



HAL
open science

Dynamique et facteurs influençant la régénération naturelle de *Pinus pinea* L. au Mont Liban

Joseph Nakhoul

► **To cite this version:**

Joseph Nakhoul. Dynamique et facteurs influençant la régénération naturelle de *Pinus pinea* L. au Mont Liban. Biodiversité et Ecologie. Aix-Marseille Université, 2020. Français. NNT: . tel-02901324

HAL Id: tel-02901324

<https://hal.inrae.fr/tel-02901324>

Submitted on 17 Jul 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.

UNIVERSITE D'AIX-MARSEILLE

ED 251 Sciences de l'Environnement

UR RECOVER, Equipe EMR, INRAE Aix-en-Provence

Thèse présentée pour obtenir le grade universitaire de docteur

Discipline : Ecologie

Joseph NAKHOUL

**Dynamique et facteurs influençant la régénération
naturelle de *Pinus pinea* L. au Mont Liban**

Dynamics and factors influencing natural regeneration of *Pinus
pinea* L. in Mount Lebanon

Soutenue le 24/06/2020 devant le jury :

Philippe BALANDIER	INRAE	Rapporteur
Lluís COLL	Université Lleida	Rapporteur
Virginie BALDY	AMU/IMBE	Examineur
Thierry GAUQUELIN	AMU/IMBE	Examineur
Nabil NEMER	USEK	Codirecteur
Bernard PREVOSTO	INRAE	Directeur de thèse

Numéro national de thèse/suffixe local : 2020AIXM0105/011ED251

Résumé

Pinus pinea L. est une espèce d'une grande importance écologique et économique dans la région méditerranéenne et surtout au Liban où il existe un manque de connaissances sur le statut de cette essence (spontanée ou introduite) et plus largement sur la dynamique de végétation des peuplements de pin pignon et les conditions de leur régénération naturelle. Notre étude vise à produire une première classification des pinèdes en fonction de leur composition floristique et des facteurs du milieu dans la région du Mont Liban, à analyser la régénération naturelle du pin et à préciser la dynamique de ces peuplements. Sur la base d'une cartographie des peuplements et des principaux facteurs de l'environnement nous avons échantillonné cinquante placettes réparties dans dix sites. Dans chaque placette, la composition floristique, les caractéristiques dendrométriques du peuplement et la régénération naturelle ont été décrites. Les résultats montrent que la plupart des pinèdes du Mont Liban sont denses (849 tiges.ha⁻¹) et âgées (81 ans) avec une surface terrière élevée (49 m².ha⁻¹). La régénération du pin est particulièrement limitée avec une installation préférentielle du chêne (*Q. calliprinos* principalement et *Q. infectoria* secondairement) dans la strate arbustive. Nous avons ensuite testé l'influence des perturbations du sol et de la litière (scarification du sol et brûlage contrôlé) et de la prédation sur la régénération du pin dans une expérience *in situ* conduite dans un peuplement de pin fermé. Une expérimentation complémentaire a été conduite en laboratoire pour tester l'influence de la litière et un éventuel effet auto-toxique (via le macérât des aiguilles vertes) sur la germination des graines et la croissance des plantules de pin. L'expérience de terrain a montré un effet très significatif des perturbations du sol, en particulier la scarification qui a favorisé l'émergence des semis et la survie précoce, alors que la prédation n'a joué qu'un rôle faible. Cependant, à la fin de l'expérience après 6 mois, un taux de mortalité très élevé dans tous les traitements a été observé certainement en lien avec le faible éclaircissement. L'expérience de laboratoire a montré un effet négatif de la litière ainsi qu'un effet autotoxique de l'extrait aqueux d'aiguilles vertes sur la germination des graines et la croissance des plantules. Cet effet allélopathique pourrait être potentiellement lié à la présence d'acide quinique qui a été mesuré comme le principal métabolite détecté dans les extraits aqueux d'aiguilles.

Ces travaux nous permettent de conclure que le pin pignon n'est certainement pas une espèce « climacique » dans les trajectoires de succession comme cela l'a été affirmé dans de précédentes études phytosociologiques. En effet les facteurs de blocage de la régénération sont forts et nous avons souligné en particulier le rôle défavorable joué par la litière. Les peuplements sont alors amenés à évoluer spontanément vers des chênaies. Le renouvellement des peuplements âgés de pin pignon dans la région du Mont Liban nécessite donc une gestion active et nous recommandons une ouverture du couvert forestier assistée par des pratiques de préparation du sol pour assurer l'installation et le développement d'une régénération naturelle sur le long terme.

Mots clés : Dynamique de la végétation, composition floristique, facteurs du milieu, typologie, germination, survie, allélopathie, sylviculture.

Abstract

Pinus pinea L. is a species of great ecological and economic importance in the Mediterranean region and particularly in Lebanon where there is a lack of knowledge on the status of this species (spontaneous or introduced) and more broadly on the vegetation dynamics of pine stands and conditions for their natural regeneration. Our study aims to produce a first classification of pine forests according to their floristic composition and site factors in Mount Lebanon region, to analyze natural regeneration of pine and to specify stands dynamics. Based on stands map and main environmental factors, we sampled fifty plots distributed over ten sites. In each plot, the floristic composition, stand dendrometric characteristics and natural regeneration were described. The results showed that most of pine forests of Mount Lebanon were dense (849 stems.ha⁻¹) and old (81 years) with a high basal area (49 m².ha⁻¹). Pine regeneration was particularly limited with a preferential installation of oaks (*Q. calliprinos* mainly and *Q. infectoria* secondarily) in the understory. We then tested influence of soil disturbances and litter (soil scarification and controlled burning) and predation on pine regeneration in an *in situ* experiment conducted in a closed pine stand. An additional experiment was conducted in laboratory to test the influence of the litter and a possible autotoxic effect (via macerate of green needles) on seed germination and growth of pine seedlings. The results of the field experiment have shown a very significant effect of soil disturbances, in particular soil scarification, that have favored seedlings emergence and early survival, while predation has played only a weak role. However, at the end of experiment after 6 months, a very high mortality rate in all treatments was observed certainly in connection with a poor light availability. The laboratory experiment has shown a negative effect of litter as well as an autotoxic effect of aqueous extract of green needles on seed germination and seedling growth. This allelopathic effect could be potentially linked to the presence of the quinic acid that has been measured as main metabolite detected in aqueous needle extracts.

These studies allow us to conclude that pine is certainly not a "climacic" species in the trajectories of succession as it has been affirmed in previous phytosociological studies. Indeed, regeneration blocking factors are strong and we have underlined in particular the unfavorable role played by the litter. The pine stands naturally change towards oak formations. The renewal of old pine stands in Mount Lebanon region therefore requires an active management and we recommend thinning assisted by soil preparation treatments to ensure installation and development of natural regeneration on the long term.

Keywords: Vegetation dynamics, floristic composition, site factors, typology, germination, survival, allelopathy, silviculture.

Remerciements

Je tiens tout d'abord à exprimer toute ma reconnaissance à mon directeur de thèse, Bernard Prévosto, pour m'avoir encadré, aidé, orienté, conseillé et pour avoir partagé ses brillantes intuitions. Qu'il soit aussi remercié pour sa grande gentillesse, sa disponibilité permanente et pour les nombreux encouragements qu'il m'a prodigués.

Je tiens à remercier également mon encadrant au Liban, Nabil Nemer, qui était le premier à me faire découvrir le sujet qui a guidé ma thèse. Un grand merci pour son soutien, son optimisme et ses judicieux conseils qui ont contribué à alimenter ma réflexion.

J'adresse aussi mes grands remerciements à mes deux encadrantes à l'Université d'Aix-Marseille. Catherine Fernandez, pour le précieux partage de ses connaissances et sa bonne humeur qui m'ont toujours aidé à surmonter les difficultés rencontrées. Anne Bousquet-Mélou pour ses contributions profondes tout au long du travail et ses corrections de grande valeur dérivées de sa grande expérience scientifique.

Un grand merci à mon encadrant au Liban aussi, Jihad Abboud, qui a été toujours parfaitement disponible pour toute sorte d'aide académique, scientifique, morale ou technique requise.

Merci aussi à Mathieu Santonja pour sa collaboration et ses corrections précieuses dans mon premier article ainsi que Stéphane Greff qui m'a aidé dans les analyses chimiques effectuées. Mes remerciements également à Sylvie Dupouyet qui m'a guidé et énormément aidé dans tous les travaux de laboratoire à l'Université d'Aix-Marseille. Merci à Marielle Jappiot pour m'avoir accueilli dans l'équipe EMR et pour son aide, à Christian Travaglini de l'INRAE Aix-en-Provence pour la préparation des carottes de bois, à Jean-Michel Lopez, Mathieu Audouard et Bastien Romero pour la vidéo sur les mesures en forêt et à toutes les personnes (Manon, Samuel....) qui m'ont soutenu durant mon séjour.

Je tiens encore à remercier toute l'équipe de l'INRAE, l'IMBE, l'Université Libanaise, l'USEK pour leur accueil et pour m'avoir offert l'opportunité de travailler sur mon projet dans leurs locaux en utilisant leurs différentes ressources. Merci aussi aux Ministères de l'Environnement et de l'Agriculture ainsi qu'au CNRS et LARI au Liban qui m'ont fourni les données dont j'avais besoin durant mon travail. Le programme franco-libanais PHC Cèdre a fourni aussi une aide financière indispensable pour la conduite à bien de mon projet.

Je remercie également Philippe Balandier, Lluís Coll, Virginie Baldy et Thierry Gauquelin pour l'honneur qu'ils me font d'être dans mon jury de thèse.

J'aimerais exprimer ma gratitude aux amis fidèles et je cite particulièrement Rock Mhanna qui m'a motivé et pleinement encouragé à démarrer cette thèse et à dépasser les obstacles rencontrés pendant mes trois années.

Enfin, mes remerciements vont aussi à mes parents pour leur support inconditionnel et illimité dans le chemin vers le succès dans cette vie. Pour bien clore ces mots de remerciements, je tiens à remercier mon dieu qui m'a donné le courage pour accomplir ce travail et m'a permis de rencontrer toutes les personnes merveilleuses citées ci-dessus.

Table des matières

Résumé	2
Abstract	3
Remerciements	4
Table des matières	5
Introduction : contexte et objectifs	7
Chapitre 1 : Etat de l'art	12
1. Présentation du pin pignon	12
1.1. Taxonomie	12
1.2. Variabilité génétique	12
1.3. Distribution autour du bassin Méditerranéen	13
1.4. Ethnobotanique	15
1.5. Cycle de reproduction	17
2. Le pin pignon au Liban	18
2.1. Origine	18
2.2. Distribution	19
2.3. Caractères écologiques	21
2.4. Place du pin dans les séries de végétation	21
2.5. Importance économique et environnementale	23
2.6. Agents menaçants	24
3. Régénération naturelle	28
3.1. Dispersion et prédation	29
3.2. Caractéristiques de la graine, germination et croissance	30
4. Interactions entre plantes	36
4.1. Compétition	37
4.2. Facilitation	38
4.3. Allélopathie	39
Chapitre 2 : Présentation des matériels et méthodes	41
1. Site d'étude (Mont Liban)	41
1.1. Climat	41
1.2. Sols et géologie	42
1.3. Les principales formations végétales	43
2. Mesures des facteurs environnementaux	44
2.1. Facteurs physiographiques et anthropiques	45
2.2. Etude du sol	46
3. Relevés de végétation et mesures des peuplements	51
4. Expérimentations sur la régénération naturelle du pin	56
4.1. Expérimentation en milieu naturel	56
4.2. Expérimentation en laboratoire	62

Chapitre 3 : Typologie des peuplements et régénération naturelle	66
1. Cartographie des facteurs du milieu et échantillonnage	66
2. Article 1: Dynamique de la végétation et régénération des forêts de <i>Pinus pinea</i> dans le Mont Liban : vers la disparition progressive du pin.	71
3. Complément sur l'analyse de croissance des cernes	92
4. Conclusion	96
Chapitre 4 : Etude des facteurs de la régénération naturelle : effet de la litière, de la prédation et des composés allélopathiques	98
1. Article 2 : La scarification des sols favorise la régénération naturelle de <i>Pinus pinea</i> dans les forêts du Liban: preuves par les expériences sur le terrain et en laboratoire	98
2. Conclusion	121
Chapitre 5: Synthèse des travaux, perspectives et implications pour la gestion	123
1. Caractéristiques dendrométriques des peuplements de pin	123
2. Dynamique de la végétation au sein des peuplements de <i>Pinus pinea</i>	124
3. Impact des perturbations sur la régénération naturelle et rôle des facteurs	126
3.1. Les effets allélochimiques	126
3.2. Le facteur prédation	127
3.3. Le facteur litière et le rôle des perturbations	128
3.4. Rôle de la gestion sur les facteurs et les processus	130
4. Implications pour la gestion des peuplements de <i>P. pinea</i> au Liban	131
Bibliographie	136

Introduction : contexte et objectifs

Le bassin méditerranéen est considéré comme l'un des points chauds du monde en termes de biodiversité (Myers, 1990). On y trouve en particulier une grande diversité d'espèces ligneuses dont plus de 100 espèces d'arbres (Blondel et Aronson, 1999), contre moins de 30 dans la forêt européenne tempérée, et notamment plusieurs pins méditerranéens. Parmi ces pins, *Pinus pinea* L. (pin pignon ou pin parasol) est une espèce répartie sur le pourtour du bassin méditerranéen et couvre 750 000 ha (Fady *et al.*, 2004). Elle est distribuée principalement en Espagne (75 %), Turquie (9 %), Portugal (9 %), Italie (5 %) et pour des proportions plus faibles en Grèce, au Liban et en France (Varol et Tel, 2010). Cette espèce a été bien valorisée historiquement grâce à sa grande importance économique liée au bois et surtout à la production de pignes utilisées dans les pâtisseries (Calama et Montero, 2007) dont plus que 60 % de la production mondiale est assurée par l'Espagne (Barbeito, 2009).

Le Liban est un petit pays Méditerranéen (10 452 km²) mais doté d'une forte biodiversité puisqu'il abrite 4 633 espèces végétales (MoA, 1996). Cette biodiversité réside notamment dans les forêts du pays.

La dernière évaluation des ressources forestières réalisée au Liban en 2005, a estimé que les forêts couvraient 13% de la superficie du pays et que les autres terres boisées représentaient 10%. Les forêts de conifères constituent 32,2 % de l'espace forestier total. Leur superficie se compose de la façon suivante : 23,4 % pour le genre *Juniperus*, 4,5 % pour le *Cedrus libani*, 2,8 % pour le genre *Cypressus*, 17,7 % pour des forêts de *Pinus pinea*, le reste étant des forêts mixtes feuillus-résineux (FAO et MoA, 2005).

Au total le pin pignon couvre 12 740 ha au Liban (Roukoz, 2005) et se distribue de la zone côtière jusqu'à 1 650 mètres et principalement sur l'ouest du Mont Liban (Baltaxe, 1966). Cette espèce est l'une des plus recommandées pour la plantation dans le plan national de reboisement créé par le ministère de l'Environnement du Liban en 1993 dont le but est d'augmenter le couvert forestier de 13 à 20 % sur 30 ans (MoE, 2014).

Cet intérêt croissant pour le pin pignon au Liban est dû à plusieurs raisons mais surtout à sa forte valeur économique qui rend sa gestion très intéressante pour les communautés locales. En effet, la production de pignons génère plus de revenus que les autres ressources forestières libanaises et offre un rendement économique élevé avec environ

40 à 50 USD par kg de graines non pelées (Stephan, 2013) et une augmentation des demandes du marché en raison de sa haute valeur nutritionnelle (Fady *et al.*, 2004). En Europe, le prix consommateur des pignons peut dépasser 100 € par kg (Mutke *et al.*, 2014). Un arbre de *Pinus pinea* atteint sa pleine production 25 ans après sa plantation (Stephan, 2013; Masri *et al.*, 2006). Stephan (2013) a estimé qu'un hectare de *Pinus pinea* à 400 arbres présente un rendement économique de 16 000 USD / an après 15 à 20 ans et de 32 000 USD / an après 25 ans.

Toutefois, les peuplements de pin pignon au Liban sont confrontés à plusieurs risques d'origine anthropique. Un quart des forêts de pin du Mont Liban a été endommagé par des incendies au cours des années 90 (Masri, 1999). Les incendies dans les forêts de conifères au Liban sont liés majoritairement à des causes humaines (FAO et MoA, 2005). De plus, les peuplements ont été fragmentés par l'urbanisation et en particulier au Mont-Liban où elle se développe rapidement dans plusieurs régions (Routier, 1996). La surface urbanisée a ainsi augmenté de 2,16 à 7,22 % entre 1963 et 2005 (Faour, 2014). Autre facteur de risque, les formations géologiques à grès, sur lesquelles on trouve une grande partie des peuplements de pin pignon, sont très vulnérables à l'érosion des sols (Dubertret, 1966). Enfin, la superficie occupée par les carrières a doublé entre 1989 et 2005 (Darwich *et al.*, 2011) et a conduit à la disparition des pinèdes et à l'érosion des sols (Abou Haidar, 1996).

Pour partie à cause de ces facteurs, une diminution significative de la production de pignons a été observée dans les dernières statistiques, entraînant de grandes pertes financières : de 16 500 tonnes en 1999 (Moa et FAO, 2000) à seulement 1 500 tonnes en 2005 (FAO, 2010). Le Liban a exporté 44 tonnes de pignons en 2014 mais seulement 30 tonnes en 2015 pour respectivement 0,9 et 0,27 million USD avec seulement 5 684 ha exploités ce qui constitue moins de la moitié de la surface totale en pin pignon (FAO, 2016).

Les études s'intéressant à *Pinus pinea* au Liban sont rares malgré sa grande importance économique pour la population locale. Les efforts et les coûts mis en jeu sur la reforestation au Liban sont énormes sans toutefois s'intéresser à la régénération naturelle dont la mise en œuvre se heurte à de nombreux facteurs de blocages (Calama et Montero, 2007), dont certains n'ont été que très peu étudiés comme par exemple les effets allélopathiques (Bong-Seop, 1992; Mallik, 2003; Fernandez *et al.*, 2008).

Il faut souligner un point très important : lorsque la reforestation mise en œuvre au Liban dans le grand projet du Ministère de l'Environnement va s'achever, les peuplements

vont vieillir et la question de leur renouvellement se posera d'où la nécessité d'étudier les éléments affectant la régénération naturelle et d'investiguer les méthodes qui peuvent rendre ce processus plus actif. La phase de régénération permet en effet de perpétuer le cycle forestier en installant des cohortes de semis. C'est aussi un outil pour adapter les peuplements au changement climatique. Le brassage génétique issu de la régénération naturelle permet en effet une sélection des individus les mieux adaptés aux contraintes climatiques qui constitueront à terme des forêts plus résilientes.

La régénération ou le renouvellement de la forêt a d'ailleurs été reconnue comme une partie fondamentale de la gestion durable des forêts (Lutze *et al.*, 1999). Des études ont montré que les écosystèmes méditerranéens seront parmi les plus sensibles au changement climatique ce qui va aggraver les conditions déjà limitantes pour la régénération naturelle (Christensen *et al.*, 2007; Gómez-Aparicio, 2008). Le succès de cette régénération dépend fortement de la présence de conditions favorables pour l'ensemble du cycle de production des graines (floraison, pollinisation, fécondation, développement et maturation des cônes) et le cycle d'ensemencement (dissémination et germination des graines, installation et survie des semis) (Calama *et al.*, 2011). Plusieurs études ont analysé les différents facteurs qui influencent la régénération naturelle tels que les facteurs climatiques (sécheresse, températures extrêmes, etc.) (Gonçalves et Pommerening, 2011), les accidents génétiques lors de la fructification (Sirois, 2000; Calama *et al.*, 2008), le surpâturage (Pausas *et al.* 2004), l'intensité annuelle des récoltes de cônes ainsi que le rôle joué par la végétation du sous-bois (facilitation-compétition) (Masetti et Mencuccini, 1991).

Le succès de la régénération naturelle nécessite la conjonction d'éléments favorables qui se réalise souvent dans un intervalle de temps restreint (on parle de « fenêtre de régénération »). Ainsi, une étude sur le pin d'Alep en France a démontré qu'une fenêtre de régénération pouvait être réalisée en introduisant des perturbations dans le milieu ce qui permettait de renouveler les peuplements (Prévosto *et al.*, 2012). Une conclusion similaire a été obtenue sur le pin noir en Espagne (Tíscar et Linares, 2011). Pour le pin pignon, Smith *et al.* (1996) ont conseillé de pratiquer des coupes sévères afin d'obtenir une régénération naturelle mais de telles pratiques peuvent limiter la production de semences (Manso *et al.*, 2012).

La thèse s'inscrit dans le cadre précédemment exposé et vise à mieux comprendre la dynamique des peuplements de pin pignon et les facteurs de sa régénération naturelle. **Deux grands objectifs** sont poursuivis.

Le premier objectif est de caractériser la dynamique de végétation et la régénération naturelle dans les peuplements adultes de pin pignon au Liban. En effet, aucune étude n'a abordé cette question alors que des travaux sur la compréhension des facteurs qui affectent la régénération naturelle du pin pignon au Liban sont requis (Halabi *et al.*, 2014). La question est de savoir si une dynamique de recrutement du pin est observée ou si les peuplements évoluent spontanément vers d'autres types de formation (vers des chênaies par exemple). Les seuls travaux disponibles affirment que le pin pignon est une espèce climacique dans plusieurs milieux (Chouchani *et al.*, 1975 ; Abi-Saleh, 1978), c'est-à-dire une espèce de fin de succession capable de se maintenir sur le long terme. Cependant, ces travaux se fondent sur une approche uniquement phytosociologique mais les trajectoires prédites sont-elles effectives sur le terrain et observe-t-on un recrutement du pin ? Nous abordons cette question à une échelle large (dans le Gouvernorat du Mont-Liban) en étudiant la dynamique de végétation au sein des peuplements de pin actuels. Sur la base d'une étude de la composition floristique en lien avec les principales variables de l'environnement (climat, sols, et topographie), nous cherchons à produire une classification des peuplements, à les caractériser sur un plan dendrométrique (densité, maturité, richesse) et à analyser le recrutement du pin et des autres espèces ligneuses dans le sous-bois.

Le deuxième objectif se centre sur les conditions d'obtention de la régénération naturelle dans le cadre d'une gestion forestière qui pourrait mise en œuvre dans les peuplements de pin. De façon plus spécifique, nous cherchons à analyser l'influence de différents types de perturbation sur les processus principaux de la régénération : germination, émergence, croissance et survie des semis. Dans une première expérience *in situ*, nous testons si les perturbations du sol peuvent affecter l'émergence et la survie précoce des semis de pin dans les forêts de pin pignon. L'influence de la prédation est également testée puisque ce facteur a souvent une importance cruciale dans les conditions de terrain pour la phase d'établissement initial. Nous proposons l'hypothèse que le traitement du sol, en supprimant la barrière physique et chimique de la litière, peut favoriser ces deux processus.

Dans une deuxième expérience en laboratoire, nous testons l'influence de l'interaction entre le traitement du sol et le macérât naturel d'aiguilles sur la germination des graines de *P. pinea* et la croissance des plantules. L'hypothèse testée est que les substances allélochimiques de *P. pinea* peuvent exercer un effet autotoxique sur la phase initiale d'établissement mais que cet effet peut être modulé par les conditions du sol.

Pour traiter ces deux objectifs nous structurons la thèse **en cinq chapitres**.

Dans un premier chapitre, nous présentons l'état des connaissances existantes sur le pin pignon et sur sa régénération. Nous présentons d'abord l'espèce avec ces caractéristiques propres au Liban. Puis nous faisons une revue des différents processus intervenant dans la régénération naturelle et dans les interactions entre les plantes (compétition, facilitation et allélopathie). **Dans le second chapitre**, nous présentons notre cadre d'étude et les méthodologies utilisées pour conduire les travaux. **Le troisième chapitre** est consacré à la réalisation de notre premier objectif : nous explicitons le plan d'échantillonnage puis nous présentons un article accepté à la revue *Ecological Engineering*. De façon similaire, **le quatrième chapitre** est consacré au deuxième objectif de la thèse et fait l'objet d'un article publié dans la revue *Forest Ecology and Management*.

