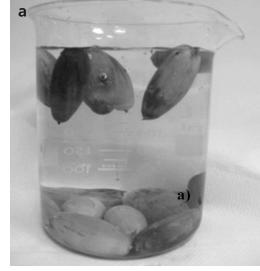


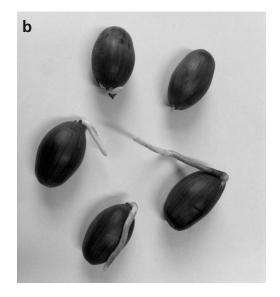
croissance initiale du semis (Pérez-Ramos et al., 2010). En fait, la plupart des études confirment un vieux dicton espagnol. La semence utilisée pour le semis doit suivre la règle des trois P: Parda (brune), Pesada (lourde), *Plana* (pleine).

Trier et conserver les glands

Une fois récoltés, les glands peuvent être triés visuellement en éliminant les percés. Ils sont ensuite immergés dans l'eau, les glands surnageant sont alors éliminés (Cf. Photo 4a). Cette méthode permet aussi de réhydrater les glands qui sont un peu trop desséchés.

Le mieux est de semer les glands le plus rapidement possible après leur collecte. Ils peuvent être néanmoins conservés dans un endroit très frais (0-2°C environ), humide à l'abri de la lumière pendant 3-4 mois jusqu'à leur installation. Par exemple en les disposant dans des caisses avec un substrat drainant et humide, du sable ou mieux de la tourbe humidifiée qui procure une certaine aération. Elles sont ensuite placées dans un réfrigérateur, en prenant soin de ne pas geler les glands même si, en principe, ils supportent des températures jusqu'à -1°C. Il faut veiller à éviter tout desséchement des semences à partir de la récolte jusqu'à la mise en terre. Aussi est-il nécessaire de contrôler régulièrement les lots en conservation, une fois par semaine est idéal. Les conservations sur une période plus longue doivent être confiées à des spécialistes. Les glands finissent par germer (sortie de la radicule, Photo 4b) et cela d'autant plus rapidement que la température est élevée. Le gland germé peut être bien sûr utilisé pour





stades de germination. Il faut éviter de manipuler les glands dont la radicule est trop longue. Photos 4a J. Gavinet,

a) L'opération de flottage permet de trier les glands sains (qui coulent) de ceux percés (qui flottent). b) Glands à différents

Photos 4:

4b C. Ripert.

le semis, car l'on est sûr dans ce cas de sa viabilité, mais il faut éviter des radicules trop longues car susceptibles d'être endommagées lors du transport et de l'installation.

Installer sur le terrain

Quand semer?

La mise en terre des glands se fait habituellement entre novembre et février. Il est préférable de se rapprocher du cycle naturel en semant en fin d'automne afin de bénéficier des pluies et permettre une germination rapide (surtout pour le chêne blanc, la germination du chêne vert étant plus tardive). Les plantules issues des semis précoces semblent mieux résister au passage de la première saison sèche (Vuillemin, 1980). En effet, le semis d'automne permet un meilleur développement du pivot et favorise donc la survie de la plantule lors du passage de la première sécheresse estivale.



Le chêne pubescent a une croissance plus rapide mais est plus exigeant en eau (et aussi en lumière) que le chêne vert. On le trouve préférentiellement dans l'étage du supra-méditerranéen, à l'étage inférieur du méso-méditerranéen il occupe des situations où le bilan hydrique est favorable (vallons, bas de pente, sols épais). L'observation des chênes existants et de leur vigueur dans la zone à semer et dans des conditions écologiques similaires, constitue une bonne indication pour déterminer si l'un des deux chênes est plus adapté que l'autre.

L'enfouissement des glands

Les glands semés sur le sol ou sous la litière ont très peu de chance d'échapper à la prédation et l'émergence est également réduite. L'enfouissement est toujours conseillé car il permet de restreindre la prédation, même si celle-ci peut demeurer très élevée selon les sites, et d'améliorer la germination et l'émergence en limitant les risques de dessiccation (Gómez. 2004). L'enfouissement recommandé est généralement de 4-5cm. Les enfouissements plus profonds sont moins favorables à l'émergence qui se produit plus tardivement, mais limi-



tent la prédation ce qui au final peut être bénéfique. Par exemple Vuillemin (1980) sur des expérimentations de semis de chêne vert et chêne blanc dans les Alpes-Maritimes obtient, lorsque les glands sont enfouis à 5 cm, une germination à 5 mois de seulement 4% en raison de la prédation par les petits rongeurs contre 32 % pour un enfouissement à 10 cm. Lors d'opérations de reboisement par semis aux Etats-Unis, Allen et al (2004) soulignent la possibilité de placer les glands profondément (10-15 cm) malgré une germination plus réduite, lorsque les rongeurs sont abondants ou lorsque le sol peut geler ou se dessécher en surface.

Nous recommandons toujours d'enfouir les glands à quelques centimètres de profondeur même si une protection est en place. Ainsi lors d'une expérimentation dans une pinède à Barbentane, nous avons installé des petites cages métalliques (grille de 10cm X 10cm, maille=6mm), contenant chacune 3 glands, qui ont été ensuite disposées sous la litière (Photo 1b). Malgré la protection les rongeurs ont réussi à prédater 17% des 800 cages introduites! Les cages ont été extraites de dessous la litière et les glands consommés au moins partiellement à travers le grillage (Cf. Photo 5). Lorsque l'année suivante l'expérience a été répétée avec un enfouissement plus profond des cages, une telle prédation n'a plus été observée.

Photo 5:

Glands consommés malgré la protection : les cages introduites à trop faible profondeur ont été tirées en surface par les rongeurs qui ont consommé une partie des glands à travers la grille. Photo C. Ripert.

Un travail du sol plus intense est-il profitable? Dans nos expérimentations nous avons testé deux modalités de travail du sol sur sol calcaire : une ouverture manuelle du potet recevant les glands et une ouverture à la tarière mécanique (Cf. Photo 6a) permettant un ameublissement du sol sur 40 à 50 cm. Nous n'avons noté aucune différence sur la croissance ou la survie des semis au cours des années suivantes. Sans doute le travail mécanique est-il bénéfique sur des terrains compacts et superficiels ce qui n'était pas le cas de nos expérimentations. Le sujet est en fait controversé : certaines études montrent par exemple un effet bénéfique d'une ouverture à la pelle mécanique sur la plantation de chênes vert ou de pins d'Alep (par exemple Bocio et al., 2004) alors que d'autres notent le contraire (NAVARRO et al., 2006). Dans cette dernière étude, l'effet négatif était expliqué par la possible remontée en surface de larges quantités de calcaire du matériau sous-jacent. En fait, nous manquons de références pour analyser plus complètement les effets du travail mécanique sur le développement des semis. Lors du recours à une installation mécanisée, il faut donc veiller à ne pas remonter de grosses quantités de calcaire pulvérulent et à ne pas retourner et enfouir la couche organique de surface. Des conditions qui peuvent être obtenues par une installation à la tarière mécanique (Cf. Photos 6).

Travailler ou non le sol?

Protéger les glands de la prédation

Prédation par les rongeurs et options de protection

L'impact de la prédation des glands par les petits rongeurs est toujours extrêmement fort dans toutes les études. Leverkus et al (2013) dans le sud-est de l'Espagne observent des prédations de 90% des glands par les rongeurs et de 4% par les sangliers (Sus scrofa). De même Vuillemin (1980) note que seulement 4% des glands enfouis sans protection contre les rongeurs réussissent à germer. Les mulots (Apodemus sylvaticus) sont les principaux prédateurs dans les forêts du sud de la France d'après les piégeages effectuées dans des chênaies (ORSINI, 1979). Lorsque les ressources alimentaires sont faibles, années où les glandées sont peu importantes par exemple ou fin de l'hiver, la pression de prédation est maximale. Orsini (1979), dans une expérimentation conduite dans une garrigue du Var, note que des placettes contenant 120 glands sur 1m2 peuvent être pillées en une seule nuit (Cf. Photo 7). L'auteur relève aussi une préférence alimentaire des rongeurs pour les glands de chêne pubescent, puis de chêne vert et enfin de chêne kermès (Quercus coccifera). Cependant une étude conduite en Catalogne (SUNYER et al., 2014) montre que les mulots préfèrent les glands fraîchement tombés. Ainsi, préfè-

Photos 6: Installation des semis à la tarière mécanique dans des peuplements de pin d'Alep éclaircis : a) expérimentation de St-Mitre (Bouches-du-Rhône) b) expérimentation dans le Nord de l'Espagne. Photo 6a C. Ripert, 6b Photo J. Reque.





rent-ils d'abord le chêne blanc au chêne vert, puis le contraire. La pression de prédation s'exerce donc de façon similaire sur les deux espèces sur l'ensemble de la saison. Rappelons qu'en dehors de ce rôle de prédation, les rongeurs contribuent aussi à la dissémination des glands en établissant des caches alimentaires. Par exemple, dans la Sierra Nevada (Espagne), Gómez et al (2008) étudiant le devenir de 3 200 glands de chêne vert notent que 99% des glands sont soit consommés (pour 66%) soit dispersés (33%). Pour les glands dispersés, seuls 7,4 % sont enfouis dans des caches, avec toujours un seul gland par cache, le reste étant consommé. Au final, seulement 1,3% des 3200 glands sont encore vivants au printemps suivant.