Enfin, dans **le cinquième chapitre**, nous présentons une synthèse des travaux ainsi que des perspectives et nous détaillons les options de gestion.

Chapitre 1 : Etat de l'art

1. Présentation du pin pignon

1.1. Taxonomie

Le nom latin de l'espèce est *Pinus pinea* L. connu aussi sous le nom de *Pinus sativa*. Le nom commun le plus utilisé est le pin pignon mais d'autres appellations sont utilisées comme pin parasol, pin franc, pin bon, pin d'Italie, pin de pierre (Lim, 2012). Le nom « pin méditerranéen » a aussi été proposé du fait de la large répartition géographique de cette espèce sur le pourtour du bassin méditerranéen (Richardson et Rundel, 1998).

Cette espèce appartient à la famille des *Pinaceae* et au genre *Pinus*. Le genre *Pinus* est divisé en deux sous-genres : *Pinus* et *Strobus* (Debazac, 1977). Le sous-genre *Pinus* comprend 6 sections et englobe d'autres espèces de pin méditerranéen tel que *P. pinaster*, *P. halepensis*, *P. brutia*, *P. eldarica*. *Pinus pinea* appartient au sous-genre *Pinus* et à la section *Pinea*. Son classement distinct est justifié par ses caractéristiques spécifiques comme la maturation trisannuelle de ses cônes ainsi que ses caractères morphologiques (Landry, 1989 ; Little et Critchfield, 1969). Des auteurs ont trouvé que le pin pignon est une espèce isolée différente des autres espèces méditerranéennes et difficile à classer (Mirov, 1967 ; Tapias *et al.*, 2004).

Les rangs taxonomiques du pin pignon sont les suivants :

Sous-règne : Spermatophytes

Embranchement : Gymnospermes

Classe : Coniférophytes

Famille : Pinaceae

Genre : Pinus

Sous-genre : Pinus

Section : Pinea

1.2. Variabilité génétique

Les études menées sur le pin pignon ont montré un taux de diversité génétique très faible en comparaison avec d'autres conifères : le taux de variabilité dans le polymorphisme enzymatique est de 6,45 % chez le pin pignon tandis qu'il est de 70 % en

moyenne pour d'autres conifères (Fallour *et al.* 1997). Il n'existe pas pour cette espèce de races géographiques, d'écotypes ou de cultivars (Fady *et al.*, 2004). Ces résultats peuvent être corrélés avec la répartition géographique de cette espèce qui est très concentrée le long des côtes de la Méditerranée (Vendramin *et al.*, 2008).

En outre, des bas niveaux de polymorphisme et de différenciation des populations ont été détectés en comparant des peuplements de pin pignon au Liban, France, Turquie, Grèce, et au sein d'une même zone géographique (Fallour *et al.* 1997).

1.3. Distribution autour du bassin Méditerranéen

1.3.1. Origine

De nombreuses hypothèses ont été formulées sur l'origine du *Pinus pinea*. Cette espèce a été cultivée depuis l'antiquité ce qui rend la détermination de son origine assez difficile (Seigue, 1985). La plus ancienne preuve de l'utilisation humaine de cette espèce a été trouvée à Gibraltar et montre qu'elle a eu lieu il y a 49 200 ans (Finlayson *et al.*, 2006).

Francini (1958) soutient que cette espèce est d'une origine eurasiatique et qu'elle a migré vers la zone méditerranéenne lors de la transition tertiaire / quaternaire sans toutefois modifier ses caractéristiques essentielles. Par contre, d'autres études ont noté qu'elle est originaire du bassin oriental de la Méditerranée et en particulier du Liban (LeMaitre, 1998 ; Abi Saleh *et al.*, 1996) tandis que certaines ont conclu qu'elle est d'origine grecque ou turque (Thirgood, 1981 ; Seigue, 1985). Enfin, le bassin occidental de la Méditerranée où se distribue la majorité des peuplements de *Pinus pinea*, spécifiquement la péninsule Ibérique et l'ouest du Portugal, paraît une origine possible du pin pignon selon d'autres investigations (LeMaitre, 1998).

1.3.2. Distribution géographique

La distribution du pin pignon dans la région Méditerranéenne a été extrêmement affectée par de nombreuses modifications des pratiques d'utilisation du sol et par de nombreux échanges, en raison de l'intérêt économique de l'espèce durant différentes périodes de l'histoire (Richardson, 1998). Par exemple, en Italie, les moines chrétiens ont introduit le pin pignon sur la côte adriatique (LeMaitre, 1998).

Le pin pignon est trouvé principalement dans la région nord et orientale du bassin méditerranéen, du Portugal à la mer noire et la côte de l'Asie de l'Ouest, tandis qu'il est nettement moins présent dans le nord de l'Afrique où il a été récemment introduit (Seigue, 1985 ; Richardson et Rundel, 1998).

Pinus pinea occupe une superficie totale dans le monde estimée à plus que 700 000 ha avec une distribution centrée dans le Bassin Méditerranéen (Mutke *et al.*, 2012) (Figure 1), principalement en Espagne (450 000 ha), au Portugal (90 000 ha), en Turquie (50 000 ha) et en Italie (40 000 ha). Des peuplements importants existent aussi en Grèce, Liban, France, Tunisie et Maroc (Seigue, 1985).

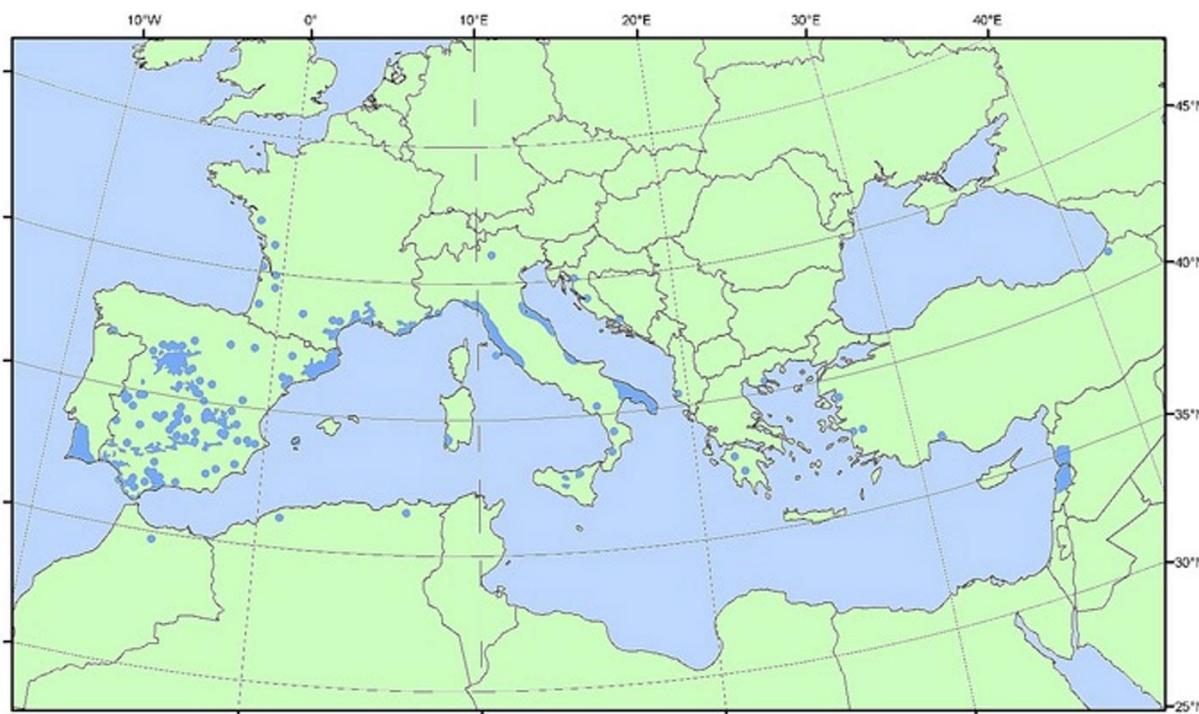


Figure 1 : Carte de la distribution du pin pignon dans la zone Méditerranéenne (Fady *et al.*, 2004)

1.3.3. Climat

Le pin pignon est une espèce réputée adaptée aux climats humide et subhumide (Barbero *et al.*, 1998) ce qui fait que certains la considèrent comme « maritime » (Landry, 1989). Bien que les besoins pluviométriques annuels de cette espèce se situent entre 400 et 800 mm d'après son aire de distribution naturelle dans le bassin occidental de la Méditerranée (Seigue, 1985), elle peut être trouvée aussi dans des zones de précipitations annuelles d'environ 250 mm en Espagne (Borrero Fernández, 2004).

En outre, *Pinus pinea* est classée comme thermophile et héliophile (Dereix *et al.*, 1999) ce qui confirme sa distribution préférentielle dans les climats chauds et lumineux (Seigue, 1985). Néanmoins, certains peuplements en Espagne existent dans des régions avec des températures très basses jusqu' à -20 °C (Seigue, 1985). Les zones ensoleillées avec des arbres espacés semblent offrir des conditions permettant un développement optimal de *Pinus pinea* qui montre une bonne résistance à l'action des vents (Huxley *et al.*, 1999).

1.3.4. Sols

Le pin pignon se développe principalement sur le grès et il est trouvé aussi sur les dolomites (Barbero *et al.*, 1998 ; Seigue, 1985). Il préfère les sols sableux, profonds et frais (Poupon, 1970) et refuse les sols extrêmement humides, marécageux, compacts et ou très argileux (Pavari, 1931 ; Pavari, 1954).

En Italie, cette espèce se concentre sur des sols sableux et lourds (Djaziri, 1971), tandis qu'en Australie il envahit les terrains calcaires (Richardson et Higgins, 1998). Au Liban, le pin pignon est trouvé aussi sur des sols calcaires (Abi Saleh *et al.*, 1996) mais il est principalement associé aux formations à grès (Dubertret, 1943).

Concernant les caractéristiques physiques du sol, le pin pignon est trouvé sur des sols dont le pH est compris entre 4 et 9 (Borrero Fernández, 2004 ; Cutini, 2002) et tolérerait jusqu'à 50% de calcaire total et jusqu'à 15% de calcaire actif *in situ* (Abi Saleh *et al.*, 1996).

1.3.5. Espèces associées

Dans la strate arborée, les espèces associées au *Pinus pinea* dans la région de la Méditerranée sont majoritairement des chênes et des pins, spécifiquement le *Quercus calliprinos*, *Quercus infectoria*, et *Pinus halepensis* (Seigue, 1985). En outre, une étude réalisée au Liban a montré que le pourcentage de couverture est aussi élevé dans la strate arbustive pour les espèces suivantes : *Erica manipuliflora*, *Lavandula stoechas*, *Cistus salviifolius*, et *Cytisus syriacus* (Routier, 1996).

1.4. Ethnobotanique

L'Ethnobotanique est une discipline « interprétative et associative qui recherche, utilise, lie et interprète les faits d'interrelations entre les Sociétés Humaines et les Plantes en vue de comprendre et d'expliquer la naissance et le progrès des civilisations, depuis leurs débuts végétaliens jusqu'à l'utilisation et la transformation des végétaux eux-mêmes dans les Sociétés primitives ou évoluées » (Portères, 1961).

1.4.1. Production de bois

Les forêts de pin pignon ont été énormément exploitées en raison du bois qu'elles fournissent et qui est utilisé dans la fabrication des panneaux et dans les matériaux d'emballage en Italie (Trap, 1996). La production de bois dans ce pays est estimée à 3 à 4 m³/ha/an et peut atteindre 7 à 8 m³/ha/an dans des conditions écologiques plus favorables ; en Tunisie, ce taux varie entre 3,4 et 8 m³/ha/an (Djaziri, 1971).

1.4.2. Production de pignons

C'est la production de pignons qui donne au pin pignon sa valeur économique importante et non pas le bois (Mutke *et al.*, 2005). Historiquement, les graines de pin pignon étaient abondamment commercialisées et ont été consommées par les humains (Barbero *et al.*, 1998) ainsi que récoltées dans les forêts naturelles (Richardson et Rundel, 1998). Ces graines entrent d'ailleurs dans de nombreuses recettes de la cuisine Méditerranéenne (Moussouris et Regato, 1999). Les anciens Égyptiens importaient probablement des graines du Liban, tandis que les Assyriens utilisaient des graines de pin conservées dans du miel à des fins médicinales, une pratique encore en cours en Espagne (LeMaitre, 1998).

Concernant la production, l'Italie se différencie avec un taux de productivité très élevé avec 500 kg/ha de graines décortiquées par an et 50 pignons/cône (Trap, 1996) tandis qu'en Espagne ce taux est égal à 225 kg/ha (Seigue, 1985).

1.4.3. Protection de sol

Les peuplements de pin pignon contribuent au contrôle de l'érosion du sol (Seigue, 1985) ainsi qu'à la fixation des dunes littorales grâce à leur système racinaire très bien développé (Sbay, 2016). La protection du sol était l'objectif principal des actions de reboisement depuis le 19^{ème} siècle en Italie, France, Espagne et Turquie (Barbero *et al.*, 1998).

1.4.4. Production de résine

Pinus pinea est riche en résine (Dereix *et al.*, 1999) ; en général, les peuplements des régions chaudes fournissent des rendements plus élevés que ceux des régions plus froides (Howes, 2001). Ce produit est obtenu en perçant le tronc du pin ou par distillation destructive du bois (Grieve, 1984). Les oléorésines sont présentes dans les tissus de toutes les espèces de pin, mais avec des quantités insuffisantes pour rendre leur extraction économiquement rentable. L'essence de térébenthine est obtenue par distillation de résine et constitue 20% de l'oléorésine (Grieve, 1984). Cette substance est utilisée comme solvant pour les cires. Elle s'intègre aussi dans la fabrication des vernis, de médicaments, etc. (Howes, 2001). La térébenthine est aussi un antiseptique, diurétique, rubéfiant et vermifuge. Elle est encore un excellent remède dans le traitement de problèmes de respiration, cutanés, de vessie, de reins, de rhumatisme, etc. (Grieve, 1984). En plus, la colophane est la substance qui reste après l'élimination de l'essence de

térébenthine de la résine de pin. Elle est utilisée par les violonistes sur leurs archets et aussi dans la fabrication de cire à cacheter, de vernis, etc. (Howes, 2001). Enfin, la poix de pin est la troisième substance importante qui peut être extraite de la résine de pin et est utilisée dans l'imperméabilisation et comme produit de préservation de bois (Coppen et Hone, 1995).

1.5. Cycle de reproduction

La phénologie végétale est l'étude scientifique des variations saisonnières, de la croissance et du développement des plantes (Schnelle, 1955). Les stades phénologiques du pin pignon se résument en cinq étapes (Differt, 2001) :

- Stade hivernal : bourgeons complètement fermés.
- Gonflement et allongement des bourgeons avec écailles non décollées.
- Ouverture des bourgeons et apparition du bout des aiguilles.
- Développement de nouvelles pousses des écailles avec bourgeons très longs.
- Les aiguilles et la pousse sont totalement libres.

Selon les peuplements, la reproduction du pin pignon commence entre l'âge de 8 et 20 ans (Veechi, 1980). Le cycle de reproduction de la plupart des pins dure trois années (Owens et Molder, 1984 ; Owens et Blake, 1986 ; Fletcher, 1992 ; Philipson, 1997) tandis que le pin pignon possède un cycle qui dure quatre ans (Figures 2 et 3). L'initiation florale a lieu entre l'été et l'automne puis la pollinisation (par le vent) se déroule pendant le printemps de l'année suivante qui sera suivie d'une année de dormance et de ralentissement du développement pour finir enfin dans la quatrième année par la fécondation et la maturité de l'embryon (Owens et Blake, 1986). Entre le mois d'avril de la troisième année et le début de la quatrième année, la fécondation a lieu. En septembre de la troisième année, la maturité du fruit, sa déhiscence et la chute des graines se déroulent. Du fait de ce cycle, des cônes de trois générations se trouvent sur la même branche d'un pin pignon (Khaldi, 2009).

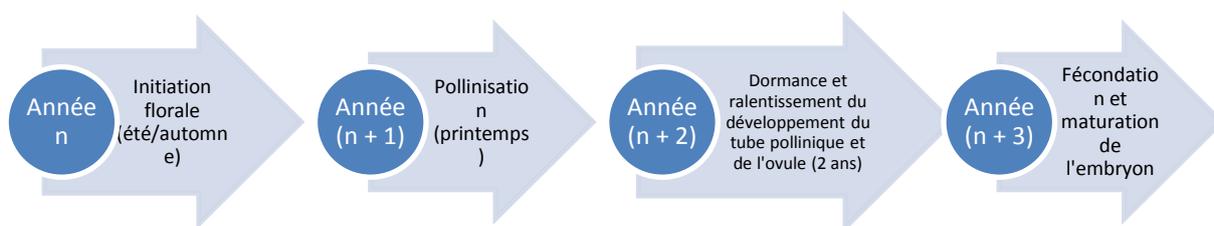


Figure 2 : Chronologie du cycle de reproduction du *Pinus pinea* (Owens *et al.*, 2006)

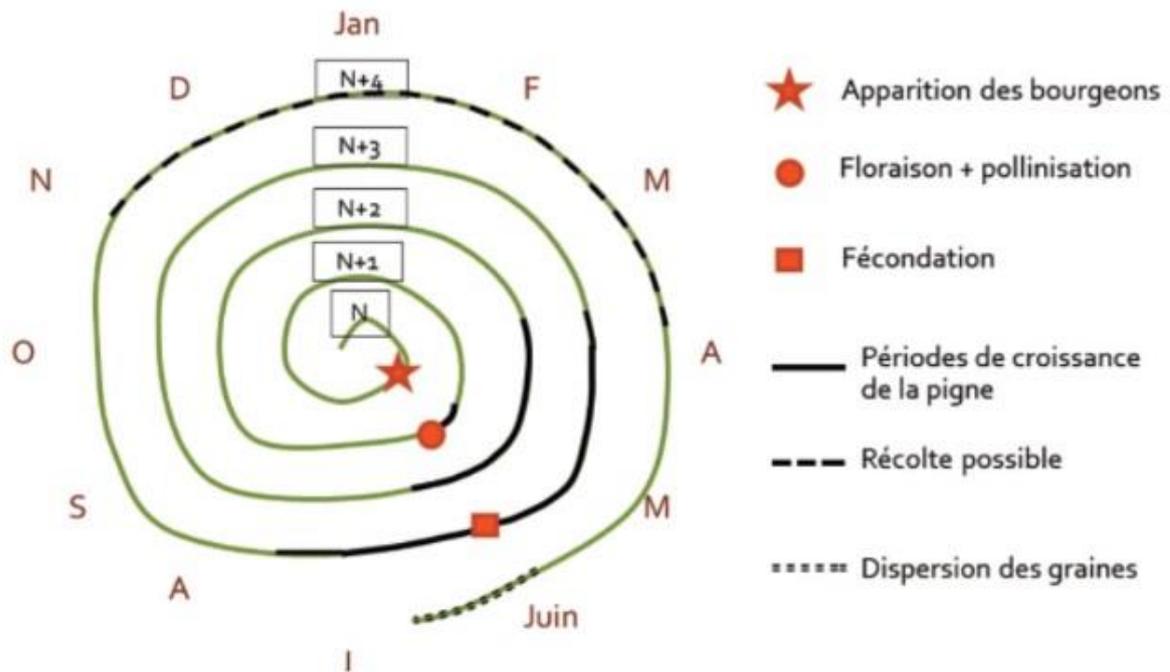


Figure 3 : Schéma récapitulatif du cycle de reproduction du pin pignon (Calama *et al.*, 2014)

A partir de l'âge de 15 ou 20 ans, la fructification commence mais la production de graines n'est significative que tous les 3 ou 4 ans. Les précipitations qui se réalisent durant entre les mois de février et mars de la première année stimulent la production de cônes durant l'automne de la troisième année (Pozzera, 1959). Les graines accomplissent leur maturation durant l'automne de la troisième année et les cônes vont s'ouvrir pendant le printemps de l'année suivante en restant pour des années sur les rameaux. La production de graines augmente avec l'âge jusqu'à 90 ans puis diminue progressivement (Veechi, 1980) mais il semblerait qu'elle se maintienne jusqu'à l'âge de 160-180 ans (Calama *et al.*, 2017a).

2. Le pin pignon au Liban

2.1. Origine

Il est évident à partir des archives historiques que le pin pignon est présent et cultivé au Liban dès le quatrième siècle. En effet, à l'époque romaine, un prix a été fixé par l'empereur romain Dioclétien (301 après J.C.) pour les pignons nettoyés importés de Beyrouth (Thirgood, 1981) ce qui montre l'importance de ce produit durant cette période (Mikesell, 1969). La question de savoir si le pin pignon a été introduit ou si sa présence est naturelle est cependant débattue. Des voyageurs du XVIIème au XIXème siècle ont

déclaré que le pin pignon avait été introduit au Liban par le prince Fakh-al-Din (1590-1635) suite à son retour de son exil italien (Thirgood, 1981). Mikesell (1969) cite une source affirmant que le pin pignon est endémique. Cette affirmation est reprise dans les travaux phytosociologiques conduits par Chouchani *et al.* (1975) qui affirment que « sa spontanéité est difficilement discutable ». Enfin, sur la base de ces travaux, Abi-Saleh (1978) indique également que « *Pinus pinea* représente au Liban l'essence climacique sur substrat gréseux ». L'auteur le place en effet comme stade terminal des successions végétales qui partent des pelouses vers la forêt pour les étages du thermo-méditerranéen, méso (ou eu) -méditerranéen et supra- méditerranéen. Cependant les observations plus anciennes reportent une origine artificielle du pin pignon. Ainsi Monnet (1924), inspecteur des Eaux et Forêts en mission en Syrie, note la présence étendue du pin sur une bonne partie de la basse et moyenne montagne au voisinage de Beyrouth et précise « Effectués par les villages ou des particuliers, ces reboisements d'âges divers, compris entre zéro et soixante ans, sont en général très bien venants ». De façon similaire, Berjaoui (1952) note que le pin pignon s'étend de la côte jusqu'à 1660m sur grès et sur calcaire et que c'est le plus étendu des résineux. Il précise également que « tous les boisements sont d'origine artificielle ».

2.2. Distribution

Les peuplements de pin pignon sont bien répandus au Liban mais sont particulièrement abondants sur l'ouest du Mont-Liban (Baltaxe, 1966) (Figure 4).