Protéger les semences contre les rongeurs nécessite la pose d'une protection mécanique. En effet, l'efficacité des répulsifs chimiques testés est controversée dans la littérature : par exemple les répulsifs à base de capsaïcine (composant actif du piment) sont notés efficaces pour certains auteurs (WILLOUGHBY et al., 2011) mais sans effets pour d'autres (LERVERKUS et al., 2013). Une technique simple, rapide et fiable consiste à faire un trou







(= potet) de 5 cm de profondeur et de 15 cm de côté. Quelques glands (par exemple 3) sont mis dans le potet puis recouverts de terre. Une grille métallique pour protéger les glands des petits rongeurs, est alors posée et recouverte à son tour d'un peu de terre. Afin de faciliter l'oxydation des grilles métal-





Photo 7: Transport des glands par un mulot la nuit. Les rongeurs et principalement le mulot sont de grands consommateurs de glands, mais ils participent aussi à la redistribution des semences. Photo P. Orsini, 1979.

Photos 8:

Les différentes étapes de l'installation du semis :
a - un potet est ouvert (5 cm de profondeur) et quelques glands sont déposés,
b - les glands sont recouverts d'un peu de terre et une grille métallique est placée comme protection contre les petits rongeurs, c - la grille est recouverte de terre,
d - une protection contre

liques dans le temps, celles-ci peuvent être préalablement mises à tremper dans une solution d'acide chlorhydrique dilué pendant 24h. Il convient de poser aussi une protection autour du futur plant pour prévenir des dommages par les herbivores (Cf. Photos 8). Evidemment ce dispositif ne permet pas d'assurer une protection contre le sanglier qui peut consommer sans problème les glands.

Lorsque les glands ont été correctement triés et conservés puis soigneusement installés sur le terrain avec une protection contre les rongeurs, le taux d'émergence des plantules est satisfaisant. Dans nos expérimentations de semis de chênes blanc et vert dans des pinèdes à pin d'Alep (Bouches-du-Rhône) nous avons noté une levée de 60 à 80% selon les conditions d'expérimentation.

Prédation par les sangliers et options de protection

La prédation par les sangliers est devenue un problème récurrent avec l'explosion des populations au cours des deux dernières décennies. La prédation s'effectue sur les glands mais aussi sur les jeunes plantules, particulièrement lorsque le gland est encore présent (Gómez et Hódar, 2008). Dans des expérimentations conduites à St-Mitre-les-Remparts, sur un total de 210 points de semis installés en automne, 99% ont été pré-

datés par les sangliers au cours de l'hiver. Il faut noter que la présence forte de sangliers limite l'abondance et donc la prédation des petits rongeurs (Muñoz et al, 2009). Mais pour le forestier ce n'est qu'un mal pour un autre! En effet, la protection contre le sanglier nécessite la pose de clôtures électriques ou mécaniques qui ont fait la preuve de leur efficacité (voir par exemple Balleux et Van LERBERGHE, 2001) mais qui requièrent un entretien régulier et un investissement lourd. On peut signaler que des dispositifs de protection individuelle sont en cours d'élaboration pour faire face à ce problème. REQUE et Martin (2015) proposent un nouveau type de protection individuelle contre les rongeurs, herbivores et les sangliers qu'ils ont testé dans le nord de l'Espagne (province de Castille-et-León). Celui-ci se compose d'un cylindre, formé d'une grille métallique de maille 6 mm (diamètre du fil 0,6 mm), se terminant par un cône renversé destiné à recevoir les glands (Cf. Photos 9). Le dispositif est conçu pour obtenir un développement racinaire normal du plant. A la jonction du cylindre et du cône, une collerette assure la stabilité de l'ensemble et empêche les petits rongeurs de forer à la verticale. Une sphère biodégradable (les auteurs utilisent une galle de chêne) placée dans le cylindre empêche l'accès aux glands par le dessus. Les sangliers peuvent bousculer la protection mais, ne pouvant consommer les glands, ils ne

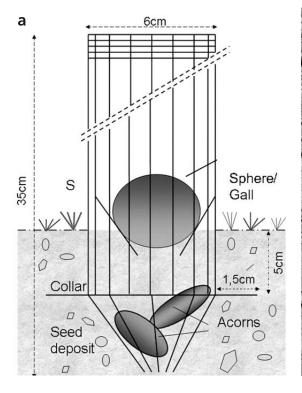
Photos 9 : Dispositif de protection individuelle pour les semis

individuelle pour les semis conçu par Reque et MARTINE (2015).

a) schéma du dispositif;
b) plant de chêne vert de 2,5 ans;
c) plant de chêne de 1 an (le grillage qui n'a pas été traité dans ce cas là, commence à s'oxyder).

Photos J. Reque.

Voir aussi : http://www.oepm.es/pdf/ ES/0000/000/02/38/34/ES -2383420_B1.pdf







poursuivent pas leur action. Le cylindre assure aussi une protection du plant contre les herbivores. Dans leur essai en milieu naturel dans des pinèdes à pin d'Alep éclaircies, les auteurs ont ainsi noté que seulement 9% des protections ont été endommagées par les sangliers sans que ceux-ci ne puissent accéder aux glands. Les auteurs ont par ailleurs noté un taux de survie comparable (>70%) la première année à celui des plants installés en conteneur et avec protection.

Choisir les habitats pour le semis

L'influence du milieu sur la réussite du semis

Les formations végétales et les conditions de milieu dans lesquelles sont introduits les semis ont une importance considérable sur la réussite ou non de l'opération (Cf. Photos 10). VUILLEMIN (1980) dans son étude de la régénération du chêne blanc et du chêne vert dans les Alpes-Maritimes note que les milieux les plus favorables sont les pinèdes et les fruticées. Les formations herbacées et

les formations dénudées sont très défavorables. Les chênaies sont aussi des milieux peu favorables ce qui est en accord avec l'absence de régénération naturelle pérenne dans ces forêts (PRÉVOSTO et al., 2013). Le rôle positif des pinèdes se traduit par une plus forte survie des plantules ce que confirment plusieurs études (Gómez et Hódar, 2008; Puerta-PIÑERO et al, 2007). Cependant, dans ces formations, la structure du peuplement et la végétation au sol jouent un grand rôle. Les peuplements fermés sont défavorables à la survie et à la croissance, en particulier celles du chêne blanc moins tolérant à l'ombre. Dans une expérimentation dans laquelle des semis de glands ont été installés sous des couverts de pin plus ou moins ouverts (surface terrière de 30, 20 ou 10 m²/ha), les résultats montrent que les couverts fermés sont toujours défavorables à la survie et à la croissance (Cf. Fig. 1a). Les couverts clairs sont plus favorables car la disponibilité en lumière y est plus forte mais, lorsque c'est le cas, le développement d'un tapis de graminées peut être très pénalisant (Cf. Fig. 1b). Dans des expérimentations de semis de glands avec protection dans le nord de l'Espagne, Manrique et Reque (2014) ont trouvé, dès la seconde année, un taux de survie des plantules plus fort dans les pinèdes éclaircies que dans les milieux ouverts (res-

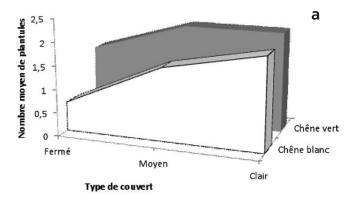








Photos 10: Les habitats offrent des conditions contrastées de développement des semis plutôt favorables dans les pinèdes (a) et les garrigues ouvertes (b) mais moins favorables dans les chênaies (c) ou même très contraignantes en cas de forte couverture herbacée (d). Photos C. Ripert.



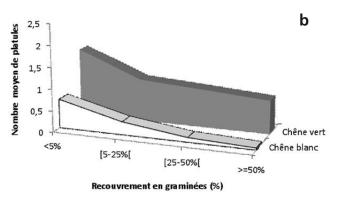


Fig. 1:

Nombre moyen
de plantules vivantes
par point de semis
de 3 glands sous pinède
à pin d'Alep:
a) en fonction du couvert
de la canopée (St-Mitre,
survie à 6 ans) et
b) en fonction
du recouvrement
en graminées
(Barbentane,
survie à 3 ans).

pectivement 60% et 30%). Alors que la mortalité durant la seconde saison sèche fut à peu près nulle sous pin, en plein découvert plus d'un tiers des plantules n'a pas survécu.

L'effet « nurse » buisson

En région méditerranéenne c'est la chaleur et la sécheresse du premier été qui entraînent la plus grande mortalité des semis. La végétation environnante joue un rôle en permettant d'atténuer, dans certaines limites, les contraintes du climat. On parle alors de facilitation ou d'effet « nurse ».

Il est utile, en particulier dans les zones les plus sèches, d'installer les glands sous ou en périphérie de buissons (Cf. Photos 11) plutôt qu'en plein découvert (Gómez-Aparicio et al., 2004). Le couvert du buisson limite l'ensoleillement et le desséchement et favorise la survie. On privilégiera pour les mêmes raisons une installation au nord du buisson. La prédation des glands par les petits rongeurs est plus importante sous