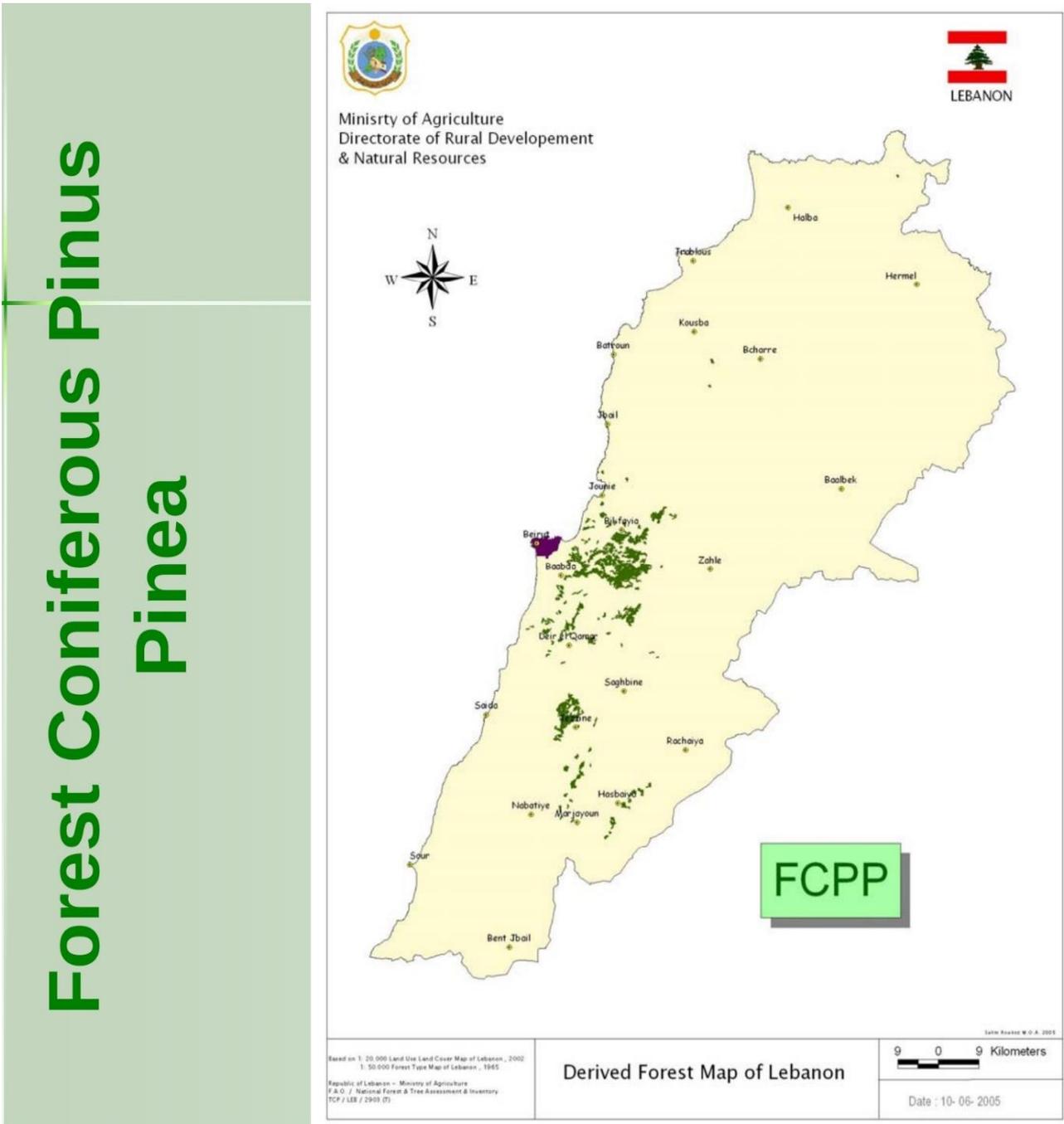


Figure 4: Carte montrant la distribution des peuplements de *Pinus pinea* au Liban (Roukoz, 2005)

Ils se distribuent de la zone côtière jusqu'à 1650 mètres d'altitude. Les études menées sur la surface totale couverte par le pin pignon au Liban ont montré des résultats un peu contrastés. Selon le Ministère de l'Environnement au Liban et à partir des estimations basées sur des images satellites de 1994, la couverture forestière de *Pinus pinea* est de 14 000 ha (MoE, 2000). Ce chiffre est supérieur à celui trouvé dans les années soixante avec 10 268 ha (Dereix *et al.*, 1999), ce qui s'explique par les efforts de reforestation effectués au cours de la période (MoE/UNDP/GEF, 2015).

Les plus grandes pinèdes se trouvent dans les parties sud et centrale du Mont Liban qui est le deuxième plus grand Gouvernorat ou subdivision dans le pays (Dereix *et al.*, 1999), spécifiquement dans le district ou Caza de Matn. Les populations sont interconnectées des districts Baabda à Aley tandis qu'elles sont éparpillées en allant des districts Aley vers Chouf. Au sud du Mont Liban, des populations dispersées sont localisés au district de Jezzine et autour de Marjeyoun (Baltaxe, 1966) ; de même au nord du Mont Liban à Hadath el-Jebbe et Beit Monzer à partir de 1 200 m jusqu'à 1 500 m (Abi Saleh *et al.*, 1996).

2.3. Caractères écologiques

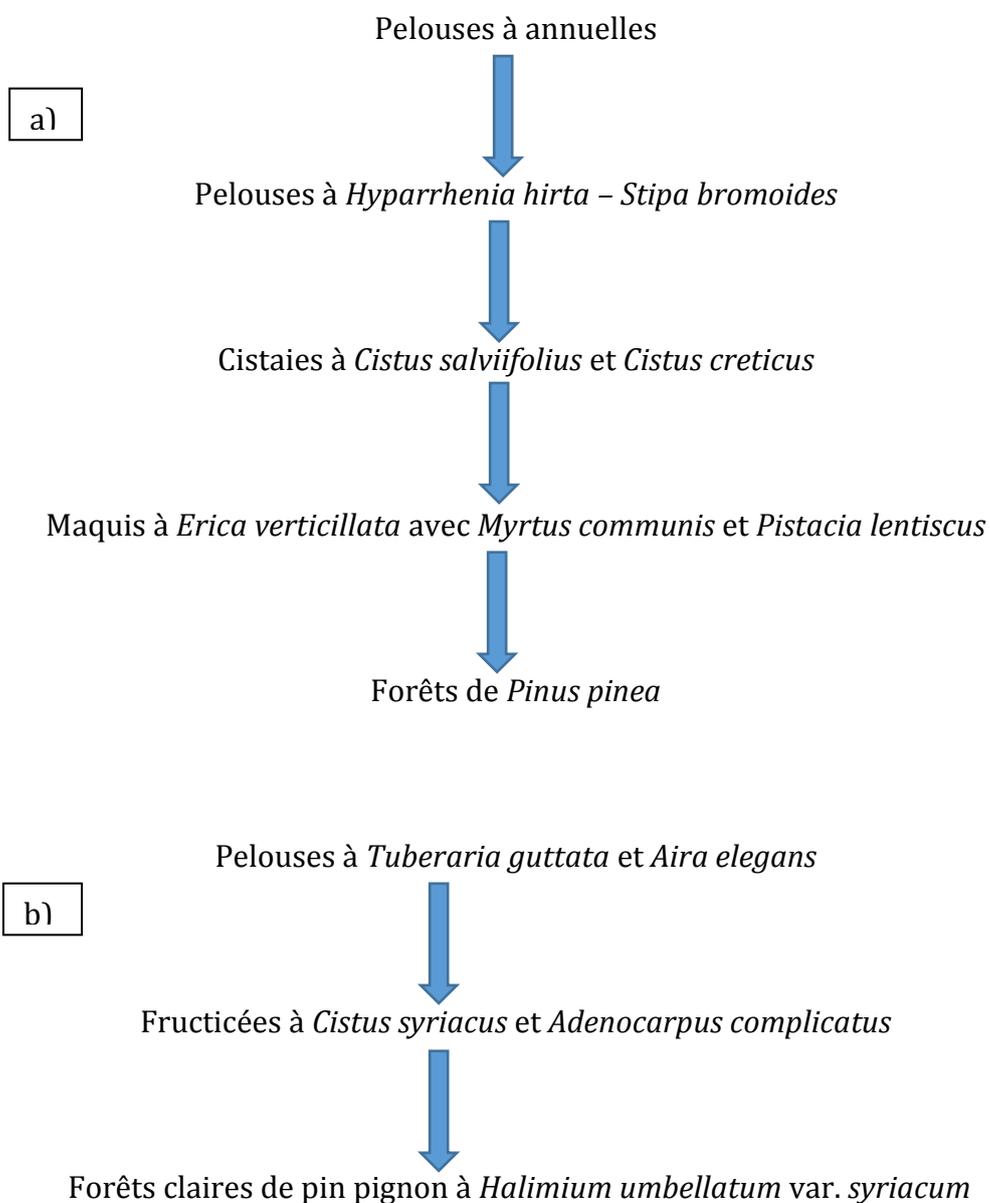
Les individus les plus performants au Liban sont localisés dans des zones d'intervalle de précipitation annuelle moyenne entre 700 et 1500 mm (Abi Saleh *et al.*, 1996 ; Dereix *et al.*, 1999). De plus, cette espèce tolère un intervalle entre -2 °C et 32 °C mais sa productivité diminue à basse température à cause de son port horizontal qui est très sensible au bris de branches par la neige (Abi Saleh *et al.*, 1996).

2.4. Place du pin dans les séries de végétation

Une évaluation des ressources forestières réalisée en 2005 estime que la couverture forestière du Liban est de 13,3 % et que les autres terres boisées représentent 10,4 %. Au sein de cette surface, 32,2 % sont des conifères composés à 40 % de *Pinus brutia* et *Pinus halepensis*, 23 % de *Juniperus excelsa*, 18 % de *Pinus pinea*, 5 % de *Cedrus libani*, 3 % de *Cupressus sempervirens* et (Beydoun et Stephan, 2005). La surface en conifères a été estimée à 44 879 hectares dont 7 943 hectares de pin pignon et 17 952 hectares pour les différentes forêts mixtes de pin dont *Pinus pinea*. Ces informations ont été utilisées afin de produire la carte de distribution du *Pinus pinea* au Liban par le Ministère de l'Agriculture (Figure 4) en combinant avec des données sur l'utilisation du sol issues d'images satellites et d'enquêtes sur terrain. Cette carte a montré que le pin pignon couvre 12 740 ha au Liban (Roukoz, 2005) : 7 943 hectares dans des pinèdes et 4 797 hectares dans des forêts mixtes.

Selon une étude sur les séries forestières de végétation au Liban (Abi Saleh *et al.*, 1976), le pin pignon est associé à *Quercus calliprinos*, *Pinus brutia*, ainsi qu'à *Pistacia palaestina*, *Myrtus communis* et *Erica manipuliflora* sur les formations de grès de l'étage thermo-méditerranéen. Dans les formations à calcaires compacts de l'étage (mésoméditerranéen aux limites des affleurements gréseux et sur grès aussi, *Pinus brutia* et *Quercus calliprinos*

s'associent au *Pinus pinea*. Enfin, *Quercus infectoria* et *Cytisus syriacus* sont présents dans la série du pin pignon de l'étage supra-méditerranéen. Les dynamiques des trois séries de végétation du pin pignon sont illustrées dans la figure 5.



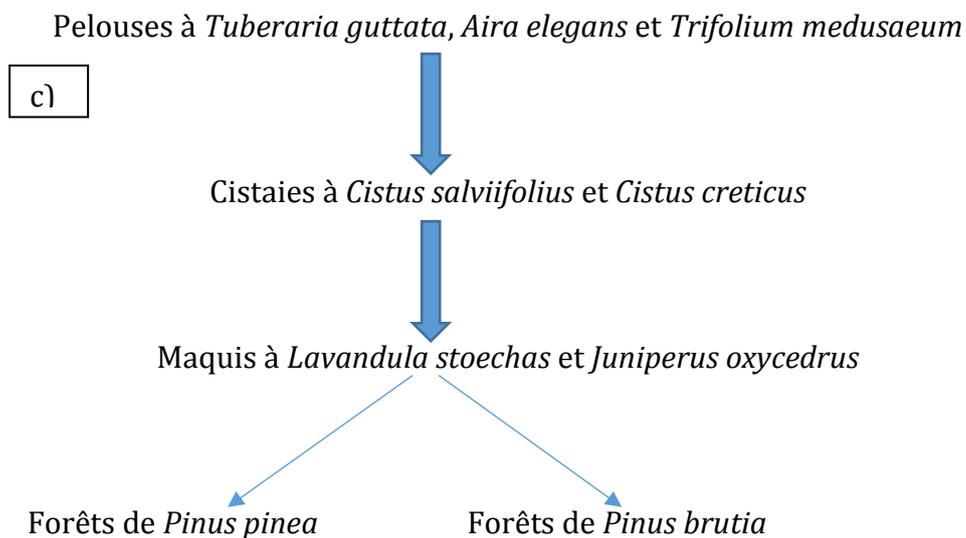


Figure 5: Dynamique de la série du pin pignon dans les étages : a) thermo-méditerranéen, b) méso ou eu-méditerranéen et c) supra-méditerranéen (Abi Saleh, 1978).

2.5. Importance économique et environnementale

Economiquement, le Liban compte sur la production de pignons qui s'intègre dans son secteur agricole et commercial ce qui se traduit par les chiffres suivants selon une étude réalisée au Ministère de l'Agriculture (Abi Saleh *et al.*, 1996) : 6 277 hectares sont consacrés à la production de pignons au Liban avec un taux de productivité élevé et égal à 200 kg/ha ; 80 % de cette production a lieu dans le Gouvernorat du Mont Liban, 18% dans le Sud, 1 % dans le Nord et de même à Nabatiyeh. La production de pignons au Liban est estimée à 1 500 tonnes (Sfeir, 2011) ce qui correspond à un rendement estimé à 0,24 tonnes par hectare. Le rendement économique est très élevé puisque le prix d'un kilogramme varie entre 40 et 50 USD au Liban (Stephan, 2013). Les pignons sont utilisés dans la cuisine et la confiserie locale (Abi Saleh *et al.*, 1996) comme une consommation de luxe (Routier, 1996).

De plus, le bois du pin pignon a été utilisé essentiellement pour la menuiserie et la fabrication des meubles (Polunin, 1969) et était un carburant pour le feu de chauffage auparavant (Masri, 1997). La production du bois varie entre 2 et 10 m³/ha/an (Abi Saleh *et al.*, 1996). Cependant, les forêts de pin pignon ne sont plus exploitées pour la production de bois d'œuvre. Ces peuplements sont élagués afin de fournir du bois de feu (Sfeir, 2011). Enfin, la résine prélevée sur les pins est utilisée comme insecticide appliquée aux chèvres (FAO, 1991).

Au Liban, les forêts de pin pignon jouent aussi un rôle contre l'érosion du sol et la perte de sa qualité (Choueiter and Ioana, 2007). Ces forêts sont localisées principalement sur les formations gréseuses (Abi Saleh *et al.*, 1976). Or, l'érosion du sol avec des glissements de terrain a lieu sur des zones d'argile sableuse instables spécifiquement dans les formations à grès instables notamment lors de précipitations intenses (Dubertret, 1966). De vieux glissements de terrains de grande ampleur ont été documentés dans les régions de Hammana, Qoubbey, Ras el Harf, Baalchmay Bedghane et Bdadoun (Dubertret, 1951). Les sols sur des formations à grès sont très exposés à l'érosion particulièrement lorsqu'ils sont nus (Dereix *et al.*, 1999).

2.6. Agents menaçants

2.6.1. Incendie

Le degré de risque d'incendie pour une espèce est mesuré à une échelle individuelle par des tests d'inflammabilité et de résistance contre l'incendie (Dehane *et al.*, 2015).

Fernandez *et al.* (2008) ont montré que le pin pignon possède une résistance plus élevée contre les incendies que d'autres espèces de pin Méditerranéen. Le degré de risque d'incendie est 3 sur 5 pour le *Pinus pinea*, tandis que les autres pins ont un degré de 5 (Abi Saleh *et al.*, 1996). Cette résistance au feu est liée à une écorce épaisse et à la haute couronne du pin pignon qui favorise la protection de la canopée (Rigolot, 2004 ; Madrigal *et al.*, 2019). Les incendies de forêt ont des conséquences assez néfastes sur les peuplements de pin pignon : ils brûlent les jeunes pins et peuvent endommager l'écorce des pins plus âgés, en cas de feu plus intense, entraînant leur mort (Routier, 1996).

Les incendies de forêt commencent généralement au mois d'août et se terminent vers les premières précipitations d'automne (Beydoun et Stephan, 2005). La majorité des incendies concerne les forêts de conifères au Liban et les causes sont presque toujours liées à des interventions humaines (FAO et MoA, 2005). Les incendies enregistrés en 2007 et 2008 ont détruit en un temps relativement court 4 200 hectares de la couverture végétale du pays. Durant une journée en octobre 2007, la superficie brûlée totale (1 500 hectares) a été équivalente à trois fois la superficie reboisée pendant 17 ans (AFDC, 2007). Il n'existe pas de statistiques précises sur les dégâts ou l'étendue de l'incendie dans les pinèdes, mais à titre indicatif, Masri (Masri, 1999) a indiqué qu'environ un quart des pinèdes du Mont Liban avait été endommagé par des incendies au cours des années 1990.

Le facteur anthropique est considéré comme cause principale d'incendie en raison de plusieurs pratiques comme le fait d'allumer le feu au début de l'automne afin de faciliter

la collecte des cônes, feu qui devient souvent incontrôlable (Abi Saleh *et al.*, 1996). En plus, le brûlage des déchets solides, les feux en plein air à des fins de loisirs ou par les gardiens de troupeaux pour améliorer le pâturage, sont des actions humaines qui peuvent engendrer des incendies (Akl, 1996).

2.6.2. Urbanisation

L'urbanisation conduit à la fragmentation des peuplements de pin et spécifiquement au Mont Liban où elle se développe rapidement dans plusieurs zones (Routier, 1996). Les stations balnéaires ont fragmenté beaucoup de forêts à Beit Meri, Broummana et Monte-Verdi (Abou Haidar, 1996). L'urbanisation non planifiée peut causer des glissements de terrains dans des régions comme Chouf et Matn (Abi Saleh, 1996).

L'urbanisation s'est fortement développée dans les dernières années avec l'augmentation de la densité de population : la surface urbanisée a ainsi augmenté de 59 % en l'espace d'une dizaine d'années (1994-2005) et le pourcentage d'urbanisation atteignait 7,22 % en 2005 (Tableau 1).

Année	Surface urbanisée (km²)	Proportion d'urbanisation (en %)
1963	221	2,16
1994	465	4,53
2005	741	7,22

Tableau 1 : Proportions de l'urbanisation au Liban (Faour, 2014)

2.6.3. Les carrières et autres changements d'occupation du sol

Le nombre de carrières a augmenté de 784 à 1 278 entre 1989 et 2005 (soit + 63 %) avec une surface qui a été doublée (Darwish *et al.*, 2011). Ces carrières ont conduit à une déforestation et une grande érosion du sol comme à Jouret-el-Ballout où elles ont remplacé une forêt de pin pignon (Abou Haidar, 1996). Les carrières au Liban se distribuent d'une façon très anarchique (Figure 6) (El Fadel *et al.*, 2001) menaçant ainsi non seulement les peuplements de pin pignon mais toutes les ressources environnementales et la biodiversité présentes.

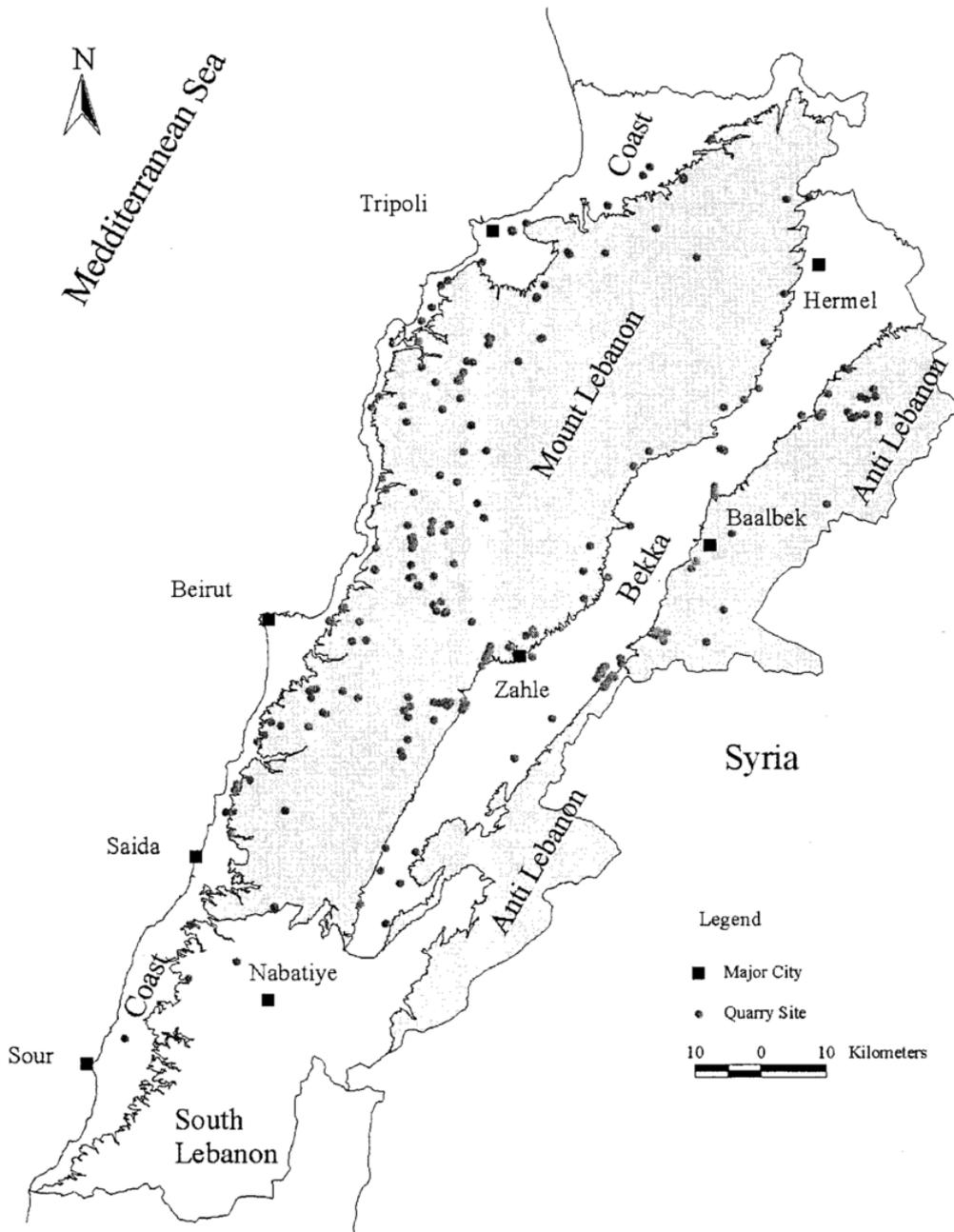


Figure 6 : Carte montrant la distribution des carrières au Liban en 2001

Comme la plupart des peuplements de pin pignon se trouve dans des propriétés privées, une diminution dans le gain financier provenant de l'exploitation de ces arbres peut amener à une modification de l'utilisation du sol (Abi Saleh *et al.*, 1996). En effet, au Liban comme encore plus dans les autres pays développés, il y a une tendance à la diminution des revenus des propriétaires qui exploitent leurs peuplements de pin pignon à cause de l'augmentation du prix de la main d'œuvre (Catalan, 1998). Cela incite les propriétaires à transformer leur forêt en terre agricole ou à l'urbaniser.

2.6.4. Insectes ravageurs

Les populations d'insectes ravageurs du pin pignon constituent un problème sérieux menaçant les forêts de *Pinus pinea*. La liste des principaux insectes trouvés sur les arbres de pin pignon au Liban est mentionnée dans le tableau 2 (Abou Fakhr Hammad, 2014).

Insecte	Région
<i>Arhopalus syriacus</i> (Coleoptera, Cerambycidae)	Mont-Liban, Arsoun
<i>Chalcophora detria</i> (Coleoptera, Buprestidae)	Mont-Liban
<i>Chrysobothris solieri</i> (Coleoptera, Buprestidae)	Mont-Liban
<i>Cicada orni</i> (Homoptera, cicadidae)	Mont-Liban, Arsoun
<i>Cinara sp.</i> (Homoptera, Aphididae)	Mont-Liban, Arsoun
<i>Dioryctria sp.</i> (Lepidoptera, Pyralidae)	Mont-Liban
<i>Ernobius gigas</i> (Coleoptera, Anobiidae)	Mont-Liban, Arsoun, Sud
<i>Ernobius sp.</i> (Coleoptera, Anobiidae)	Mont-Liban, Arsoun, Sud
<i>Phytoceia sp.</i> (Coleoptera, Cerambycidae)	Mont-Liban
<i>Pitophthorus pubescens</i> (Coleoptera, Scolytidae)	Mont-Liban
<i>Rhyacionia buolina</i> (Lepidoptera, Tortricidae)	Mont-Liban, Sud
<i>Stromatium unicolor</i> (Coleoptera, Cerambycidae)	Mont-Liban, Arsoun
<i>Syngenaspis parlatoriae</i> (Homoptera, Diaspididae)	Mont-Liban, Arsoun
<i>Tettigetta parvula</i> (Homoptera, Cicadidae)	Mont-Liban, Arsoun
<i>Thaumetopoea wilkinsoni</i> (Lepidoptera, thaumetopoeidae)	Mont-Liban
<i>Tomicus destruens</i> (Coleoptera, Scolytidae)	Mont-Liban, Arsoun, Sud
<i>Trichoferus faciculatus</i> (Coleoptera, Cerambycidae)	Mont-Liban, Arsoun

Tableau 2 : Liste des espèces d'insectes trouvées dans les peuplements de *Pinus pinea* au Liban

Des études (Kawar *et al.*, 2000 ; Nemer, 2001 ; Nemer, 2009 ; Nemer, 2014) ont indiqué que la dégénérescence de certains arbres et plantules de pin pignon au Liban est associée avec la présence du scolyte nuisible *Tomicus destruens* et dans une moindre mesure avec le papillon *Rhyacionia buolina* et le scolyte *Ernobius gigas* qui ont été trouvés dans des cônes et des bourgeons secs. D'autre part, *Thaumetopoea wilkinsoni* est un papillon qui attaque très peu le pin pignon au Liban (Dereix *et al.*, 1999).

Récemment, *Leptoglossus occidentalis* a été identifié parmi les nouveaux insectes nuisibles de *Pinus pinea* au Liban (Nemer, 2015). Cette punaise d'origine nord-américaine est considérée comme cause principale de dessèchement de cônes et de déformation de graines (Roversi *et al.*, 2011; Bracalini *et al.*, 2013; Lesieur *et al.*, 2014). Ces insectes sucent les cônes en développement en causant leur dégénérescence et provoquent des dommages directs sur la fusion des graines aux écailles des cônes et en épuisant le contenu protéinique et lipidique de la graine (Bates *et al.* 2000a, 2000b, 2002).

3. Régénération naturelle

La régénération naturelle est le renouvellement d'un peuplement par ses propres graines d'une manière naturelle sans l'intervention d'un autre agent artificiel (Ford-Robertson, 1971). La régénération naturelle d'une espèce comprend son cycle de vie et est composée de plusieurs phases différentes : la production, la dispersion, la germination des graines, l'installation et la croissance des semis (Madsen et Larsen, 1997). Les interactions entre un individu précis et d'autres éléments de l'écosystème influencent la dynamique d'un individu dans une forêt (Begon *et al.*, 1990).

La réussite de chacune des phases de la régénération naturelle dépend de divers facteurs (Paluch, 2005) qui peuvent être physiques et biotiques (Matney et Hodges, 1991). Les différents processus intervenant dans ce phénomène sont illustrés dans la figure 7 et nous les détaillons par la suite.

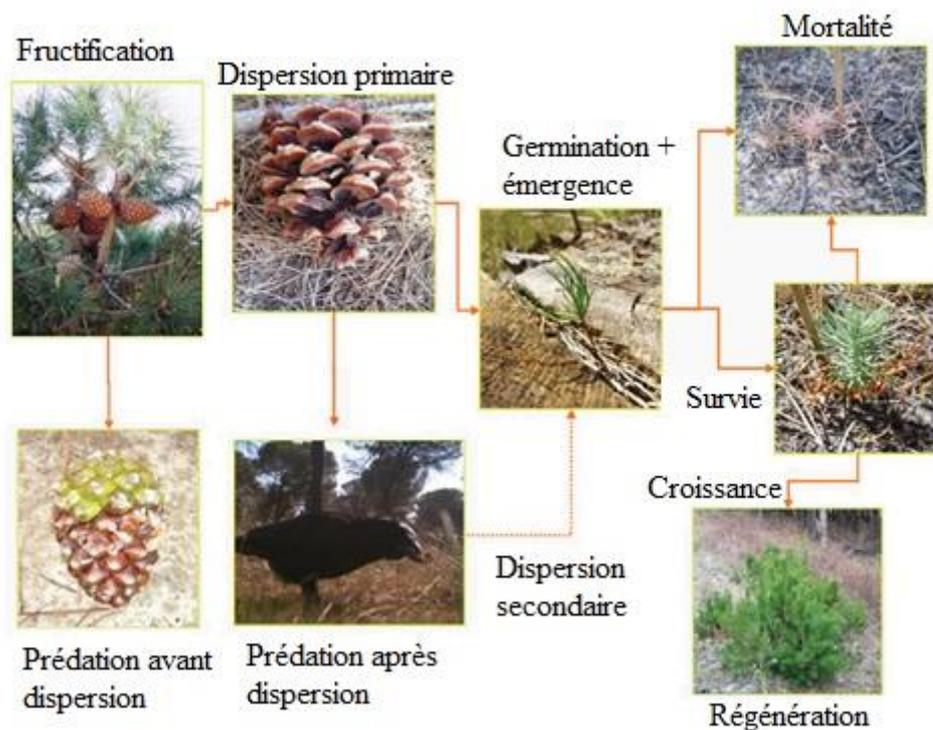


Figure 7 : Les différents processus intervenant dans la régénération naturelle du pin pignon (d'après Calama *et al.*, 2017a).

3.1. Dispersion et prédation

La prédation par les rongeurs et les oiseaux est considérée comme un problème principal menaçant la régénération naturelle spécifiquement la germination et la survie des semis après la dispersion des graines (Juez, 2007) ainsi que la dispersion elle-même (Calama *et al.*, 2017b). Les divers prédateurs et ravageurs (Trosset et Roques, 1986; Pellissier et Trosset, 1992) peuvent aussi causer des dommages très importants à la fructification (Le Tacon *et al.*, 1976 ; Le Tacon, 1980). Les conditions climatiques ainsi que les ressources disponibles influencent fortement le taux des populations animales causant ces dégâts ce qui ce qui explique en partie la fluctuation temporelle et spatiale de la régénération naturelle (Brown *et al.*, 1988; André et Gensac, 1989).

Les graines de pinon sont relativement lourdes et sont dispersées par gravité et peuvent ensuite être redistribuées par de petits mammifères tels que le rat noir (*Rattus rattus*) (Fady *et al.*, 2004). Il est important de considérer l'effet de la prédation avant et après la dispersion. La prédation des graines avant la dispersion a été décrite récemment comme une menace sérieuse pour la production de semences. Des dégâts ont été observés sur des cônes causés par des ravageurs tels que *Pissodes validirostris* Gyll. ou *Dioryctria mendacella* Staud (Calama *et al.*, 2017b). De plus, la principale cause du syndrome de la

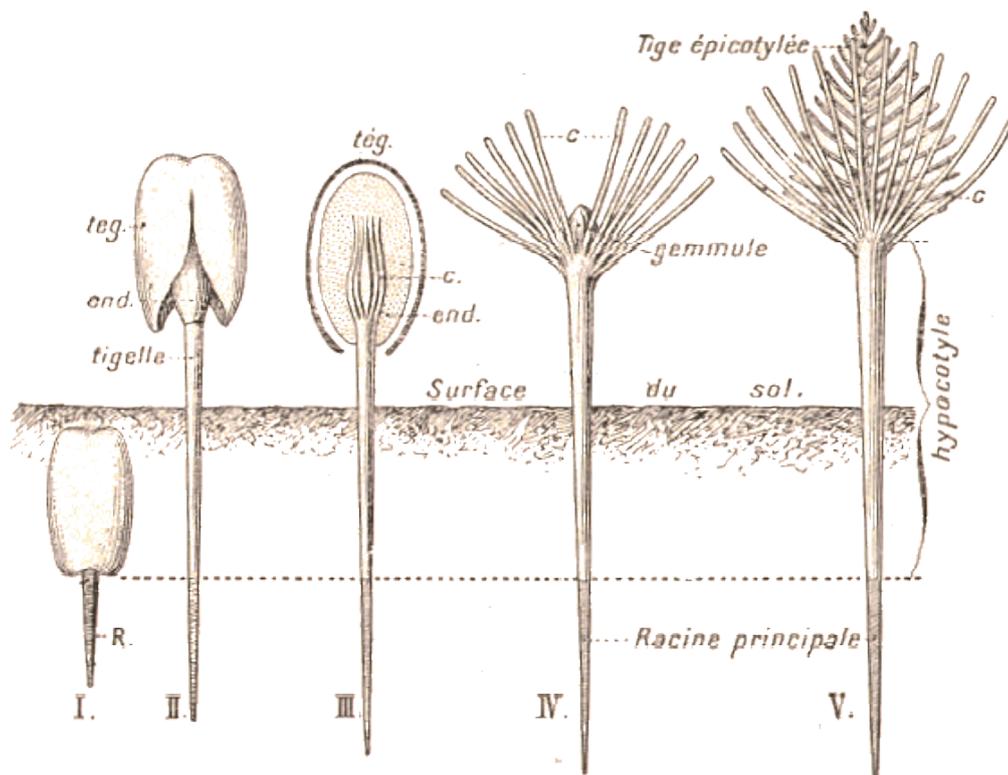
sècheresse des cônes, entraînant une dégradation dans la productivité des cônes et des pertes écologiques et économiques, est la punaise américaine du pin *Leptoglossus occidentalis* qui est un ravageur spécifique des conifères (Mutke *et al.*, 2015 ; Nemer *et al.*, 2019).

En outre, la taille et la qualité nutritionnelle des graines de pin pignon offrent des éléments attractifs aux prédateurs après leur dispersion. Manso *et al.* (2014) ont observé que la souris des bois (*Apodemus sylvaticus*) était le principal prédateur des graines de *P. pinea* dans le nord du Plateau Espagnol responsable de la perte de plus de 80 % des graines. Cette souris est capable de consommer toutes les semences disponibles durant la période humide. La pie bleue (*Cyanopica cyanus* Pall.) et le Grand Corbeau (*Corvus corax* L.) ont été identifiés comme agents secondaires de prédation.

3.2. Caractéristiques de la graine, germination et croissance

La germination est l'étape qui vient après la dispersion et elle est nécessaire pour l'installation de toute plantule.

La germination est un processus physiologique irréversible (Bewley et Black, 1994) qui correspond à la transition de la phase de vie latente de la graine à celle du développement de la plantule qui constitue un stade particulièrement vulnérable et sensible (Harper 1977). Un échec dans la germination peut avoir lieu si les conditions à la fois spatiales (par ex. les conditions de sol) et/ou temporelles (par ex. les conditions climatiques) sont défavorables (Harper, 1977 ; Silvertown et Charlesworth, 2001). La germination du pin pignon peut être détectée facilement puisque cette espèce possède de grosses graines. La germination se traduit par la sortie de la radicule, l'allongement de l'hypocotyle et l'apparition des cotylédons (émergence) et enfin la croissance de l'épicotyle (Figure 8). Elle a lieu après les premières pluies automnales et sa graine est considérée sans dormance (Vabre-Durrieu, 1956).



R, radicelles. - end, endosperme. - tég, téguments. - c, cotylédons.

Figure 8 : Germination de la graine du pin et émergence de la plantule (Encyclopédie Imago Mundi)

Pinus pinea fournit des graines de pouvoir germinatif entre 70 et 90 % et d'une longévité de 4 à 6 mois en moyenne en milieu naturel ou d'un an si elles sont conservées dans un milieu sec et froid (Vabre-Durrieu, 1956). Les graines entrent dans un état de dormance durant l'hiver et l'été car des températures inférieures à 10 °C et supérieures à 25 °C ne sont pas favorables à leur germination (Escudero *et al.*, 1997).

D'autres facteurs influencent aussi sur la germination : un pH bas entre 4 et 5 avec des concentrations de CaCO₃ entre 20 et 40 % sont considérés défavorables pour la germination ainsi que pour l'activité enzymatique (Muscolo *et coll.*, 2007).

Un seul verticille par an se développe habituellement chez le pin pignon et la croissance en longueur s'effectue au printemps. La croissance polycyclique est presque absente chez les arbres adultes sauf dans les cas de précipitations estivales avec une deuxième unité de croissance plus courte que la précédente (Mutke *et al.*, 2003). Le pin pignon est donc caractérisé par une croissance monocyclique pour l'essentiel ce qui signifie la formation d'un seul cerne ligneux avec un seul verticille de branches par an. La croissance est significative à partir du printemps avec une augmentation de diamètre notamment en avril, un allongement des pousses en mai et des aiguilles entre juin et juillet, et une activité

du cambium qui dure environ 8 mois (Cabanettes et Rapp, 1981). La durée de croissance varie entre 90 et 170 jours (Poupon, 1970). L'accroissement du *Pinus pinea* est bloqué en hiver (Castellani, 1979; Liphschitz, 1986) vers décembre et février ainsi qu'en été vers fin juillet et août. Les pics de croissance sont notés durant les mois de mai, juin et octobre ce qui correspond à des périodes de précipitations (Castellani, 1979).

3.2.1. Facteurs influençant la germination et l'établissement

3.2.1.1. Lumière

Le renouvellement d'un peuplement forestier est fortement contrôlé par la lumière qui arrive au sol et par la chaleur qu'elle apporte (Bischoff, 1987). La lumière agit directement sur la germination et l'établissement d'une espèce (Mayer et Poljakoff-Mayber, 1989). Plusieurs études ont montré que les variations liées à la lumière ont un effet sur la morphologie du système racinaire et l'intensité de mycorhization : chez un jeune semis, les parties souterraines se développent d'une façon plus importante que les parties aériennes lorsque le taux de l'énergie lumineuse disponible pour la photosynthèse augmente (Barney, 1951 ; Roussel, 1969 ; Logan, 1973 ; Roussel, 1978) affectant encore le taux de mycorhization de la même manière (HacsKaylo et Snow, 1959 ; Boullard, 1961). Ces éléments jouent un rôle majeur dans la résistance à la sécheresse. En revanche, des fortes intensités lumineuses peuvent affecter négativement la croissance et causer une mortalité estivale surtout parce qu'elles s'associent généralement à une forte sécheresse de l'air (Pontailler, 1979).

De plus, des études sur d'autres pins ont montré que la germination de *Pinus sylvestris* (Nyman, 1961 ; Toole, 1973 ; Skordilis et Thanos, 1997) et *Pinus pinaster* (Bonnet-Masimbert, 1975) dans la zone méditerranéenne est stimulée par la lumière reçue par le phytochrome. De façon similaire, *Pinus halepensis* et *Pinus brutia* sont caractérisés par une germination photo-sensible tandis que d'autres espèces peuvent accomplir leur germination indifféremment des conditions lumineuses telle que *Pinus nigra* (Thanos et Skordilis, 1987). Adili *et al.* (2013) ont trouvé que la lumière n'a pas un effet direct sur la germination de graines de *Pinus pinea*, mais que celle-ci est influencée par la température et l'humidité liées à leur tour à la disponibilité en lumière.

3.2.1.2. Température

La température optimale donnant le meilleur taux de germination en une courte période pour la majorité des graines est entre 15 et 30 °C. Les hautes températures

peuvent supprimer les dormances primaire et secondaire tandis que les basses températures provoquent une dormance secondaire. La température joue donc un rôle déterminant dans la capacité et le pourcentage de germination (Copeland et McDonald, 2001).

La plupart des graines nécessitent une période froide hivernale de température entre 0 et 10 °C suivie d'une période printanière plus chaude de température entre 20 et 30 °C afin d'achever leur germination. Ces résultats ont été notamment obtenus pour les espèces : *Pinus halepensis*, *Pinus pinaster*, *Pinus canariensis* et *Pinus pinea* (Trabaud, 1995 ; Escudero *et al.*, 1997).

3.2.1.3. Interaction lumière température

L'effet inhibiteur de la lumière rouge sur la germination peut être bloqué par des températures fluctuantes d'où l'effet important de la température sur la sensibilité des semences à la lumière (Hilton, 1984).

Les interactions entre les besoins en lumière et la température varient d'une espèce à une autre (Serrano-Bernardo *et al.*, 2007). Une stabilité en température et en intensité de lumière est requise pour la germination de certaines espèces tandis que d'autres ont la capacité de germer quelle que soit l'intensité de lumière mais exigent une température variable (Felippe, 1978). En plus, chez certaines espèces, les exigences en lumière pour la germination peuvent être remplacées par une température élevée (Amritphale *et al.*, 1989). De même, des faibles températures du sol associées avec des faibles intensités de lumière peuvent avoir des effets inhibiteur sur la germination ; cela n'a pas été montré pour *Pinus pinea* mais sur d'autres espèces comme par exemple *Pinus sylvestris* (Nyman, 1963 ; Tillberg, 1992).

3.2.1.4. Humidité

Ce facteur est essentiel pour la germination et la levée des semis durant la première saison de croissance (Vaartaja, 1950 ; Tirén, 1952 ; Winsa, 1995 ; De Chantal, 2003).

Dans les climats méditerranéens, la germination ne peut s'effectuer que pendant les périodes humides de l'automne ou printemps (Garcia-Fayos *et al.*, 2000 ; Quilichini et Debussche, 2000). En fait, une certaine teneur en eau est nécessaire pour le déclenchement de la germination des graines et la valeur de cette teneur va augmenter au fur et à mesure avec la croissance des semis (Wangchuk, 2007). Mais, il faut signaler qu'une quantité d'eau excessive peut avoir des effets nuisibles sur la plante puisqu'elle va

remplacer l'air du sol en limitant ainsi la respiration et provoquant des maladies fongiques. Une étude sur des espèces de chêne a ainsi montré qu'une quantité excessive d'eau durant l'hiver réduit le taux de germination, l'émergence et la survie des semis (Urbietta *et al.*, 2008). Cependant, un tel processus n'est que très rare en zone méditerranéenne. Le phénomène le plus fréquent est bien sûr le stress hydrique au cours de la période estivale qui représente un « goulet d'étranglement » (bottleneck) pour la survie et le développement des plantules (Pardos *et al.*, 2005).

Plusieurs études ont ainsi souligné que le stress hydrique est un facteur limitant dans le processus de la germination : il est capable de réduire le pourcentage et la vitesse de la germination d'une espèce et de retarder son initiation (Boydak *et al.*, 2003 ; Hardegree et Ermmerich, 1990). Il faut noter que chaque espèce possède un seuil pour la quantité d'eau dans la graine nécessaire à sa germination (Hadas et Russo, 1974). Le plus souvent, la partie minérale du sol est considérée la plus favorable pour la germination des conifères (Yli-Valkkuri, 1962) puisqu'elle présente une plus grande capacité de rétention d'eau que la partie holorganique composée par la litière et l'humus (Collis-George et Sands, 1959). Pour le pin pignon, une humidité du sol entre 15 et 25 % est suffisante pour une bonne germination (Ferrari, 1950 ; Boncompagni, 1952 ; Magini, 1955), tandis qu'une plus grande humidité peut ralentir ce processus (Loisel, 1976).

3.2.1.5. Interaction lumière – eau

La présence de l'eau dans le sol est un facteur fondamental avec une grande importance spatio-temporelle dans l'émergence et l'établissement des semis (Gómez-Aparicio *et al.* 2005a). Cependant, il a aussi été démontré dans une expérience *in situ* que la lumière a une plus grande influence que la disponibilité en eau sur la germination et la survie des semis de *Pinus pinaster* (Ruano *et al.*, 2009). Il a été aussi montré que la survie des semis du pin maritime est plus impactée par la sécheresse avec de fortes intensités lumineuses qu'avec un ombrage (Sanchez-Gomez *et al.*, 2006). Celui-ci réduit en effet l'évaporation de surface en conservant la teneur en eau ce qui favorise l'émergence des semis, comme cela a été noté en particulier pour le cas du *Pinus strobus* (Thomas et Wein, 1985). Cette situation est très fréquente dans la région méditerranéenne où la disponibilité des différentes ressources est très variable et l'interaction eau-lumière joue un rôle prépondérant puisque le climat ici est caractérisé par des années pluvieuses favorables à la régénération et d'autres sèches plus défavorables.

3.2.1.6. Humus et litière

La nature et la forme de l'humus sont des facteurs importants dans la survie des semis. Par exemple il existe des conifères qui préfèrent un humus de type mull tel que l'épicéa (Weissen *et al.*, 1983) et d'autres de type moder tel que le sapin (Drapier, 1985). Les humus de forme mull qui sont moins épais (barrière mécanique plus faible) et témoignent d'une incorporation rapide de la matière organique peuvent néanmoins dans certaines conditions être défavorables pour certaines espèces comme le sapin en raison de leur abondance en manganèse qui présente alors un caractère de toxicité (Duchaufour et Rousseau, 1959). Il existe aussi une toxicité des humus de forme moder ou dysmoder selon le type de litière (Daniel and Schmidt, 1972 ; Weissen, 1979) qui est liée à l'abondance en composés phénoliques (Kuiters and Sarink, 1986 ; Gallet and Lebreton, 1989). Cette toxicité se couple à une capacité inhibitrice contre certains microorganismes (Berg *et al.*, 1980 ; Kuiters, 1990) spécifiquement des mycorhiziens (Olsen *et al.*, 1971 ; Rose *et al.*, 1983).

En outre, la litière peut représenter un effet inhibiteur remarquable sur la germination (Fernandez *et al.*, 2008). Cet effet négatif sur les premiers cycles de vie de la plante peut s'expliquer par le fait que la litière limite les rayons lumineux atteignant le sol (Vásquez-Yannes *et al.*, 1990), forme une barrière physique pour le développement des plantules en limitant le contact graine/sol (Facelli et Pickett, 1991a et b), change le taux d'humidité du sol (Facelli et Pickett, 1991) ainsi que cycle des éléments nutritifs du sol et la décomposition de la matière organique (McClaugherty *et al.* 1985), et augmente la probabilité d'exposition à des agents pathogènes ou des insectes prédateurs (Itoh, 1995). Cependant, la litière peut aussi avoir un effet positif en limitant l'évaporation du sol et en tamponnant les températures (Sayer, 2006).

3.2.1.7. Mycorhization

Le mycorhize est une symbiose dans laquelle l'arbre et le champignon mycorhizien s'échangent des matières nutritives : l'arbre fournit au champignon les sucres élaborés lors de la photosynthèse et ce dernier lui offre en échange des éléments nutritifs, comme l'azote et le phosphore (Egli and Brunner, 2002) en plus de participer à son alimentation hydrique.

La vitesse et la qualité de la mycorhization sont affectées par la lumière (Hacskaylo et Snow, 1959 ; Boullard, 1961) et le type d'humus (Mousain, 1975 ; Alvarez *et al.*, 1979). Des études sur le pin sylvestre ont montré que les champignons ectomycorhiziens n'ont

pas un effet sur la nutrition des jeunes semis qui se comportent comme des plantes herbacées capables de réduire et d'assimiler les nitrates (Theobald et Smith, 1974; Ingestad, 1979). La mycorhization aide à la survie des semis du *Pinus taeda* (Marx et Bryan, 1971) et *Pinus echinata* (Marx, 1973) par protection contre des agents pathogènes et le dessèchement. La production d'antibiotiques par les champignons mycorhiziens constitue la cause de cet effet positif sur la survie (Marx, 1969). Enfin, pour le pin maritime dans les landes en France, la mycorhization n'explique pas la réussite ou non de la régénération bien qu'elle intervienne pour partie dans la vitalité de la plantule (Guignabert *et al.*, 2018).

3.2.1.8. Interaction avec la végétation du sol

La réussite de la régénération naturelle d'une espèce forestière est largement influencée par la végétation naturelle accompagnatrice présente dans le sous-bois (Frochot *et al.*, 1986). Les effets induits par cette végétation qualifiée aussi « d'interférente » peuvent durer plusieurs années (Wagner *et al.*, 2006). Par exemple, les graminées pérennes, qui ont une grande capacité de colonisation dans les milieux ouverts et sont parfois abondantes dans les systèmes forestiers, sont considérées très compétitrices pour l'eau, l'azote et les éléments nutritifs (McDonald, 1986; Collet *et al.* 1999; Coll *et al.* 2003; Coll *et al.*, 2004). Cette compétition peut entraîner une altération de croissance ou une mortalité chez les jeunes plantules (Frochot *et al.*, 1986, Lévy *et al.* 1990). Ainsi, la croissance des semis du pin sylvestre est perturbée par la présence de la molinie, la fougère, et la callune en atténuant la photosynthèse (Gaudio, 2010). En milieu méditerranéen, Prévosto et Ripert (2008) notent un effet très compétiteur du brachypode rameux sur l'émergence et la survie des plantules de pin d'Alep. La probabilité de régénération de *Pinus radiata* diminue considérablement avec l'augmentation du pourcentage moyen du couvert arbustif (*Baccharis pilularis* D.C., *Toxicodendron diversilobum* E. Greene, *Rubus ursinus* Cham., etc.) (O'Brien *et al.*, 2007).