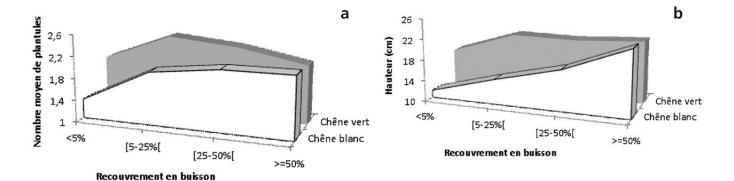
buisson qu'en zone découverte, d'où la nécessité d'une protection, mais l'effet est bénéfique sur la survie (SMIT et al., 2008). Les buissons offrent aussi une protection contre l'herbivorie. Dans les chênaies du centre de l'Espagne parcourus par les cerfs (Cervus elaphus) et les sangliers, Perea et Gil (2014) observent ainsi que la survie de jeunes plantules de chêne est toujours améliorée sous couvert d'un buisson. Ils notent que les buissons avec une défense mécanique (dans leur étude les épines de la ronce) offrent une protection plus efficace contre le sanglier. En revanche, les buissons avec une défense chimique, comme le romarin non consommé en raison des composés aromatiques qu'il contient, protègent mieux des herbivores.

Même sous couvert forestier, le buisson peut jouer un rôle. Dans les pinèdes claires, nos expérimentations montrent que les buissons jouent un rôle positif sur la survie et la croissance avec cependant des variations selon les espèces et le taux de recouvrement (Cf. Fig. 2).

Photos 11: Les buissons sont des microhabitats favorables au développement des semis en atténuant les conditions climatiques extrêmes du plein découvert : a - installation près d'un romarin (Rosmarinus officinalis); b - à l'abri d'un ajonc de Provence (Ulex parviflorus). Photos 4a) C. Ripert, 4b) J.-M. Lopez.







Les objets « nurse »

Dans les opérations de semis en milieu ouvert ou dans des peuplements au couvert faible, la couverture par des grosses branches est favorable à la survie et à la croissance initiale des plantules. En effet, tout comme les buissons, les branches créent des conditions microclimatiques favorables et une protection contre l'abroutissement, on parle « d'objet nurse ». Cependant, le couvert formé par les branches étant plus fortement soumis à la prédation par les petits rongeurs que le milieu ouvert, il est impératif de protéger les glands. Dans une expérimentation dans le nord de l'Espagne en milieu ouvert, avec des glands protégés (Cf. Photos 9) semés en automne, Manrique et Reque (2014) notent un pourcentage plus fort de plantules vivantes en fin de première année lorsque le semis a été fait en utilisant l'abri par les branches (Cf. Photos 12) que sans abri (respectivement 61% et 45%). Dans la même expérimentation, la totalité des glands installés avec les branches mais sans protection est prédatée par la faune (rongeurs, corvidés, sangliers). Ces résultats confirment ceux obtenus en forêt tempérée : les branches forment un microhabitat défavorable aux glands notamment à cause de la prédation par les petits rongeurs mais favorable au développement des plants en les protégeant contre l'abroutissement (VAN GINKEL et al., 2013).

Conclusion : une technique ancestrale à revisiter

Le semis permet une installation des chênes simple et peu coûteuse connue depuis l'Antiquité en région méditerranéenne. Une attention particulière doit être portée à la protection contre la prédation car la semence puis la jeune plantule sont des stades très vulnérables. Les types de végétation offrent des conditions de réussite contrastées et au sein de ces types, les effets microhabitats sont particulièrement importants pour le développement du semis. Ainsi, en milieu

Fig. 2:

Influence du recouvrement par les buissons sur des semis installés dans des pinèdes claires (St-Mitre-les-Remparts, 13):

a - sur la survie à 7 ans mesurée par le nombre moyen de plantules vivantes par point de semis de 3 glands et b - sur la croissance en hauteur.





Photos 12:

a - Installation à la tarière mécanique dans une pinède éclaircie en laissant les rémanents sur le sol;

b - Plant de chêne vert issu de semis muni d'une protection et se développant dans les branchages. Photos J. Reque.



Photo 13 : Photo J.-M. Lopez

Bernard PRÉVOSTO Christian RIPERT Jordane GAVINET Roland ESTÈVE Jean-Michel LOPEZ **Fabien GUERRA** IRSTEA, **UR Ecosystèmes** Méditerranéens et Risque, 3275 route de Cézanne CS 40061. 13182 Aix-en-Provence cedex 5 Courriel: bernard.prevosto @irstea.fr

José A. REQUE
Sustainable Forest
Management
Research Institute,
Universidad de
Valladolid-INIA, ETS
Ingenierías Agrarias
(Universidad de
Valladolid),
Avda. de Madrid, 44,
34004 Palencia
ESPAGNE
Courriel:
requekch@pvs.uva.es

ouvert, l'abri par la végétation en place et notamment les buissons, en atténuant les conditions climatiques extrêmes, améliore la survie des plantules lorsque celles-ci sont placées dans des conditions environnementales difficiles telles que le plein éclairement, les milieux secs. Cette fonction d'abri qui peut être assurée par des objets, par exemple les branchages, reste encore à mieux préciser en fonction des types de végétation (ou d'objets) en particulier pour ses effets sur les ressources en lumière, en eau et sur la prédation.