4. Interactions entre plantes

L'installation d'une plantule dans un endroit donné est contrôlée par les conditions du climat et les interactions avec les autres plantes voisines déjà établies (Lortie *et al.*, 2004). Ces interactions peuvent être directes ou indirectes, négatives (compétition) ou positives (facilitation) (Rice, 1984; Bronstein, 1994 ; Reynolds and Rajaniemi, 2007).

Bertness et Callaway (1994) ont proposé l'hypothèse du gradient de stress (stress gradient hypothesis) qui constitue un modèle conceptuel général qui se base sur le fait que la fréquence relative de la facilitation et de la compétition varie inversement en fonction des gradients de stress physique ou de la productivité de l'écosystème. Ces auteurs démontrent que la facilitation devrait être particulièrement courante dans les communautés se développant sous un stress physique élevé et dans les communautés où la pression des consommateurs est élevée. En revanche, dans les milieux où l'environnement physique est relativement favorable et la pression des consommateurs est moins sévère, les interactions positives devraient être rares alors que les interactions compétitives pour les ressources devraient être les forces structurantes dominantes.

Malgré le fort support de cette hypothèse dans la littérature (Callaway, 2007), certaines recherches ont montré une forte variabilité au sein du même système (par exemple Tielbörger et Kadmon, 2000; Holzapfel *et al.*, 2006). En effet, les effets de facilitation peuvent diminuer ou cesser avec un stress extrême (Michalet *et al.* 2006) et les transitions de la compétition à la facilitation dépendent dans une large mesure des caractéristiques de l'espèce testée (Choler *et al.*, 2001), de la nature du gradient de stress impliqué (Kawai et Tokeshi, 2007) et de la variable de réponse considérée (par ex. croissance ou survie) (Maestre *et al.* 2005).

4.1. Compétition

La compétition pour les ressources a longtemps été considérée comme une force prépondérante dans la structuration des communautés végétales, la sélection naturelle, la répartition des espèces ainsi que leur évolution (par ex. Warming, 1909, Craine and Dybzinski, 2013). La compétition a lieu lorsque les ressources sont disponibles en quantité limitée comme l'espace, la lumière, l'eau et les nutriments ; ce qui n'est pas le cas pour le dioxyde de carbone qui est suffisamment abondant (Craine and Dybzinski, 2013).

Selon le mécanisme, deux types de compétition sont identifiés : compétition par interférence ou par exploitation. Cette dernière s'explique par la concurrence entre les différents individus de la communauté pour les ressources abiotiques (eau, nutriments, lumière) du milieu ce qui permet de distinguer une compétition racinaire (pour l'eau et les nutriments) et une autre aérienne (pour la lumière) (Tilman, 1985 ; Cahill, 1999). La compétition par interférence met en jeu des phénomènes qui ne sont pas liés aux ressources comme la préemption de l'espace (Grime, 1973 ; Grime, 1977).

Goldberg et Landa (1991) ont distingué la réponse compétitrice et l'effet compétiteur pour expliquer la compétition en se basant sur les capacités compétitrices de chaque espèce : l'effet compétiteur correspond au pouvoir d'une espèce à diminuer les performances des voisins tandis que la réponse compétitrice se rapporte à la capacité à tolérer cet effet suppressif. Ces termes permettent de différencier deux types de compétition (Weiner, 1990 ; Cahill, 1999). La compétition symétrique qui a lieu quand deux plantes sont de taille égale et possèdent ainsi un effet compétitif similaire relié à la taille de ces individus. La compétition asymétrique qui s'opère quand l'un des deux compétiteurs peut obtenir plus de ressources que ce qu'on prédirait par rapport à sa biomasse.

Par exemple, la lumière est une ressource aérienne verticalement distribuée qui impose une compétition asymétrique puisque l'accès à cette ressource dépend de la taille de la plante principalement (Wedin et Tilman, 1993) ainsi que d'autres paramètres comme l'architecture du houppier, la densité du feuillage ou l'angle d'inclinaison des feuilles (Valladares, 2004 ; Mediavilla et Escudero, 2010).

En revanche, la compétition pour les ressources souterraines est plutôt symétrique et implique les associations mycorhiziennes et les caractéristiques des racines telles que leur longueur, densité et profondeur (Casper et Jackson, 1997).

4.2. Facilitation

Le processus de facilitation se produit régulièrement dans de nombreux écosystèmes et il est d'une grande importance pour la structuration des communautés végétales (Callaway, 1995; Bruno *et al.*, 2003). La facilitation a lieu quand un des deux individus impliqués dans l'interaction profite de cette association sans causer des dégâts à l'autre (Callaway, 1995). Ce phénomène peut survenir entre deux ou plusieurs espèces et diminue l'effet négatif d'un environnement stressant (Stachowicz, 2001 ; Tirado et Pugnaire, 2005). Les mécanismes mis en jeu dans la facilitation sont nombreux tels que le maintien de l'humidité du sol (Castro *et al.*, 2004), la diminution de la compaction du sol facilitant l'enracinement des plantules en profondeur (Gómez-Aparicio *et al.*, 2005b), l'augmentation de la concentration des nutriments par décomposition de litière (Perez-Moreno et Read, 2000; Brearley *et al.*, 2003). Ils agissent aussi par l'ombrage qui joue un rôle fondamental dans ce processus en protégeant les plantes contre la photo-inhibition (Valladares, 2004), en améliorant le statut hydrique des plantules, en diminuant le taux

de transpiration (Holmgren *et al.*, 1997) et en atténuant les amplitudes de températures par limitation des expositions au gel ou à des fortes températures (von Arx *et al.*, 2012).

Deux types de facilitation sont distingués. La facilitation directe se présente lorsqu'il y a une amélioration des conditions d'habitat. Par exemple dans l'étude de Castro *et al.* (2005), la survie des semis de *Pinus nigra* et *Pinus sylvestris* a été meilleure en présence d'un couvert de *Salvia Lavandulifolia* qu'en absence de tout couvert. Plieninger *et al.* (2010) ont souligné l'importance de ce phénomène dans les régions méditerranéennes où la sécheresse estivale provoque une grande mortalité des plantules limitant ainsi la régénération.

De l'autre côté, la facilitation indirecte a lieu lorsque la présence d'un troisième protagoniste modifie les interactions entre plantes (Levine, 1999). Par exemple, l'élimination des herbacées compétitrices pour les ressources par l'ombrage des plantes matures facilite (indirectement) l'installation d'autres plantules (Kunstler *et al.*, 2006; Caldeira *et al.*, 2014). La facilitation indirecte peut s'observer également lorsque la présence de plantes matures constitue une protection physique contre les herbivores (Anthelme et Michalet, 2009; Perea et Gil, 2014).

4.3. Allélopathie

L'allélopathie est un mécanisme d'interférence entre une plante qui émet des composés chimiques, par le matériel végétal mort (litière) ou vivant, sur une autre, exerçant un effet généralement négatif (Kruse *et al.*, 2000). Cet effet inhibiteur d'une plante sur une autre s'exerce par la libération de composés chimiques (Inderjit et Callaway, 2003; Fitter, 2003). Ces composés n'interviennent pas directement dans la croissance de la plante mais sont des produits du métabolisme secondaire qui entrent dans les processus de survie et de défense des plantes en interaction avec leur environnement (Hartmann, 2007). Ces sécrétions appelées aussi allélochimiques appartiennent principalement aux alcaloïdes, phénols et terpènes et sont libérées par les plantes par volatilisation, lessivage, exsudats racinaires ou au cours de la décomposition de la litière (Inderjit et Duke, 2003). La réponse des plantes à ces allélochimiques varie en fonction des espèces (Fernandez *et al.*, 2013) à cause d'une différence dans l'absorption de ces substances ou à la détoxification ou compartimentation de ces composés (Inderjit et Duke, 2003). Ces substances allélochimiques peuvent être des composés phénoliques (acide vanillique, acide syringique, acide gallique, acide p-coumarique, acide ferulique, acide benzoïque) (Pasqualini *et al.*, 2003; Fernandez *et al.*, 2006) ou des terpénoïdes

(Llusia et Penuelas, 2000; Ormeno *et al.*, 2007). Certaines ont une action antimitotique comme l'acide vanilique et l'acide ferulique (Sampietro *et al.*, 2006) et d'autres agissent sur la distribution de l'eau par altération des canaux (Kaur *et al.*, 2005).

L'action la plus souvent inhibitrice des allélochimiques a été considérée comme une cause de l'échec de régénération chez les conifères (Mallik, 2003).

Les espèces appartenant au genre *Pinus* produisent une grande quantité de métabolites secondaires tels que les composés phénoliques et les mono et sesquiterpénoïdes qui induisent des réponses allélopathiques et altèrent la composition de la communauté végétale (Fernandez *et al.*, 2006 ; Fernandez *et al.*, 2013) ainsi que le fonctionnement des écosystèmes (Chomel *et al.*, 2014; Santonja *et al.*, 2015). Un effet autotoxique des litières sur la germination et la croissance des plantules a été aussi démontré pour le Pin d'Alep (Fernandez *et al.*, 2008) et le *Pinus radiata* (Baker et Murray, 2010).

Chapitre 2 : Présentation des matériels et méthodes

1. Site d'étude (Mont Liban)

Le Mont Liban est situé dans la partie Est du bassin méditerranéen entre 33°22' et 34°40' (figure 9). C'est une chaîne de montagnes, de 30 km de largeur et 170 km de longueur avec une orientation SSW-NNE, qui s'étend de la côte à 3 088 m d'altitude avec une altitude moyenne de 2 000 m.

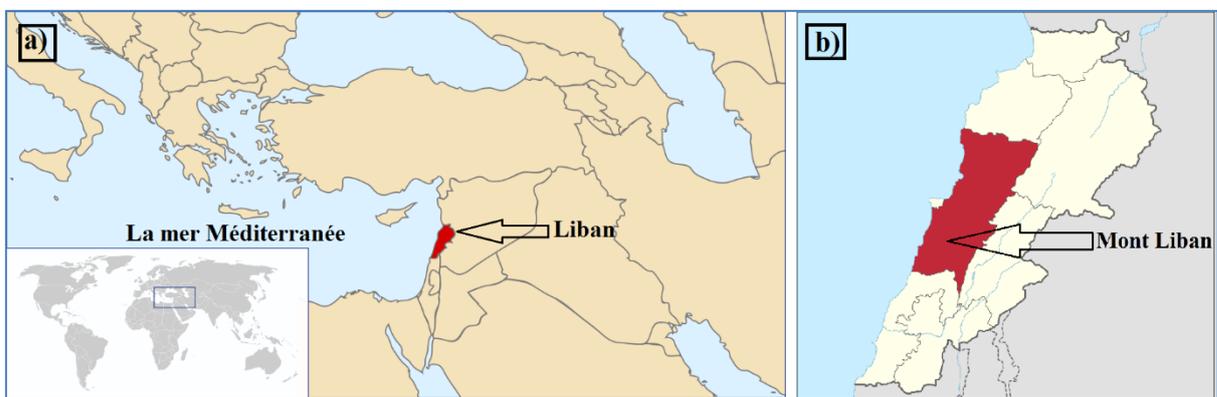


Figure 9 : a) Localisation du Liban par rapport à la mer Méditerranée et b) Localisation de la région du Mont Liban dans le pays.

1.1. Climat

Cette zone est caractérisée par un climat typiquement méditerranéen. Les températures varient avec l'altitude avec une moyenne annuelle de 20,7 °C dans les zones côtières et une diminution de 0,6 °C tous les 100 m d'altitude. De même, les précipitations annuelles augmentent de 700 à 900 mm dans les zones côtières jusqu'à 1 200 mm au point le plus haut du Liban à 3 088 m. La saison sèche s'étend sur six mois de Mai à Octobre (Sanlaville, 1977). Les diagrammes ombrothermiques (Figures 10 et 11) issus des données de l'IRAL (Institut de Recherches Agronomiques Libanais) pour la période (2009-2018) dans deux régions de différentes altitudes montrent que la pluviométrie hivernale est la plus abondante alors que les pluviométries au printemps et en automne sont moins marquées. La saison estivale se caractérise par une très faible pluviométrie et le nombre de mois secs ($P < 2T$) varie de 6 à 7 mois (Mai à Octobre) (Sanlaville, 1977).

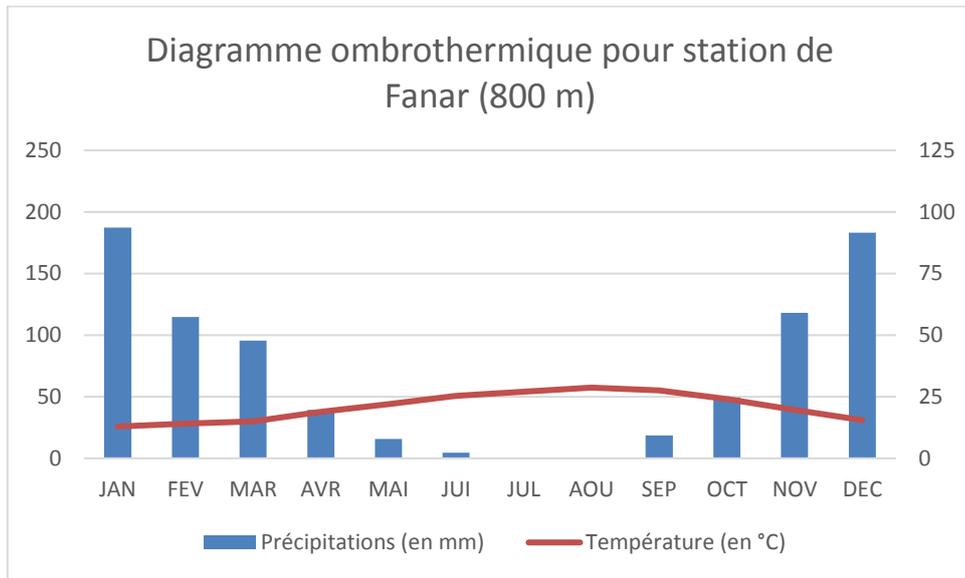


Figure 10 : Diagramme ombrothermique de Fanar à 80 m

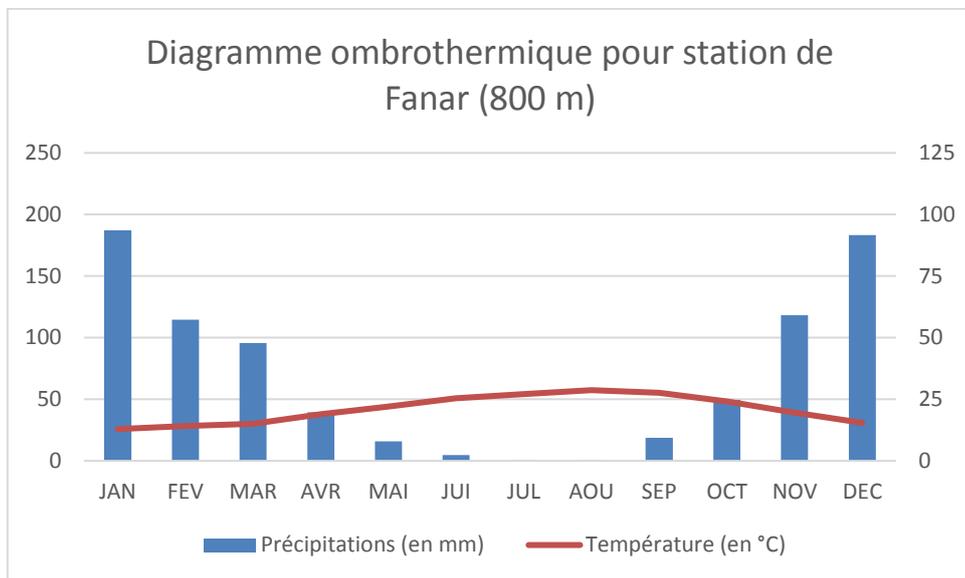


Figure 11 : Diagramme ombrothermique de Baaqline à 880 m

1.2. Sols et géologie

Les types de sols sont nombreux mais les sols méditerranéens rouges, les sols de type rendzine et les sols sableux et mixtes sont les plus représentés (Gèze, 1956). Cette variété de sols est liée à des formations géologiques diverses.

Les travaux de Dubertret (1951) ont montré que les sédiments calcaires régulièrement liés et clairs (Cénomaniens-Turonien) du Jurassique secondaire dominant la région nord-est du Mont-Liban et sa partie ouest où on trouve aussi des sédiments calcaires et marno-calcaires à lits de silex (Turonien) et des conglomérats marneux et calcaires récifaux

(Miocène) du Néogène du Tertiaire. Les sédiments marnes vertes et dolomies noires du Jurassique occupent une grande surface de la partie nord du Mont-Liban avec une présence mineure de grès de base, de terrains argilo-sableux et de marnes vertes avec bancs calcaires, de décollements du Quaternaire, et de basaltes du Jurassique terminal et du Crétacé inférieur. La partie sud du Mont-Liban est limitée à l'est par des sédiments marnes vertes et dolomies noires. Cette région est aussi riche en grès de base associé à des alternances de terrains argilo-sableux et de marnes vertes avec des bancs calcaires. De plus, des alluvions anciennes, des décollements du Quaternaire et des sédiments marnes et marno-calcaires blancs (Sénonien et base de l'Eocène) du Quaternaire sont observés.

1.3. Les principales formations végétales

La végétation se distribue classiquement selon plusieurs étages climatiques (Abi Saleh, 1978) et elle est influencée également par les grandes formations géologiques.

Dans l'étage méditerranéen inférieur ou thermo-méditerranéen jusqu'à 500 m d'altitude sur le versant occidental du Mont-Liban, on trouve principalement des chênaies de *Quercus calliprinos* sur roche-mère calcaire et des pinèdes à *Pinus pinea* sur grès avec accompagné parfois de *Pinus brutia*. Dans le sous-bois on trouve *Quercus calliprinos*, *Cistus creticus* et *Cistus salviifolius* et on peut noter la présence de *Pistacia palaestina* et de *Myrtus communis*.

L'étage eu-méditerranéen (ou méso-méditerranéen) compris entre 500 et 1 000 m est marqué par la présence de *Quercus calliprinos* sur calcaire associé avec *Pistacia palaestina* et *Callicotome villosa* avec une apparition de *Quercus infectoria*. Sur grès, *Pinus pinea* est associé avec *Pinus brutia* et *Lavandula stoechas*.

Entre 1 000 et 1 500 m, l'étage supra-méditerranéen sur calcaire est défini comme celui des chênes avec *Quercus calliprinos*, *Quercus infectoria* et *Quercus cerris* associés à *Callicotome villosa* principalement. On y trouve des peuplements de conifères importants sur grès composés de *Pinus pinea* essentiellement avec apparition du *Cytisus syriacus* dans les groupements arbustifs, ainsi que des chênaies sur ces formations avec *Quercus infectoria* et *Quercus cerris*.

L'étage montagnard méditerranéen présent entre 1500 et 2000 m se caractérise par la présence du *Cedrus Libani* associé à des chênes tels que *Quercus cedrorum* et *Quercus brantii* ainsi qu'avec *Berberis libanotica*.

Au-delà de 2000 m à l'étage oro-méditerranéen, on trouve essentiellement *Juniperus excelsa* accompagné de *Rhamnus libanotica* et *Berberis libanotica*.

En fait, les forêts de pin pignon comptent parmi les forêts de conifères les plus abondantes du Mont Liban (Baltaxe, 1966) où se concentre 80% de la production de pignons au Liban (Abi Saleh *et al.*, 1996).

Selon les données fournies du Ministère de l'Environnement au Liban (2016), les peuplements de pin pignon couvrent 12 740 hectares au Mont Liban (Figure 12).

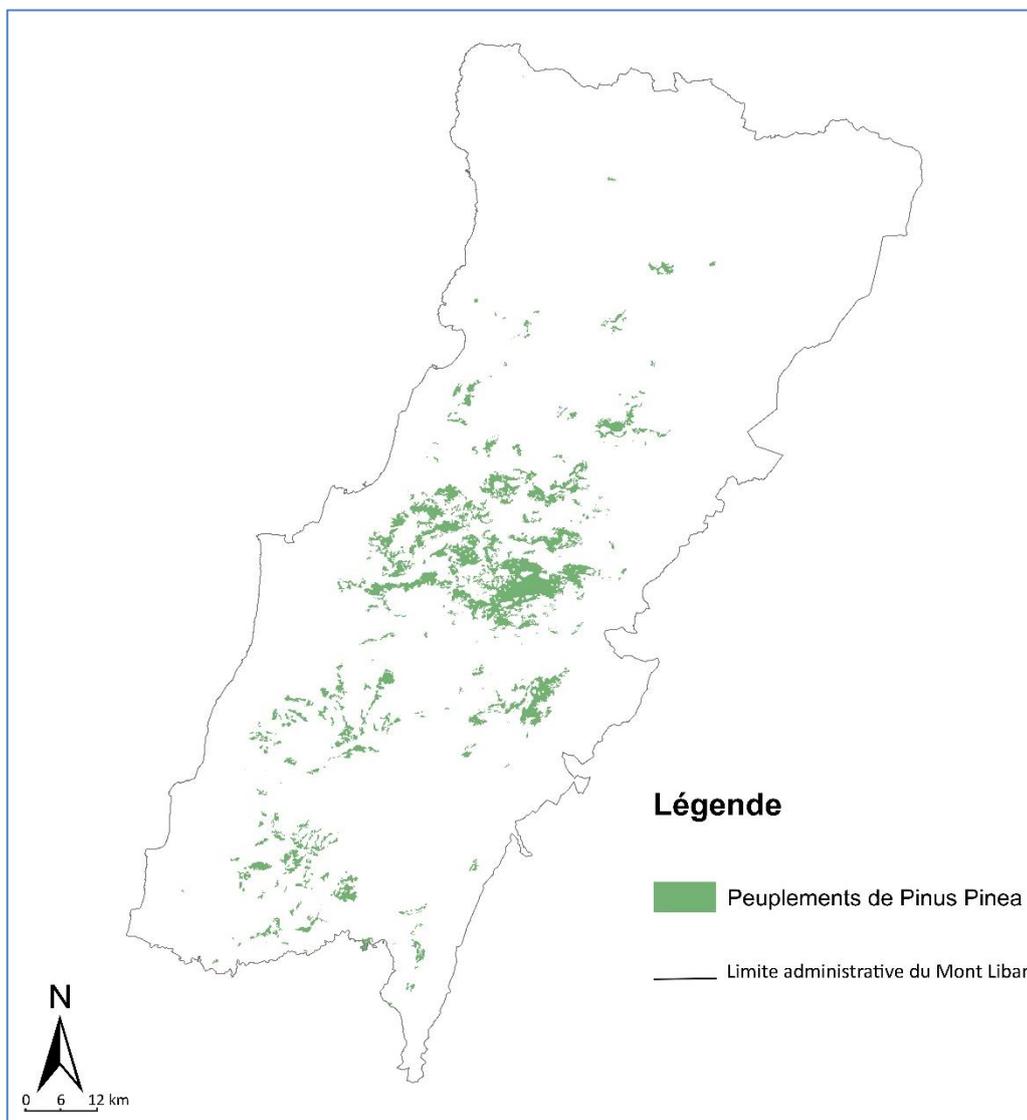


Figure 12 : Carte de la distribution des peuplements de *Pinus pinea* dans le Mont Liban

2. Mesures des facteurs environnementaux

Nous avons sélectionné 10 sites représentatifs des pinèdes à pin pignon dans le Mont Liban : le plan d'échantillonnage est détaillé dans le chapitre 3. Dans chacun des 10 sites choisis, des placettes ont été installées (5 placettes de 15m×15m / site) pour la mesure des facteurs de l'environnement et de la végétation. Les placettes ont été installées dans

des conditions homogènes de milieu et en évitant les peuplements avec des traces récentes de fortes perturbations (parcours par le bétail, trace récente de feu...).

2.1. Facteurs physiographiques et anthropiques

L'altitude et l'orientation ont été mesurées en utilisant un appareil portable contenant un altimètre et une boussole (Garmin GPSMAP 66ST), et l'inclinaison de la pente a été relevée avec un inclinomètre (Samfox).

Nous avons également utilisé les données de températures et de précipitations moyennes pour chaque site fournies par le LARI (Lebanese Agricultural Research Institute) en nous référant aux valeurs enregistrées au cours des 10 dernières années (2008-2017) dans les stations les plus proches des sites sélectionnés (Tableau 3).

Site	1	2	3	4	5	6	7	8	9	10
Altitude (m)	234	329	1022	1050	1179	426	330	673	672	957
T. moy (°C)	20.7	18.6	14.7	15.6	14.8	16.8	17.9	16.7	17.1	16
P. moy (mm)	873	964	1209	1058	1118	1087	1013	1120	1081	1079

Tableau 3 : Valeurs de l'altitude, de la température moyenne et de la pluviométrie moyenne pour chaque site d'étude.

Les forêts au Liban ont souvent connu des perturbations dans le passé ou font encore l'objet d'activités anthropiques. Nous avons donc relevé les traces de ces perturbations anthropiques : la présence de terrasses (témoignant d'un passé agricole du terrain) et / ou les autres traces d'intervention humaine (coupes par exemple ou nettoyage du sous-bois) (Figure 13).



Figure 13 : Différentes traces de perturbations anthropiques dans les placettes : a) absence d'intervention humaine (néant) ; b) avec intervention humaine (coupes) ; c) et d) présence de terrasses

2.2. Etude du sol

La nature du substrat rocheux a été notée sur le terrain selon la notice explicative de la carte géologique du Liban (Dubertret, 1955): les types observés sont le grès (une roche peu dure, grise ou ocre, à peine cimentée par de la limonite), le grès siliceux (avec présence de grains de quartz), la marne (marne verte fossilifère) et le calcaire (fin et gris clair).

Pour détecter la présence de calcaire dans la couche supérieure du sol et dans le substrat rocheux, un test de terrain utilisant la réaction à HCl (dilué à 10%) a été réalisé (présence ou absence de réaction) (Figure 14).



Figure 14 : Test HCl avec a) et b) absence de réaction; c) et d) présence de réaction

Deux fosses ont été creusées au hasard dans chaque placette (Figures 15 et 16) et deux échantillons de sol de 400 g ont été collectés pour chacune correspondant aux deux premiers horizons du sol. Ceux-ci ont été utilisés pour mesurer le pH, le rapport C / N et pour estimer la texture du sol.



Figure 15 : Ouverture d'une fosse dans la placette



Figures 16 : Mesures de l'épaisseur des horizons et l'épaisseur totale

La texture du sol a été estimée par des tests de sédimentation (Figure 17) en plus de la méthode de l'évaluation au toucher (Figure 18) sur les échantillons collectés (Jaja, 2016; FAO, 2006). La texture du sol a été codée en donnant un coefficient de 0 (absent), 1 (présent) ou 2 (dominant) pour la proportion de sable, de limon et d'argile (Ripert et Vennetier, 2002).



Figure 17 : Test de sédimentation

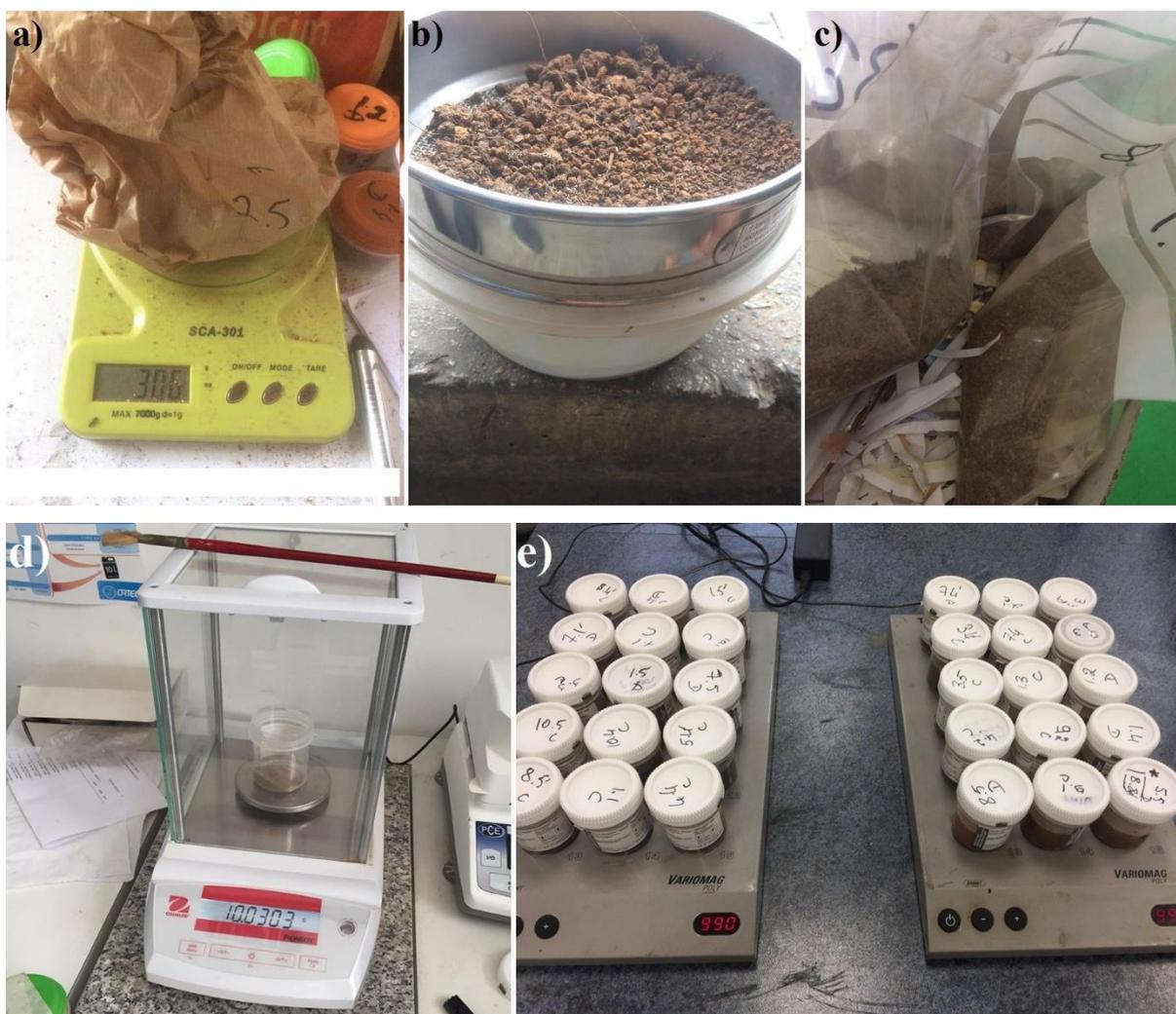


Figure 18 : Evaluation de la texture au toucher

La teneur en eau (mm d'eau / cm de sol) associée à chaque texture a ensuite été déterminée à l'aide du triangle de texture du sol et des données fournies par Jamagne et *al.* (1977). Enfin, la réserve utile en eau du sol a été calculée en multipliant la teneur en

eau par la profondeur du sol en prenant en compte la proportion en éléments grossiers (estimée visuellement).

Le pH du sol dans l'horizon de surface a été mesuré selon la norme française ISO 10390 : un échantillon de 10 g de sol séché à l'air tamisé à 2 mm a été placé dans 50 ml d'eau déminéralisée, agité pendant 1 h et laissé pendant 1 h. Ensuite, le pH a été mesuré à l'aide d'un pH-mètre (CyberScan Ion 510) étalonné avec des solutions tampons (pH = 4 et 7). La figure 19 illustre les différentes étapes de la mesure de pH du sol.



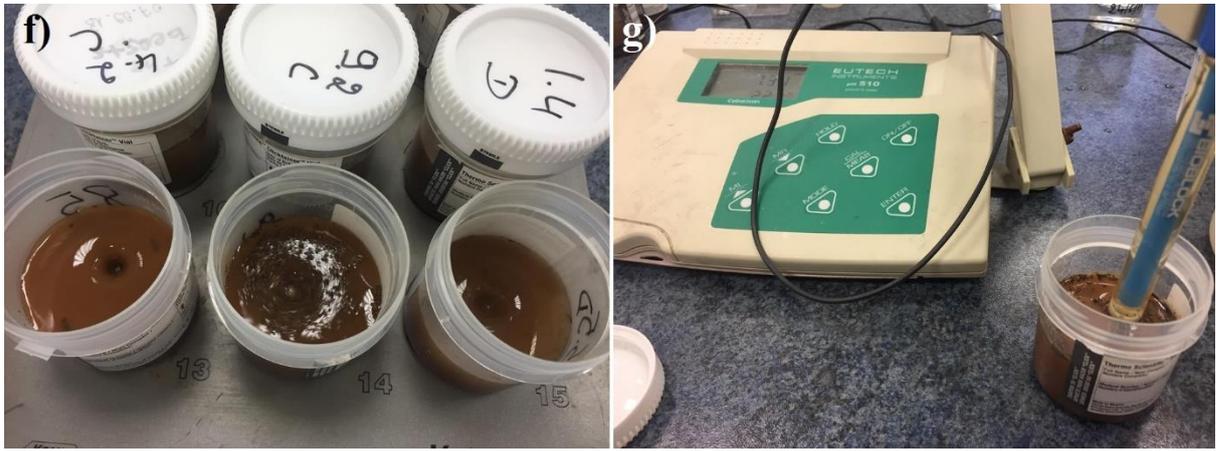


Figure 19 : Différentes étapes de mesure de pH du sol : a) mesure de la masse de l'échantillon, b) tamisage, c) sol sec sans éléments grossiers, d) constitution d'un sous-échantillon de 10 g, e) sous-échantillons dans l'eau déminéralisée placés sur l'agitateur, f) agitation pendant 1 heure, et g) mesure de pH.

Le rapport C / N a été mesuré en prélevant des sous-échantillons entre 30 et 40 mg de terre tamisée séchée à l'air et broyée en une poudre fine (vibro-broyeur oscillant MM400 de marque Retsch). Ces sous-échantillons ont alors été placés dans des capsules d'étain pour analyse par un analyseur élémentaire CHNS-O qui est basé sur la combustion totale de l'échantillon à 950 ° C sous flux d'oxygène et sous pression. Les différentes étapes de la mesure du rapport C / N sont illustrées dans la Figure 20.



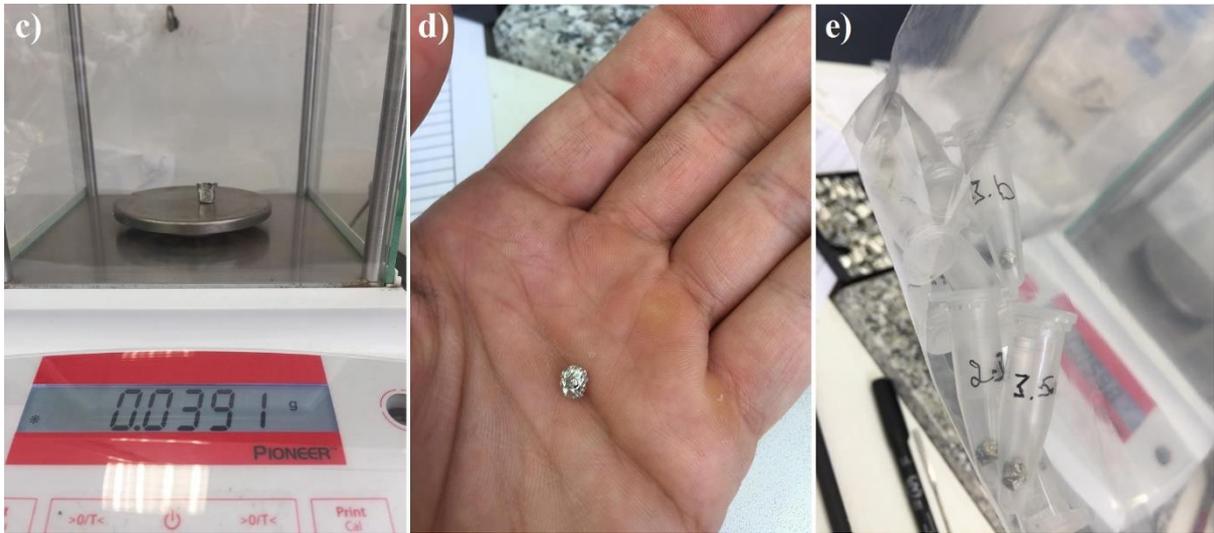


Figure 20 : Différentes étapes de mesure du rapport C / N : a) vibro-broyeur oscillant MM400 de marque Retsch, b) broyage de l'échantillon tamisé et séché, c) mesure de la masse des sous-échantillons (de 30 à 40 mg), d) sous-échantillon mis dans une capsule d'étain, et e) capsules mises dans des tubes pour analyse.

3. Relevés de végétation et mesures des peuplements

Dans chaque placette de 15m×15m, toutes les espèces vasculaires des trois strates arborée, arbustive et herbacée ont été identifiées en consultant les références taxonomiques disponibles (Mouterde, 1970; Blamey et Gray-Wilson, 1993) (Figure 21). Chaque espèce a reçu un coefficient d'abondance-dominance selon la procédure de Braun-Blanquet (1932).





Figure 21: Exemples de quelques plantes identifiées : a) *Quercus calliprinos* Webb, b) *Quercus infectoria* Olivier, c) *Calicotome villosa* (Poir) Link, d) *Cistus creticus* L., e) *Cistus salviifolius* L., f) *Crataegus monogyna* Jacq.

La circonférence à 1m30 a été mesurée pour tous les arbres vivants (pin et autres arbres ou espèces arborescentes) d'une hauteur supérieure à 1,30 m à l'aide d'un ruban gradué (Figure 22).



Figure 22 : Mesure de la circonférence à 1m30

La densité en pin dans a été calculée pour chaque placette et aussi pour chaque site.

La surface terrière de chaque placette a été déterminée en additionnant les sections transversales du tronc à 1,30m de tous les individus vivants. La hauteur de 4-5 pins dominants a été mesurée en utilisant un Laser Distance Meter – RoHS.

Sur trois pins dominants dans chaque placette, 2 carottes ont été extraites de chaque arbre à 1,30 m de hauteur dans deux directions perpendiculaires à l'aide d'une tarière de Pressler (Figure 23).



Figure 23 : Prélèvement des carottes

Au total, 300 carottes ont été collectées mais seulement 238 étaient lisibles. Les carottes ont été transportées du Liban au laboratoire de l'IRSTEA à Aix-en-Provence où la préparation des carottes et la mesure des accroissements annuels ont été effectuées. Les échantillons ont été séchés, collés sur des planches de carton et finement poncés jusqu'à ce que les cernes annuels puissent être identifiés (Figure 24 et 25).

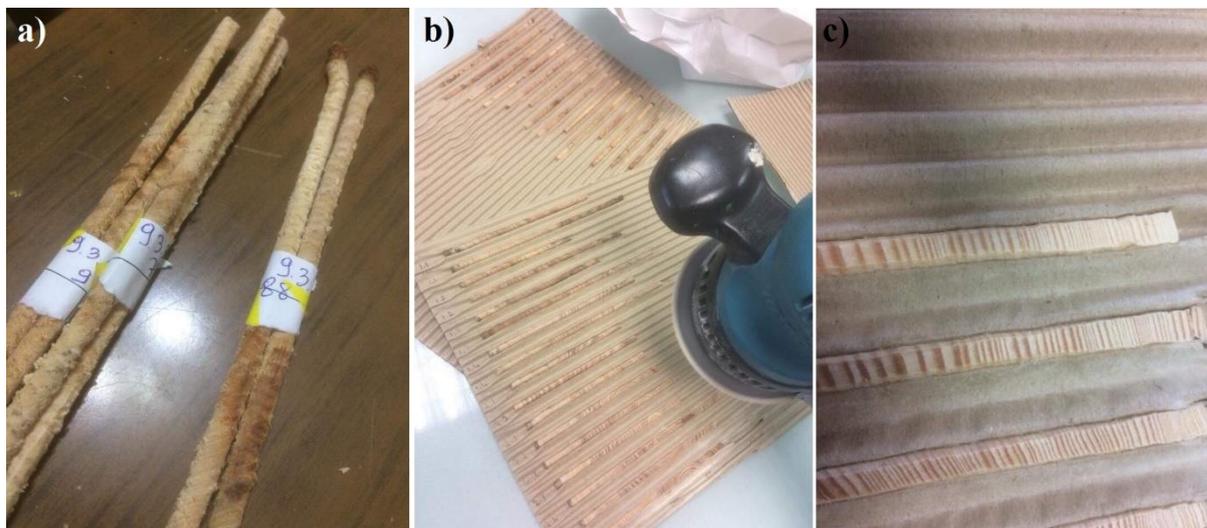


Figure 24 : Préparation des carottes : a) carottes collectées et numérotées par arbre et placette, b) ponçage des carottes, c) cernes lisibles après ponçage.



Figure 25 : Lecture des cernes à la loupe binoculaire avant l'analyse sur le logiciel WinDendro

Les cernes ont été comptés et mesurés à l'aide du logiciel WinDendro (Regent Instruments Inc.) (Figure 26). Une interdatation, des carottes, c'est-à-dire une identification rigoureuse rattachant chaque cerne à une année précise, n'a pas été réalisée. Celle-ci aurait en effet demandé un énorme travail sur cette espèce qui peut présenter des cernes très fins et peu lisibles sur les individus âgés et aussi en raison de nombreuses anomalies anatomiques comme des cernes absents et des faux cernes (Figure 27), et des inclusions de résine. L'âge mesuré ainsi que les croissances sont donc des estimations.

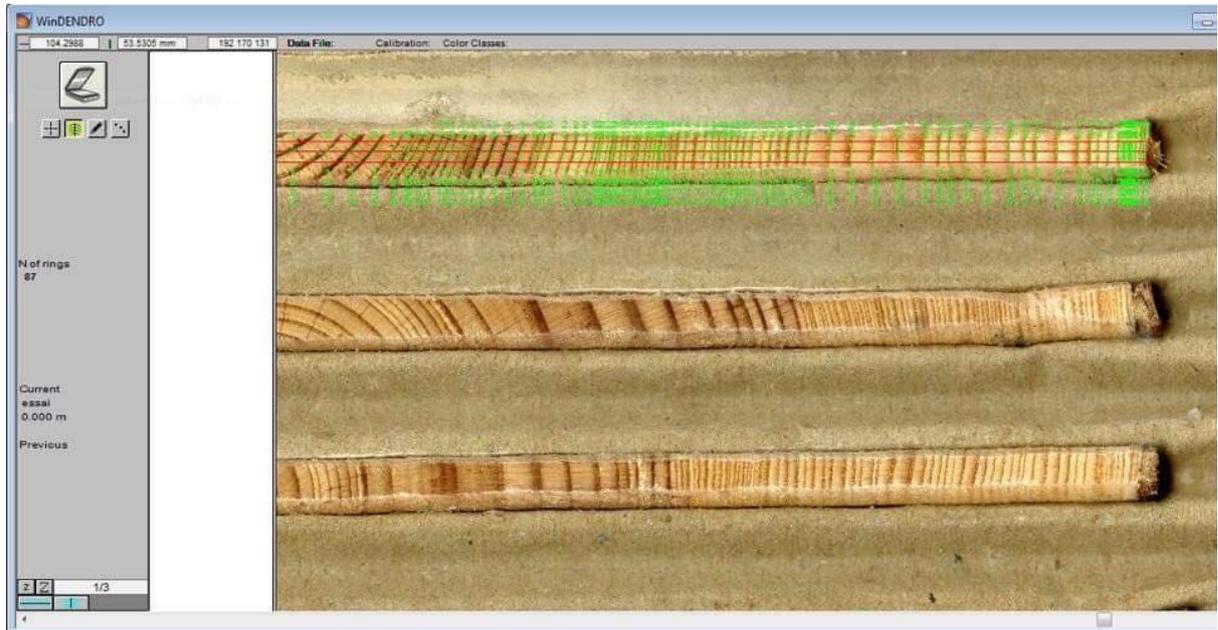


Figure 26 : Analyse des anneaux par WinDendro

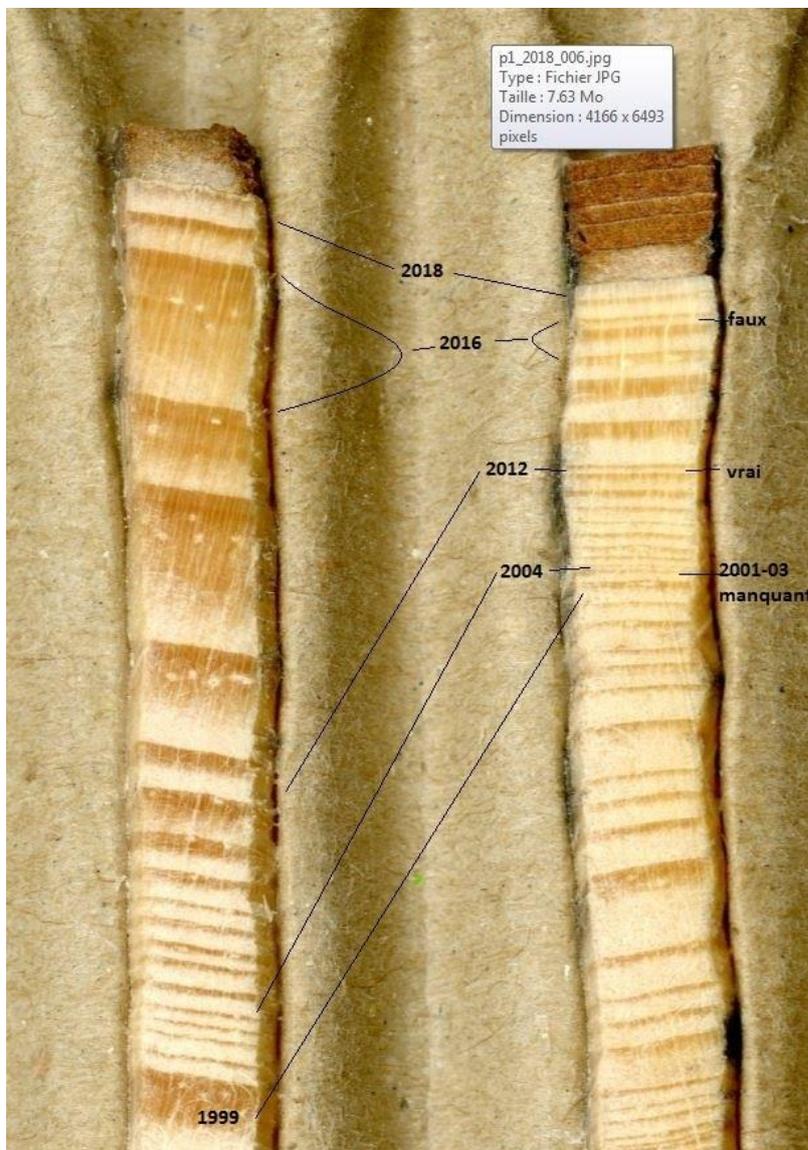


Figure 27 : Anomalies de croissance : présence de faux cernes et de cernes manquants.