Dans les milieux forestiers, les pinèdes naturelles ou issues de reboisements, sont des habitats favorables à la pratique du semis lorsque la canopée est suffisamment ouverte, alors que les peuplements denses doivent être éclaircis.

Le semis de glands est donc une pratique ancestrale qui, une fois revisitée à la lumière de nos connaissances et de nos techniques actuelles, peut être un outil précieux pour le gestionnaire. Cette technique peut s'appliquer à la restauration des terrains dégradés, à la diversification des peuplements résineux et donc contribuer à augmenter dans le futur la résilience de nos écosystèmes.

Remerciements

Les auteurs remercient W. Martin et A. N'Diaye pour leur contribution aux expérimentations en France et P. Brahic pour ses conseils sur le traitement des semences.

Les expérimentations ont bénéficié en France du soutien du ministère de l'Ecologie, du Développement durable et de l'Energie (MEDDE-DEB) et de la Région PACA; en Espagne, de la Fundación General de la Universidad de Valladolid [ES 2383420 B1-A01G 13/02 (2006.01)] et du Ministerio de Economía y competividad [AGL2011-29701-C02-02].

Bibiographie

Allen JA, Keeland BD, Stanturf JA, Clewell AF, Kennedy Jr. HE, 2004. A guide to bottomland hardwood restoration. U.S. Department of Agriculture, Forest Service, Southern Research Station, General Technical Report SRS-40, 132 p. http://www.nwrc.usgs.gov/wdb/pub/diglib/bottomland-hardwood/revised-reforest-prelim.pdf

Balleux P, Van Lerberghe P, 2001. Le boisement des terres agricoles. Guide Technique, IDF, 128 p.

Bocio I, Navarro FB, Ripoll MA, Jiménez MN, De Simón E, 2004. Holm oak (*Quercus rotundifolia* Lam.) and Aleppo pine (*Pinus halepensis* Mill.) response to different soil preparation techniques applied to forestation in abandoned farmland. *Annals of Forest Science*, 2: 171-178.

Dey DC, Jacobs D, McNabb K, Miller G, Baldwin V, Foster G, 2007. Artificial regeneration of major oaks (*Quercus*) species in the Eastern United States. A review of the literature. Forest Science, 54: 77-106.

Gómez JM, Hódar JA, 2008. Wild boars (Sus scrofa) affect recruitment rate and spatial distribution of holm oak (Quercus ilex). Forest Ecology and Management, 256: 1384-1389.

Gómez JM, Puerta-Piñero C, Schupp WE, 2008. Effectiveness of rodents as local seed dispersers of Holm oaks. *Oecologia*, 155: 529-537.

Gómez JM, 2004. Importance of microhabitat and acorn burial on *Quercus ilex* early recruitment: non-additive effects on multiple demographic processes. *Plant Ecology*, 172: 287-297.

Gómez-Aparicio L, Zamora R, Gómez JM, Hódar JA, Castro J, Baraza E, 2004. Applying plant facilitation to forest restoration: a meta analysis of the use of shrubs as nurse plants. *Ecological Applications*, 14: 1128-1138.

Leverkus AB, Castro J, Puerta-Piñero C, Rey Benayas JM, 2013. Suitability of the management of habitat complexity, acorn burial depth, and a chemical repellent for post-fire reforestation of oaks. *Ecological Engineering*, 53: 15-22.

Leiva MJ, Mancilla-Leyton JM, Martin-Vicente A, 2013. Methods to improve the recruitment of holm-oak seedlings in grazed Mediterranean savanna-like ecosystems (dehesas). *Annals of Forest Science*, 70: 11-20.

Madsen P, Lölf M, 2005. Reforestation in southern Scandinavia using direct seeding of oak (*Quercus robur* L.). Forestry, 78: 55–63.

Manrique M., Reque J., 2014. Diversificación de masas de *Pinus halepensis* Mill. mediante la siembra directa de bellotas de *Quercus ilex* L. Universidad de Valladolid. http://uvadoc.uva.es/handle/10324/6655

Muñoz A, Bonal R, Díaz M, 2009. Ungulates, rodents, shrubs: interactions in a diverse Mediterranean ecosystem. *Basic and Applied Ecology*, 10: 151-160.

Navarro FB, Jiménez MN, Ripoll MA, Fernández-Ondoño E, Gallego E, De Simón E, 2006. Direct sowing of holm oak acorns: effects of acorn size and soil treatment. *Annals of Forest Science*, 63: 961-967.

Orsini P, 1979. Recherches sur les rongeurs de quelques formations à chênes du Midi de la France. Ecole Pratique des Hautes Etudes, Montpellier, 60p.

Perea R, Gil L, 2014. Tree regeneration under high levels of wild ungulates: the use of chemically vs. physically-defended shrubs. *Forest Ecology and Management*, 312: 47-54.

Pérez-Ramos I, Gómez-Aparicio L, Villar R, García Marañón T, 2010. Seedling growth and morphology of three oaks species along field resource gradients and seed mass variation: a seedling age-dependent response. *Journal of Vegetation Science*, 21: 419-437.

Prévosto B, Ripert C, Monnier Y, Martin W, N'diaye A, Estève R, 2010. Installer des semis de chênes dans les pinèdes à pin d'Alep en phase de renouvellement. Forêt Méditerranéenne, t XXXI, 1: 25-30.

Prévosto B, Monnier Y, Ripert C, Fernandez C, 2011. Can we use shelterwoods in Mediterranean pine forests to promote oak seedling development? Forest Ecology and Management, 262: 1426-1433.

Prévosto B, Ripert C, Ostermeyer R, 2013. Eclaircir est-il suffisant pour favoriser la régénération du chêne blanc? Retour sur un dispositif expérimental installé il y a 27 ans en forêt domaniale de Lure (Alpes-de-Haute-Provence). Forêt Méditerranéenne, t XXXIV, 1:3-12.

Puerta-Piñero C, Gómez JM, Valladares F, 2007. Irradiance and oak seedling survival and growth in a heterogeneous environment. Forest Ecology and Management, 242:462-469.

Regimbeau M, 1879. Le chêne yeuse ou chêne vert dans le Gard. Nîmes, 162 p.

Reque J, Martin E, 2015. Designing acorn protection for direct seeding of *quercus* species in high predation areas. *Forest Systems*, Volume 24, Issue 1, e-018, 5 pages.

http://dx.doi.org/10.5424/fs/2015241-05632.

Thadani R, 2008. Direct sowing of acorns, a low-cost reforestation technique for the Himalaya. Center for Ecology Development and Research (CEDAR), 20p. http://cedarhimalaya.org/pdf/Direct_seeding_acorn_booklet.324130814.pdf

Smit C, den Ouden J, Díaz M, 2008. Facilitation of *Quercus ilex* recruitment by shrubs in Mediterranean open woodlands. *Journal of Vegetation Science*, 19: 193-200.

Sunyer P, Espelta JM, Bonal R, Munoz A, 2014. Seeding phenology influences wood mouse seed choices: the overlooked role of timing in the foraging decisions by seed-dispersing rodents. Behavioral ecology and sociobiology, 68: 1205-1213

Van Ginkel HAL., Kuijper DPJ., Churski M, Zub K, Szafranska P, Smit C, 2013. Safe for saplings not safe for seeds: Quercus robur recruitment in relation to coarse woody debris in Białowieza Primeval Forest, Poland. Forest Ecology and Management, 304:73-79.

Vuillemin J, 1980. Etude expérimentale de la régénération de deux chênes méditerranéens : Quercus pubescens et Quercus ilex. Thèse Univ. Aix-Marseille, 126p.

Willoughby IH, Jinks RL, Morgan GW, Pepper H, Budd J, Mayle B, 2010. The use of repellents to reduce predation of tree seed by wood mice (Apodemus sylvaticus L.) and grey squirrels (Sciurus carolinensis Gmelin). European Journal of Forest Research, 130: 601-611.

Zadworny M, Jagodziński AM, Łokomy P, Ufnalsi K, Oleksyn J, 2014. The silent shareholder in deterioration of oak growth: common planting practices affect the long-term response of oaks to periodic drought. Forest Ecology and Management, 318:133-141.



Photo 14 : Chêne vert. *Photo J. Reque.*

Résumé

Le semis de glands de chêne est une pratique très ancienne en région méditerranéenne qui a été largement délaissée au profit de la plantation. Dans cet article, nous proposons de faire le point sur cette technique et de la revisiter à la lumière des récentes expérimentations qui ont été conduites plus particulièrement dans le sud-est de la France et le nord de l'Espagne. Nous décrivons tout d'abord les bénéfices et les inconvénients du semis par rapport à la plantation. Puis, les principes de base de la récolte, du tri et de la conservation des glands sont exposés. Après avoir rappelé les conditions d'installation sur le terrain, nous analysons ensuite la réussite du semis en fonction des conditions de prédation par la faune sauvage (rongeurs, herbivores, sangliers) et des moyens mis en œuvre pour s'en prémunir. Enfin, nous précisons l'influence des milieux sur la réussite du semis et le rôle joué par la végétation ou les objets « nurse ». Pour conclure, nous soulignons l'intérêt que représente cette technique pour la restauration des milieux et l'amélioration de leur résilience.

Summary

Sowing Mediterranean oaks (*Quercus ilex* and *Quercus pubescens*): why, how and with what success?