Pour étudier la régénération du pin et des principales espèces ligneuses dans le sous-étage, nous avons utilisé dans chaque placette neuf sous-placettes de 1m × 1m (Figure 28) réparties le long de 3 transects parallèles. Dans chaque sous-placette, le nombre de plantules de pin et autres espèces ligneuses a été compté. L'épaisseur de la litière a également été mesurée et les recouvrements des herbacées, des espèces arbustives et du pin dans la strate haute ont été estimés selon les classes suivantes : 0, 1 = <5%, 2=[5-25%[, 3=[25-50%[, 4=[50-75%[, 5=[75-100%].



Figure 28 : Sous-placettes de 1m x 1m pour déterminer les recouvrements des différentes strates

4. Expérimentations sur la régénération naturelle du pin

4.1. Expérimentation en milieu naturel

4.1.1. Site d'étude

L'expérimentation a consisté à analyser l'émergence et la survie de plantules de pin selon plusieurs traitements de la surface du sol et de la prédation. Le site expérimental est situé dans un peuplement de pin âgé de 88 ans au Mont-Liban (33°57'2"N - 35°38'9"E) à une altitude de 237 m dans la localité de Jeita (Figure 29). Le terrain est plat avec un sol sableux sur grès typique des peuplements de pin pignon au Liban et n'a subi aucune perturbation visible (coupe, incendie) au moins au cours des 50 dernières années. La strate arborescente est composée de *Pinus pinea* strictement et d'une strate arbustive

faiblement développée de *Quercus calliprinos* avec une strate herbacée très faible dominée par *Cichorium intybus*.

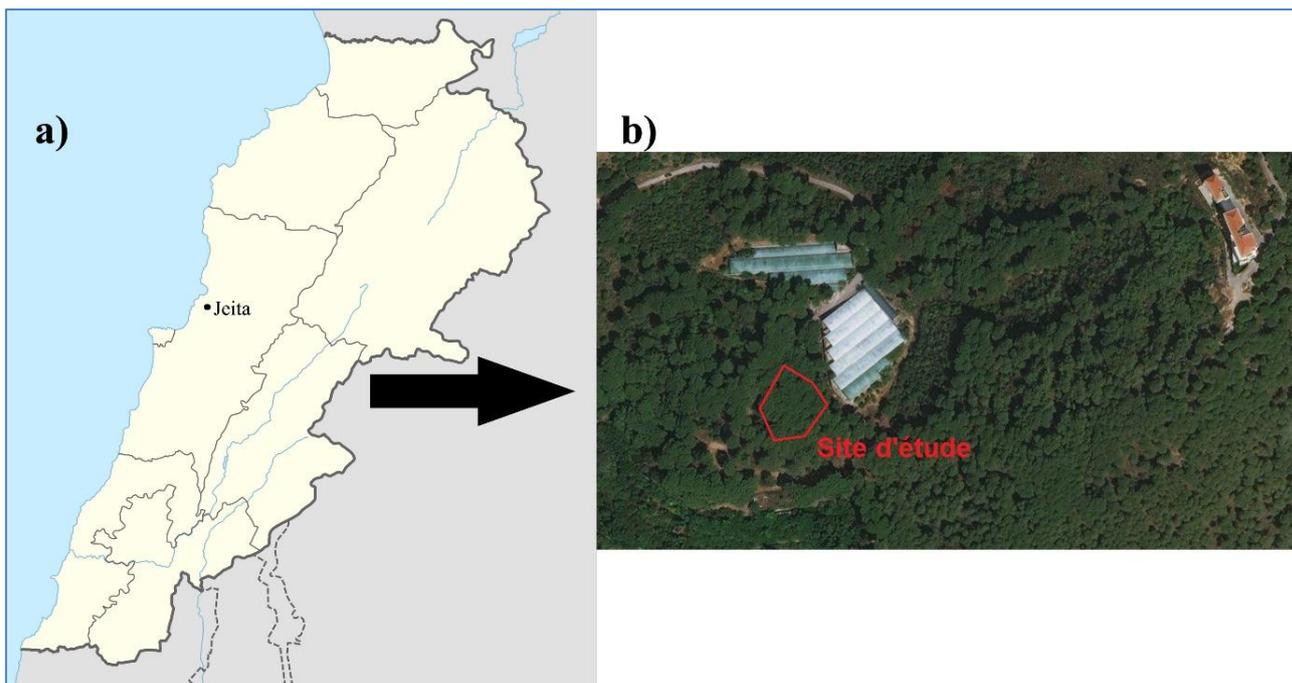


Figure 29 : a) carte du Liban montrant la situation de Jeita ; b) vue satellitaire du site d'étude

La zone du site se caractérise par un climat méso-méditerranéen. Les précipitations annuelles moyennes sont égales à 964 mm et la température annuelle moyenne est de 18,6 ° C (valeurs moyennes sur la période 2008-2018, station météorologique de Zouk Mosbeh (33 ° 57'02.0 "N; 35 ° 38'08.6" E)). Il est important de noter que pendant les 200 jours de la première année (15 décembre 2017 au 3 juillet 2018) expérimentale, les précipitations (280 mm) étaient inférieures à celles enregistrées (800 mm) durant la deuxième année (11 novembre 2018 au 8 juin 2019) (Tableau 4).

Mois	Novembre	Décembre	Janvier	Février	Mars	Avril	Mai	Juin
Précipitations mensuelles en première année (en mm)	-	20	141	62	25	15	13	1
Précipitations mensuelles en deuxième année (en mm)	14	179	272	157	99	78	1	-

Tableau 4 : Variations des précipitations mensuelles pour les périodes des deux années de l'expérimentation (2017-2018 et 2018-2019).

Pour réaliser l'expérimentation, nous avons sélectionné une zone de 400 m² (20 m x 20 m) dans le peuplement de pin au couvert fermé (Figure 30). Les principales caractéristiques dendrométriques du peuplement sont : une surface terrière de 48 m².ha⁻¹, une densité de 625 pins.ha⁻¹ et une hauteur moyenne de 10 m.



Figure 30: Vue générale de la placette choisie dans le peuplement de pin pignon

4.1.2. Expérimentations et mesures

Dix-huit placettes de 1 × 1 m ont été installées dans la zone sélectionnée et réparties de manière aléatoire en fonction de 3 traitements du sol (témoin, litière brûlée et scarification du sol) (Figure 31). Les placettes étaient séparées par une zone tampon (1 à 2 m selon les installations du site). Aucun traitement n'a été appliqué pour le témoin, c'est-à-dire que le sol est resté recouvert d'une litière d'environ 3 cm d'épaisseur. Le brûlage de la litière a été effectuée 24 h avant l'installation des graines et après la coupe des arbustes, en enlevant la couche d'herbacées tout en laissant les rémanents en place. La scarification du sol a consisté à scarifier manuellement le sol forestier après avoir enlevé la couche de litière.



Figure 31 : a) introduction de graines dans une sous-placette témoin b) préparation du traitement de litière brûlée c) sous-placette de litière brûlée d et e) préparation d'une sous-placette de scarification du sol f) sous-placette de scarification du sol.

La prédation des semences après dispersion par les rongeurs et les oiseaux peut être importante pour *Pinus pinea* en raison de la taille et de la valeur nutritionnelle de ces semences (Manso *et al.*, 2014). Afin de prendre en compte cet effet, un traitement de protection a été appliqué en utilisant des cages en treillis métallique (30 cm × 30 cm, maille de 1 cm). Chaque placette a ensuite été divisée en quatre sous-placettes de 0,5 m × 0,5 m (2 avec protection, 2 sans protection), ce qui donne un total de 72 sous-placettes.

Les graines de *Pinus pinea* ont été achetées à une pépinière locale (Native Nurseries LLC - Ain Zhalta) et présentaient un taux de germination élevé (98%) avec un poids moyen par graine de 0,9 g (informations fournies par la pépinière). Dans chaque sous-placette, 25 graines ont été légèrement introduites dans le sol de manière systématique (5 rangées

de 5 graines espacées de 5 cm chacune). L'expérience a été répétée pendant deux années consécutives : du 15 décembre 2017 au 3 juillet 2018 pour la première année et du 11 novembre 2018 au 8 juin 2019 pour la deuxième année. Pour la deuxième année, l'expérience a été répétée en utilisant des placettes non perturbées dans le même peuplement afin d'éviter tout effet de l'expérience précédente.

Les mesures ont été effectuées une fois par semaine (29 semaines au total). Au cours de la première année, seul le nombre total de plantules vivantes dans chaque sous-placette a été relevé, tandis qu'au cours de la deuxième année, le statut de de chaque semence/plantule a été noté (émergé, vivant ou mort) (Figure 32).



Figure 32 : Mesures de l'émergence durant la deuxième année. Chaque plantule est suivie au cours du temps.

Une plantule a été considérée émergée lorsque les cotylédons étaient visibles (Figure 33). Les causes de décès étaient difficiles à évaluer : une grande partie des semis est morte à cause de la sécheresse (plantules sèches et brunes), tandis que pour certaines, la partie aérienne a été enlevée sans connaître la cause exacte de ce phénomène (Figure 34). Les plantules manquantes ont été considérées comme mortes.



Figure 33 : Emergence des graines de pin pignon avec apparition des cotylédons.



Figure 34 : Dégâts sur les plantules de pin a) et b) plantules coupées c) et d) plantules brunes et sèches.

4.1.3. Analyses statistiques

Des analyses statistiques ont été réalisées avec le logiciel R (version 3.3.1). La significativité a été évaluée dans tous les cas à $P < 0,05$. Au besoin, la normalité et l'homoscédasticité des données ont été vérifiées à l'aide des tests de Shapiro-Wilk et de Levene, respectivement. Pour l'expérience de terrain (première et deuxième année), les effets du temps, du traitement des sols, de la protection et de leurs interactions sur le nombre de plantules vivantes ont été analysés avec un modèle linéaire généralisé à effets mixtes utilisant une distribution de Poisson pour tenir compte du fait que ces données n'étaient pas indépendantes (fonction `glmer`, package «`lme4`»). Les sous-placettes et les placettes ont été considérées comme des facteurs aléatoires. De plus, pour la deuxième année, les effets du temps, du traitement du sol, de la protection et de leurs interactions sur la survie et l'émergence des semis ont été testés à l'aide de modèles de régression de Cox à risque proportionnel. Ces modèles estiment la durée de survie ou d'émergence des

semis en fonction des différents facteurs en tenant compte des données censurées (Cox 1972, package «Survival»). Des comparaisons des courbes de survie ont été réalisées en utilisant plusieurs tests de log-rank entre les paires de traitements.

4.2. Expérimentation en laboratoire

4.2.1. Les étapes de l'expérimentation

L'expérimentation a été réalisée à l'Université d'Aix-Marseille (IMBE) au laboratoire de l'équipe « Diversité et Fonctionnement : des molécules aux écosystèmes ». Elle a consisté à tester en laboratoire différentes conditions de litière (en place, brûlée ou absente) et de macération d'aiguilles (pour tester d'éventuels effets allélopathiques) sur la germination de graines de pin et la croissance des plantules.

Les graines utilisées proviennent d'Espagne, de la province de Valladolid à Tordesillas et ont été conservées à 3°C après réception. Le poids moyen d'une graine est de 0,64g et le pouvoir germinatif annoncé de 95 %. Les aiguilles de pin pignon fraîches ont été récoltées dans un jeune peuplement (20 ans) dans la commune de Coudoux (Bouches-du-Rhône) sur plusieurs individus et conservées au congélateur afin de limiter la dégradation des composés chimiques pour les macérâts. Le sol et la litière ont été récoltés dans un peuplement mature fermé de pin pignon issu de régénération naturelle dans le Gard (près de Montcalm). Le sol, sablo-limoneux a été prélevé entre 0 et 20 cm de profondeur (après avoir écarté la litière et la couche de matière organique), séché à l'air jusqu'à utilisation puis tamisé (< 2 mm). La litière a été mise à sécher à l'étuve pendant 5 jours à 40 °C. Le brûlage de la litière a été réalisé par dans le laboratoire INRAE de l'UR RECOVER à Aix-en-Provence. La litière sèche a été mise dans des barquettes en aluminium de 2 426 cm³ (29,5 cm longueur * 23,5 cm largeur * 3,5 cm hauteur). Pour obtenir un brûlage régulier un petit cordon (mèche), préalablement trempé dans une solution d'éthanol, a été déposé en bordure de la barquette puis enflammé et, une fois la litière enflammée, immédiatement retiré (Figure 35).

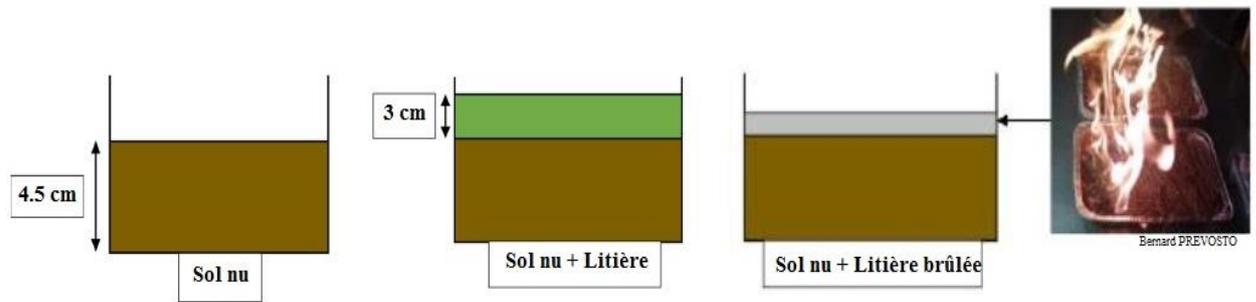


Figure 35 : Les différentes modalités de substrat

Dans le cadre de cette expérimentation (Figure 36), trois modalités de recouvrement du sol ont été prises en compte : sol nu, sol avec litière sèche et sol avec litière brûlée ainsi que trois concentrations de macérât : 0% (témoin), 2,5% (faible concentration) et 10% (forte concentration) d'aiguilles fraîches de pin.

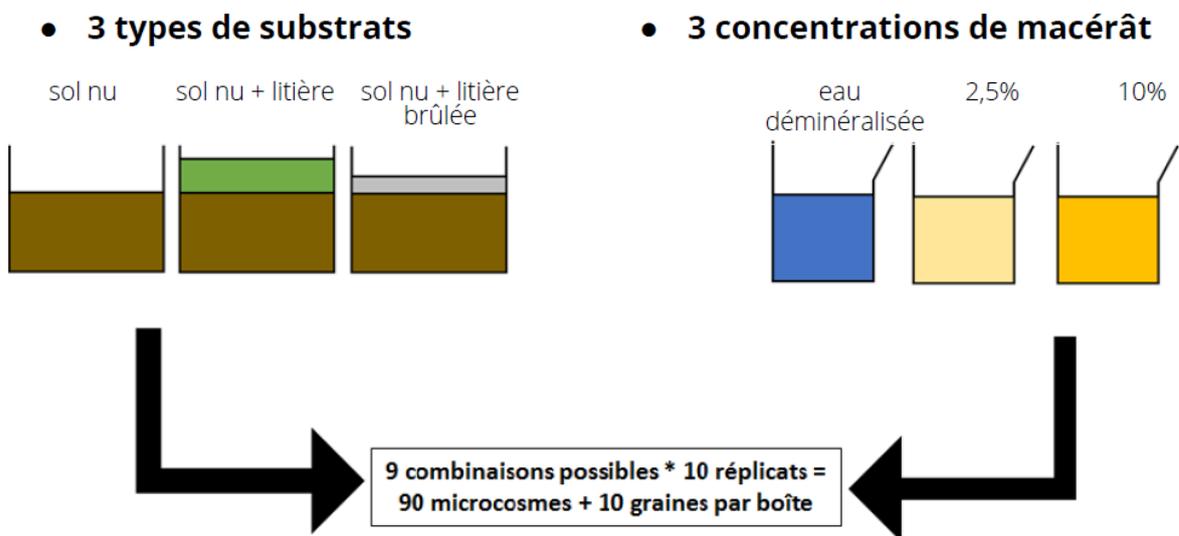


Figure 36 : Combinaison entre les modalités de substrat et de macération

L'allélopathie est testée par l'application de pluviollessivats représentée par les macérâts d'aiguilles vertes de pin pignon (reproduction du phénomène de lixiviation). La macération est un procédé qui consiste à faire tremper longtemps un solide dans un liquide pour en extraire les composés solubles. Les macérâts sont préparés par immersion d'aiguilles de pin pignon dans de l'eau déminéralisée. Une quantité de 22,22 g d'aiguilles fraîches est nécessaire pour 100 ml (il est pris en compte que la teneur en eau des aiguilles est de 55%) pour obtenir une solution à 10%. Les aiguilles sont laissées à macérer à température ambiante dans l'obscurité pendant 24h. Après filtration sur papier filtre, une

solution à 2,5% est préparée par dilution à partir de la solution mère à 10%. Les macérâts sont conservés au frais à 4°C pour les futurs arrosages. Il est préférable d'utiliser les macérâts rapidement pour limiter la dégradation des composés. Les tests sont réalisés dans des boîtes à raison de 10 réplicats pour chaque combinaison (3 modalités de sol * 3 modalités de concentration * 10 réplicats soit un total de 90 boîtes). Dans chaque boîte sont placées 10 graines préalablement trempées dans de l'eau pendant 24h à environ 3°C afin de démarrer le processus d'imbibition. Pour une hauteur de sol de 4,5 cm, une quantité de 484,8 g de sol est nécessaire. Pour le test avec présence de litière, une couche de 3 cm de litière est ajoutée (ce qui correspond à la hauteur moyenne souvent mesurée sur le terrain dans les peuplements fermés) soit 3,5 g d'aiguilles sèches. Pour le test avec présence de litière brûlée, 0,54 g de litière brûlée est utilisée, obtenue après avoir brûlé la même quantité d'aiguilles sèches que précédemment. Les boîtes ont été arrosées une première fois avec 150 ml puis une deuxième fois avec 100 ml de macérât soit à 0% (eau déminéralisée pour le témoin), 2,5% ou à 10%. Le volume est à bien définir, car un excès d'humidité entraîne un ralentissement de la germination (Adili, 2012).

Les boîtes sont ensuite entreposées dans un phytotron dans les conditions optimales (Agrimi et Ciancio, 1993) qui sont différentes après ouverture des boîtes (Tableau 5).

Facteurs	Jour/Nuit	Température	Humidité	Luminosité
Boîtes fermés	7h-9h	20°C	50%	3 néons
	19-7h	16°C	50%	Aucun
Boîtes ouvertes	7h-19h	22°C	80%	9 néons
	19h-7h	18°C	60%	Aucun

Tableau 5 : Conditions optimales de germination des graines de pin pignon en termes de température, humidité et luminosité en fonction du cycle journalier (jour/nuit) avant ouverture des boîtes

4.2.2. Variables mesurées

Le nombre de graines germées est compté à partir de la mise au phytotron jusqu'à ce que toutes les graines soient germées ou lorsqu'on considère qu'il ne reste plus de graines viables. Une graine était considérée comme ayant germé lorsque la radicule émergeait du tégument. La longueur de la radicule et de l'hypocotyle de chaque individu a été mesurée avec un triple décimètre (précision : 1 mm) 11 jours après leur germination. Directement après prélèvement de la plantule, pour limiter la dessiccation, la biomasse fraîche est obtenue en pesant chaque organe. Les plantules sont ensuite mises à l'étuve à 40°C

pendant 3 jours. Enfin, la biomasse sèche est déterminée. Le taux de germination a été calculé pour chaque boîte en utilisant la formule suivante :

$$100 * \left(\frac{\text{Nombre de graines germées}}{\text{Nombre de graines totales}} \right)$$

La vitesse de germination a été calculée en utilisant le coefficient de vélocité de Kotowski (Mazliak, 1982):

$$C_v = 100 (\Sigma Ni / \Sigma Ni T_i)$$

Où Ni est le nombre de graines germées à l'instant i et Ti, le nombre de jours écoulés depuis le début de l'expérience.

4.2.3. Traitements statistiques

Les effets du type de substrat (sol nu, sol + litière sèche ou sol + litière brûlée) et de la concentration (0%, 2,5% ou 10%) et de leur interaction, sur les différents paramètres de germination et de croissance mesurés ont été testés avec des analyses de variance à deux facteurs (ANOVA 2 facteurs), suivies de tests post-hoc de Tukey pour les comparaisons par paires. A cause d'interactions significatives entre les facteurs substrat et concentration, des analyses de variance à un facteur (ANOVA 1 facteur) séparées en fonction du type de sol ont été effectuées pour certaines mesures (biomasse sèche racinaire, biomasse totale et le ratio des longueurs). Les analyses statistiques ont été réalisées à l'aide du logiciel RStudio Version 1.1.419 – © 2009-2018.

Chapitre 3 : Typologie des peuplements et régénération naturelle

1. Cartographie des facteurs du milieu et échantillonnage

Les facteurs physiographiques comme la variabilité topographique, l'altitude, la pente sont considérés comme des facteurs clés influençant la couverture végétale et son développement (Coblentz et Riitters, 2004; Coblentz et Keating, 2008; Zhao *et al.*, 2010). Les autres facteurs majeurs influençant la dynamique de végétation et la production forestière sont les caractéristiques du sol (Peng *et al.*, 2012). Nous avons donc voulu construire notre échantillonnage de peuplements de pin sur le Mont Liban en intégrant ces différents facteurs.

Pour atteindre cet objectif, nous avons utilisé quatre cartes (données fournies par le Ministère de l'Environnement du Liban) sur la zone du Mont Liban : la carte de la distribution du pin pignon, la carte des pentes (Figure 37), la carte des niveaux d'altitude (Figure 38) et la carte des différents types de sol (Figure 39 et 40). Pour les pentes, le pourcentage de pente a été divisé en 5 classes (0-5; 5-8; 8-30; 30-60; > 60 %). Les altitudes ont été divisées en 4 classes (0-300; 300-900; 900-1500; > 1500 m). Enfin, nous avons utilisé la carte montrant la distribution des 28 types de sols au Liban. Les principaux sols du Mont Liban sont les sols sableux (43.25 km²), les sols de mélanges discontinus sur marnes calcaire et grès siliceux (19.34 km²), les sols sur calcaire compact (18.66 km²) et sur marne avec bancs calcaire (13.89 km²). Toutes les cartes ont été fournies par le Ministère de l'Environnement du Liban sauf la carte des sols obtenue auprès du NCRS (Centre National de Télédétection du Liban). Les cartes ont ensuite été croisées sous SIG à l'aide du logiciel ArcGis 9.0 ce qui a permis de connaître la distribution des peuplements en surface en fonction des différents facteurs. Nous avons identifié 16 principales combinaisons de facteurs (2 classes d'altitude × 2 classes de pente × 4 types de sol). Nous avons ensuite sélectionné les 10 combinaisons (= 10 sites) pour lesquelles la couverture de pin pignon était la plus abondante (>4 km²) (Figure 41 et Tableau 6).

Dans chaque site, nous avons installé 5 placettes de pin de 15 m x 15 m dans des conditions homogènes considérées comme représentatives du site. Nous avons évité de sélectionner des peuplements de pin montrant des signes prononcés de perturbation, c'est-à-dire pas de pâturage, d'abattage intense ou d'incendie. Cependant, comme la plupart des forêts du Liban sont ou ont été soumises à un certain degré d'activité humaine, nous avons systématiquement noté les preuves d'activités humaines présentes ou anciennes.

Altitude (m)		300 – 900		900 – 1500	
Pente (en %)		8 – 30	30 – 60	8 – 30	30 – 60
Surface de peuplements en fonction du type de sol (km²)	Sols sableux	15.93	10.93	10.13	6.26
	Sols de mélanges (discontinus, surtout en montagne) sur marne, calcaires et grès silicieux	7.18	5.88	3.24	3.04
	Sols rouges discontinus sur calcaire compact	9	7.5	1.8	0.36
	Sols de mélanges discontinus sur marne avec blancs calcaires	-	4.17	5.83	3.89

Tableau 6 : Distribution des surfaces en pin (en km²) en fonction de l'altitude, de la pente et des types de sol.