Sowing acorns from Mediterranean oaks is an age-old practice around the Mediterranean Rim that has been largely replaced by planting seedlings. In this article, we assess the method overall and reconsider it in the light of recent experimentation carried out notably in South-East France and in the north of Spain. First we describe the advantages and drawbacks of sowing compared to planting, followed by the basic principles for collecting, sorting and conserving the acorns. The requirements for effective sowing are then reviewed prior to considering the conditions for success in relation to damage from wildlife (rodents, herbivores, wild boar) and methods for preventing it. Finally, we define the impact of habitat on the success of sowing and the role played by vegetation and "nursing" devices. We conclude by stressing the advantages of the technique for the restoration of habitats and the improvement of their resilience.

Resumen

¿Sembrar las encinas y robles mediterráneos Q. ilex y Q. pubescens: por qué, cómo, y con qué éxito?

La siembra directa de bellotas de robles y encinas es una práctica ancestral en la región mediterránea que ha sido ampliamente relegada a favor de la plantación. En este artículo nos proponemos incidir en esta técnica y actualizar el estado de conocimientos a raíz de recientes experiencias llevadas a cabo en el sudeste de Francia y el norte de España. Describiremos en primer lugar los beneficios e inconvenientes de la siembra en comparación con la plantación. A continuación se presentan los principios de la recolección de bellotas, su selección y conservación. Después de recordar las condiciones de implantación de la bellota en el terreno, analizamos el éxito de la siembra en función de las condiciones de predación por la fauna salvaje (roedores, herbívoros, jabalíes) y las medidas llevadas a cabo para prevenirla. Por último, incidimos en la influencia del medio en el éxito de la siembra y en los efectos de la vegetación y de objetos "nodriza". Para concluir, destacamos el interés de esta técnica para la restauración del medio natural y la mejora de su resiliencia.

RÉSUMÉ

L'installation de plantules est une phase critique fortement influencée par les interactions avec la végétation établie - compétition ou facilitation. Dans cette thèse, nous montrons que l'effet du pin d'Alep ou d'arbustes sur l'installation d'espèces feuillues dépend de la densité du couvert, de la stratégie des espèces cibles et nurses et des conditions locales.

Sous couverts très denses, la survie et la croissance des plantules sont drastiquement limitées par compétition lumineuse et hydrique, le stress hydrique des plantules étant renforcé par une faible allocation de biomasse vers les racines. À l'autre extrémité du gradient, en milieu ouvert, la photoinhibition et la concurrence avec les herbacées peuvent limiter l'installation des plantules. Les espèces sclérophylles sempervirentes sont peu sensibles aux fortes irradiances, températures et demandes évaporatives et peuvent profiter de conditions favorables momentanées par polycyclisme. L'effet d'un couvert végétal sur ces espèces est donc principalement compétitif, tandis que les espèces décidues à fort SLA bénéficient d'un couvert modéré. En pépinière, la litière des principales espèces ligneuses modifie les propriétés physico-chimiques et microbiologiques du sol sousjacent mais sans effet sur des plantules de chêne au bout de 2 ans, montrant un faible effet allélopathique.

L'éclaircie des peuplements de pin d'Alep denses est une stratégie pour faciliter l'installation d'espèces feuillues et ainsi améliorer la diversité et la résilience au feu des forêts. L'optimum de couvert semble se déplacer vers des couverts plus denses dans des sites à conditions climatiques ou édaphiques plus sévères et pour les espèces décidues.

Mots clés : régénération, forêt méditerranéenne, microclimat, allélopathie, litière, feuillus, chênes

ABSTRACT

Seedling establishment is a critical demographic phase, strongly influenced by plant-plant interactions. This thesis shows that the effect of Aleppo pine and shrubs on broadleaved seedling establishment depends on vegetation cover density, target and nurse species strategies and local conditions.

A dense vegetation cover strongly limits seedling establishment by light and water competition, seedlings water stress being worsened by a low biomass allocation to roots. At the other extreme, in the open, photoinhibition and competition with grasses can limit seedling establishment. Sclerophyllous species are poorly sensitive to high temperature, irradiances and evaporative demand and can take advantage of temporarily favorable conditions by polycyclism. Interactions with a pine cover are thus mostly competitive. In contrast, deciduous species with high SLA are more sensitive to photo-inhibition and benefit from the protection of a moderate cover. In a nursery experiment, pine and shrub litters modified soil chemical and microbiological properties but without feedback on oak seedlings, indicating a poor allelopathic effect.

Pine thinning is a strategy to enhance broadleaved seedling establishment and increase Mediterranean forest diversity and fire-resilience. However, the optimum thinning intensity seems to decrease in harsher climatic or edaphic conditions and for deciduous species.

Keywords: regeneration, mediterranean forest, microclimate, allelopathy, litter, oaks, broadleaved