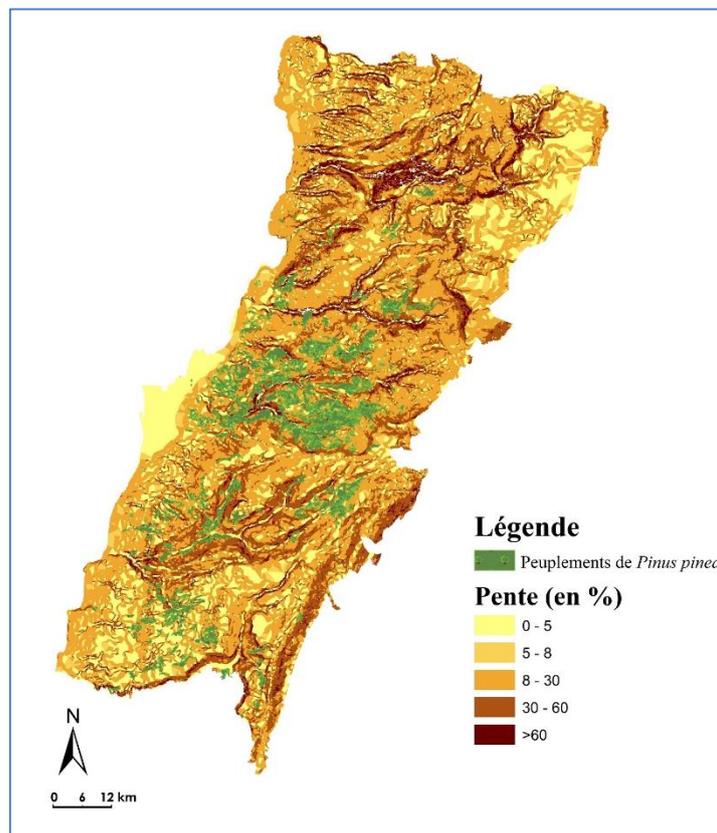


Figure 37 : Carte du Mont Liban montrant la distribution des peuplements de *Pinus pinea* en fonction de la pente

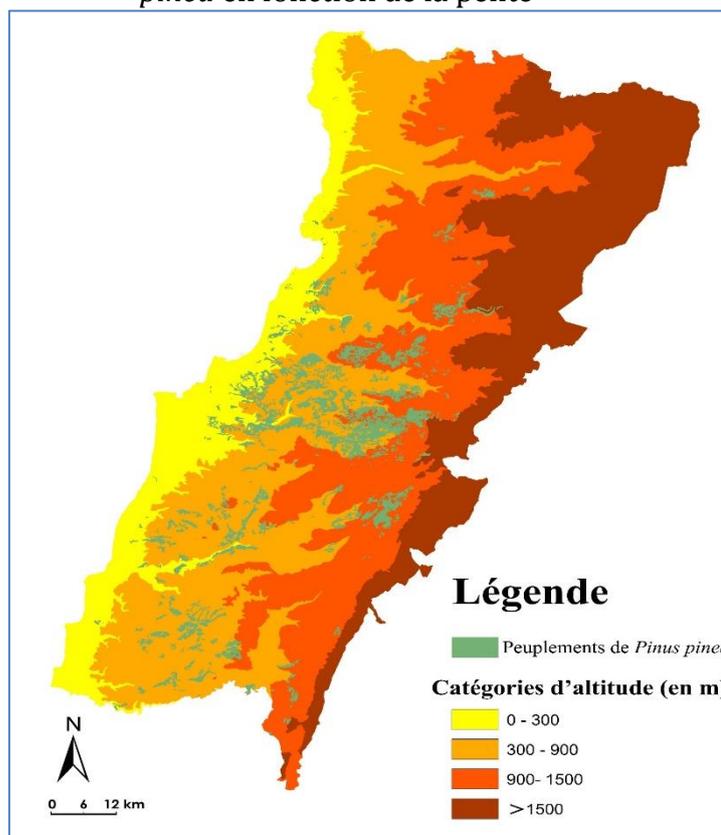


Figure 38 : Carte montrant la distribution des peuplements de pin pignon en fonction de l'altitude dans le Mont Liban

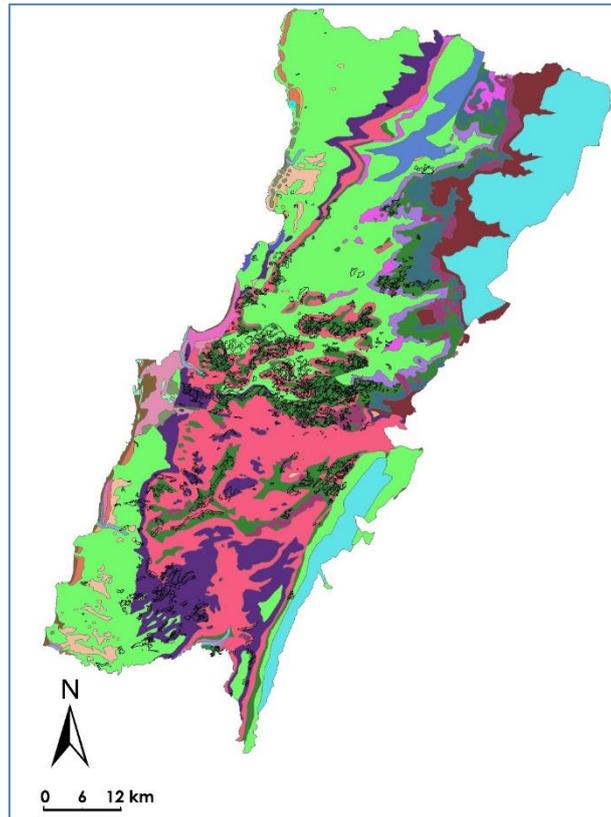


Figure 39 : Carte montrant la distribution des peuplements de pin pignon en fonction du type de sol



Figure 40 : Légende de la carte figure 39

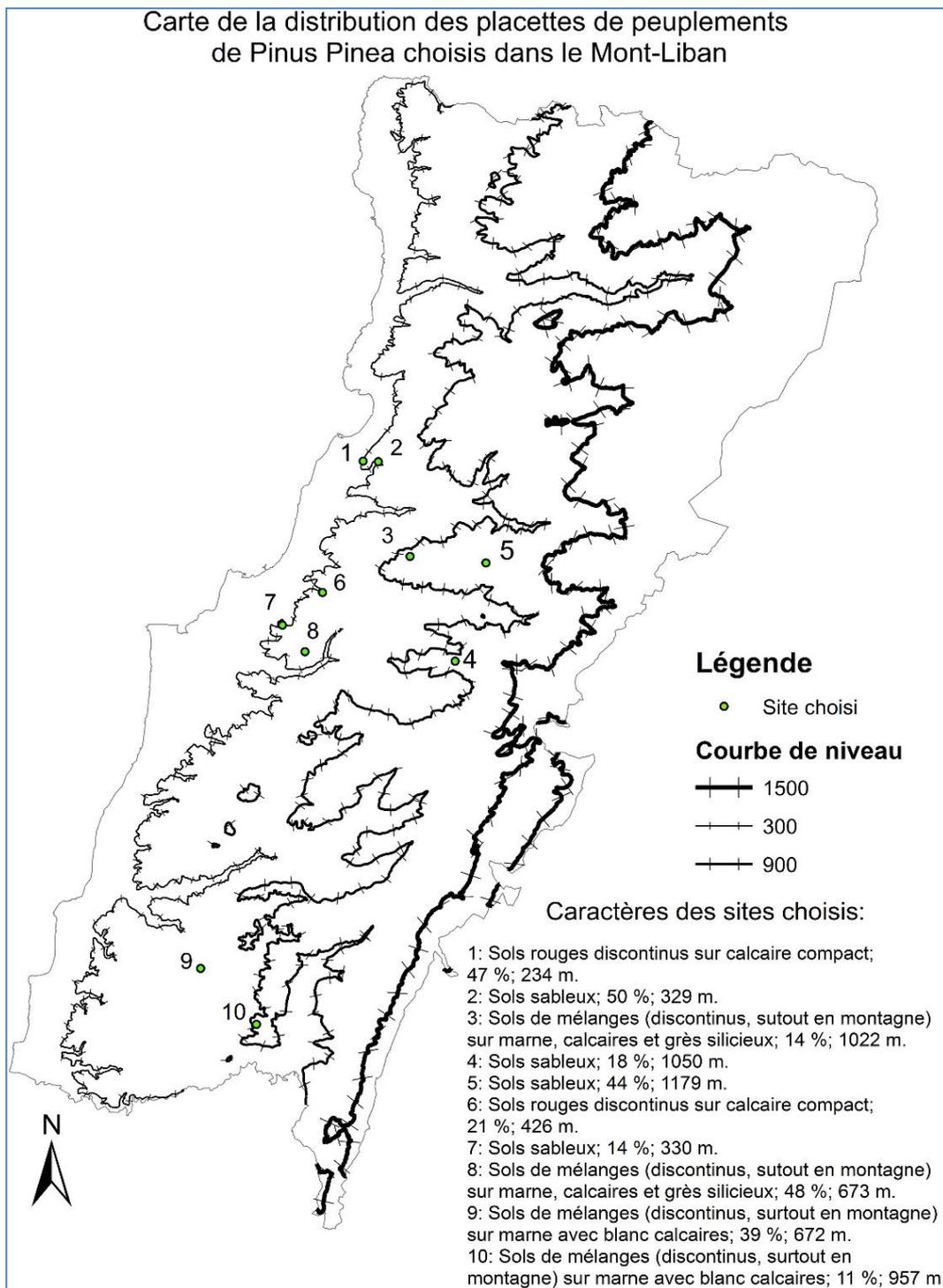


Figure 41 : Carte montrant la distribution des dix sites choisis en fonction des facteurs abiotiques

2. Article 1: Dynamique de la végétation et régénération des forêts de *Pinus pinea* dans le Mont Liban : vers la disparition progressive du pin.

Cet article a été accepté dans la revue Ecological Engineering

Title:

“Vegetation dynamics and regeneration of *Pinus pinea* forests in Mount Lebanon: towards the progressive disappearance of pine”

Authors: Joseph Nakhoul¹, Catherine Fernandez², Anne Bousquet-Mélou², Nabil Nemer³, Jihad Abboud⁴, Bernard Prévosto¹

Keywords: Vegetation dynamics, pine regeneration, floristic composition, Mount Lebanon, dendrometric characteristics.

Highlights

- Stone pine has great economic and ecological importance in Lebanon
- We proposed a classification of pine forests in five ecological groups
- Pine regeneration is almost absent in the understory while oak species prevail
- In the absence of management, oaks will progressively replace pine forests

Abstract

Pinus pinea is a species of great economic and ecological importance in Lebanon, but there is a lack of knowledge about the distribution of the pine forests, their vegetation dynamics and regeneration. Our study aims to produce the first classification of the pine stands according to their floristic composition and the abiotic factors of the Mount Lebanon region and to analyse natural pine recruitment. Floristic composition, environmental and soil factors as well as stand

dendrometric characteristics and woody seedling regeneration were recorded on fifty plots distributed in the main stone pine stands of the study area. Using canonical correspondence and clustering analyses, we classified pine stands into five groups which were mainly influenced by physiographic factors (altitude, slope, temperature, rainfall), nature of the bedrock, and evidence of human interventions. Most, stone pine stands in Mount Lebanon were dense (849 stems.ha⁻¹), old (81 years) with a high basal area (49 m².ha⁻¹). Pine regeneration was particularly scant, and the understory was dominated by the oak species: *Q. calliprinos*, mainly and *Q. infectoria*, secondarily. Based on these results, we concluded that the presence of stone pine and its persistence are linked to human actions. In the absence of human intervention, the stone pine stands will progressively disappear and be replaced by oak formations. Thus, an urgent management plan is required to favour pine regeneration to allow for the renewal of the pine stands in the Mount-Lebanon region.

1-Introduction

Ecosystem dynamics are formed by biological resources, specifically natural vegetation where floristic and faunistic life are present (Balcha, 2008). Plant communities' composition, species persistence and plant richness are largely controlled by environmental factors, spatial heterogeneity and perturbations (Keddy, 1992; Ricklefs and Schuler, 1993; Bennett *et al.*, 2006; Dufour *et al.*, 2006).

In forest systems, vegetation composition is also the result of complex and mutual relationships between the overstory and the understory although the influence of the overstory is determinant as it controls the availability of resources on the forest floor (Scheller and Mladenoff, 2002; Burrascano *et al.*, 2011; Burton *et al.* 2011; Cutini *et al.* 2015). Therefore, the understory composition can be considered as an indicator of overstory dynamics. It varies with the structure and composition of the dominant canopy that controls light availability (Bartemucci *et al.*, 2006; Yu et Sun, 2013), water (Ewers *et al.*, 2002; Barbier *et al.*, 2009), soil nutrients (Augusto *et al.*, 2002; Prescott, 2002), and litter characteristics with physical and chemical soil proprieties (Augusto *et al.*, 2003 ; Barbier *et al.* , 2008). In fact, the current spatial distribution of a plant species is the result of various environmental, anthropogenic and biotic factors (Lacoste and Salanon, 1978). Vegetation diversity and distribution are highly affected by slope (Maestre *et al.*, 2003; Bennie *et al.*, 2008) and altitude (Kira and Shidei, 1967; Mayhead, 1973). In addition, soil characteristics can affect vegetation composition (Debelis *et al.*, 2005; Jafari *et al.*, 2009) which is particularly influenced by soil carbon and nitrogen content (Marcuzzo *et al.*,

2013; Noumi, 2015), soil texture (Monier and Wafaa, 2003), and available nutrients (Wales, 1967; Pregitzer *et al.*, 1983). In addition to physiographic factors, Mediterranean vegetation in particular is the product of a long history of anthropogenic disturbances, such as fire, grazing or wood exploitation, which have deeply modified major site factors and shaped the vegetation composition (Quézel, 1998; Mekideche *et al.*, 2018).

The existence of a plant community is also highly related to its regeneration potential under different environmental conditions, which means that the long-term sustainability of a forest depends on successful regeneration (Malik and Bhatt, 2016). In fact, regeneration and particular habitat conditions determine future species composition and geographical distribution in a forest (Grubb, 1977). In addition, regeneration capacity often determines the resilience of the ecosystem and its capacity for recovery after a disturbance (Pandey and Shukla, 2001). The successful regeneration of a species entails that there is a sufficient number of seedlings, saplings and trees of this species in a given forest (Dutta and Devi, 2013) that may vary spatially according to forest structure and physiographic conditions (Ward *et al.*, 2006). Overstory and the spatial repartition of dominant trees have a direct effect on natural regeneration as well as soil surface conditions (Bailey and Covington, 2002; Sánchez-Meador *et al.*, 2009).

Pinus pinea L. (stone pine) forests covered about 750 000 ha around the Mediterranean basin (Fady *et al.*, 2004) and are mainly distributed in Spain, Turkey, Portugal, Italy and in lower proportions in Greece, Lebanon and France (Varol and Tel, 2010). This tree was largely planted in these areas for its timber but especially for its production of edible seeds generating important economic benefits for the local population (Calama *et al.*, 2007). Stone pine forests are also of great ecological interest as they are well adapted to water-limited environment and heavy sandy soils, i.e. under conditions that could be limiting for other tree species (Manso *et al.*, 2013). They also play a major role in preventing erosion of sandy coasts in Mediterranean countries (Raddi *et al.*, 2009) and are often used for recreational purposes (Tomao *et al.*, 2018).

In Lebanon, the majority of coniferous forests is covered by stone pine with 12740 ha (Roukoz, 2005) which is mainly found in western Mount Lebanon, beginning with its coastal zone up to 1650 meters (Baltaxe, 1966). In addition, stone pine is one of the most important recommended trees for plantation in the National Reforestation Plan that was created by the Ministry of Environment in Lebanon in 1993 aiming to increase forest cover from 13 to 20% in 30 years (MoE, 2014). In this country, the stone pine was largely planted (FAO, 2010) for its market value, i.e. nuts production (Sfeir, 2011), while its conservation value received a low interest from most of the stakeholders (Sarkissian *et al.*, 2018). The status of the stone pine in

Lebanon is controversial: some authors think that the species has been introduced while it is an endemic species for others (Mikesell, 1969; Chouchani *et al.*, 1975; Abi Saleh *et al.*, 1976; Abi Saleh, 1978). For the latter, stone pine represents the terminal stage of plant succession, from open formations to forest, and is therefore capable of natural recruitment. In this study, we ask whether pine stands can sustain themselves in the landscapes through natural regeneration or not. To answer this question, we developed a twofold approach.

- 1- In the absence of prior field surveys, we first characterise pine stands in terms of forest structure and floristic composition in relation to the main environmental factors. On this basis, we want to establish a first classification of these stands and we hypothesize that, depending on the vegetation and site-related factors, some stands may present natural pine regeneration.
- 2- We then analyse more specifically pine regeneration and the recruitment of other tree species at the stand level. We hypothesise that some local factors such as the litter depth and neighbouring vegetation may be detrimental to pine seedlings establishment. In contrast, some non-pine tree species may establish preferentially in the understory.

This approach constitutes a preliminary step for the sustainable management of these systems in Lebanon (Gaudin, 2015).

2-Material and Methods

2.1. Study area: Mount-Lebanon

Mount Lebanon is in the eastern part of the Mediterranean Sea between 33°22' and 34°40' (Figure 1a and b). It is a mountain range of 30 km in width and 170 km in length with a SSW-NNE orientation. It extends from the coast to 3088 m with a mean altitude of 2000 m.

This area is characterized by a typical Mediterranean climate. Temperatures vary with altitude starting from an annual average of 20.7°C at coastal zones which decreases by 0.6°C each 100 m of altitude. The same pattern is observed for annual precipitation starting with an average of 700 to 900 mm at coastal zones that increases with altitude up to 1200 mm at the highest point in Lebanon at 3088 m. Dry season extends over six months from May to October (Sanlavile, 1977). Soils are of various types but Red Mediterranean soils, rendzina soils, sandy and mixed soils are the most represented (Geze, 1956).

Vegetation is typically Mediterranean and, according to Abi Saleh and Safi (1988), is composed of three components: pines (*Pinus pinea* L.) mainly on sandstone, oak (*Quercus*

calliprinos Webb. and *Quercus infectoria* G. Olivier) on limestone, and a coniferous level (*Abies cilicica* (Antoine & Kotschy) Carrière and *Cedrus Libani* A. Rich.) at higher altitude (1200 to 2000 m). Stone pine forests are among the most abundant coniferous forests in Mount Lebanon (Baltaxe, 1966) where 80% of pine nut production in Lebanon occurs (Abi Saleh *et al.*, 1996).

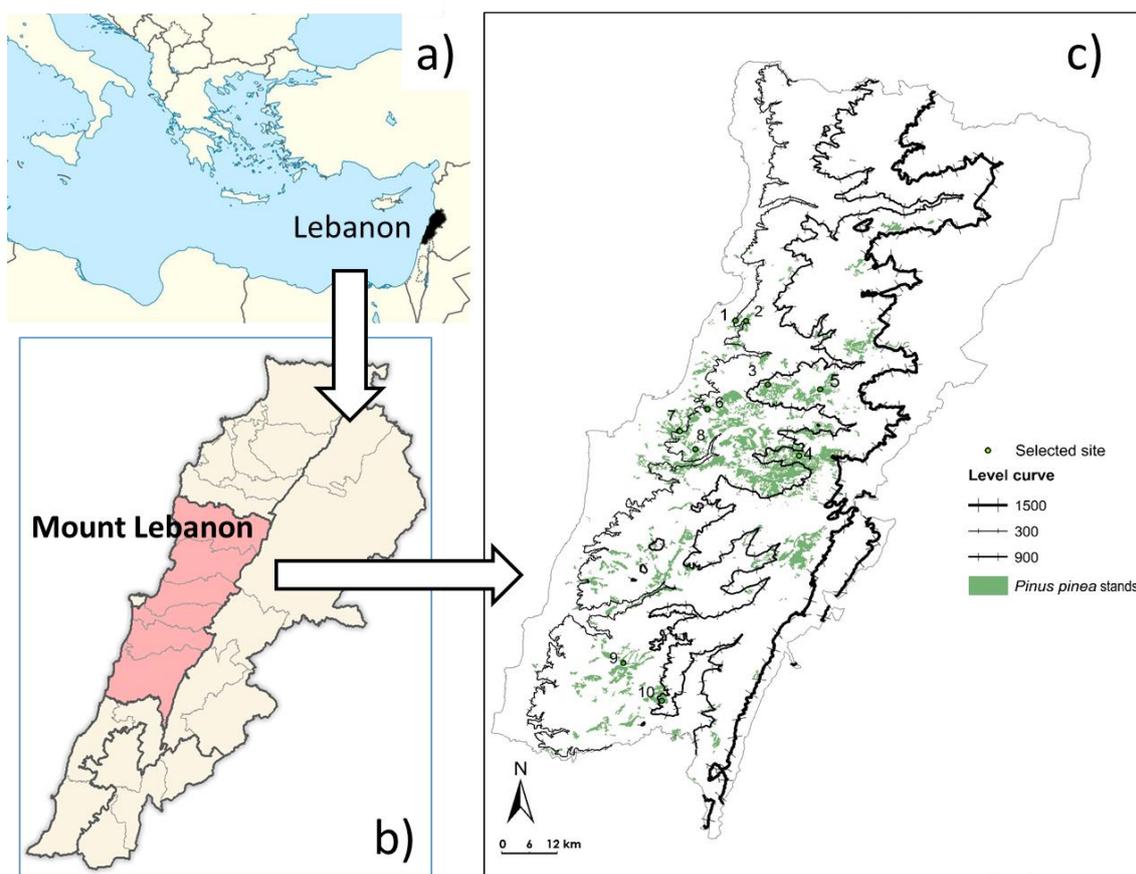


Figure 1. a) The location of Lebanon in the eastern part of the Mediterranean basin. b) The location of Mount Lebanon in the country. c) The distribution of *Pinus pinea* stands in Mount Lebanon, the selected sites are indicated (1 to 10).

2.2. Sampling design

Topographic variability such as altitude and slope are considered to be key factors influencing vegetation cover and development (Coblentz and Riitters, 2004; Coblentz and Keating, 2008; Zhao *et al.*, 2010) as well as soil characteristics (Peng *et al.*, 2012).

In a first step, we used maps of the distribution of stone pine in the massif (Fig. 1c), variation in slope, altitude and the distribution of soil types. Slope percentage was divided into 5 classes (0-5; 5-8; 8-30; 30-60; and >60%), altitude into 4 classes (0-300; 300-900; 900-1500; >1500 m) and 28 soil types were recorded.

The stone pine map was intersected using ArcGis 9.0 software with slope, altitude and soil maps in order to obtain a map of the distribution of *Pinus pinea* in Mount Lebanon as a function of all these abiotic factors. We identified 16 major combinations resulting from 2 classes of altitude, 2 classes of slope and 4 major types of soil (Table 1). Among these combinations, 10 sites in which the cover of stone pine was most abundant were selected (Table 1). In each selected site, five plots of 15 m x 15 m (pine stands) were sampled in representative ecological conditions. We also avoided selecting pine stands showing pronounced signs of disturbances i.e. no grazing, intense logging, or fires. However, since most Lebanon's forests have been subjected to a some degree of human activity, we systematically found evidence of present or past human activities. In particular, the presence or absence of terraces, indicating a previous agricultural use, was recorded as well as evidence of cutting in the overstory and shrub clearing in the understory.

Table 1: Surface of stone pine stands in km² according to soil, altitude and slope classes. Sampled stands are indicated in grey.

		Altitude (m)		300 - 900		900 - 1500	
		Slope (%)		8 - 30	30 - 60	8 - 30	30 - 60
Stand surface as a function of soil type (km ²)	Sandy soils	15.93	10.93	10.13	6.26		
	Mixed soils (discontinuous, especially in mountains) on marl, limestone and siliceous sandstone	7.18	5.88	3.24	3.04		
	Discontinuous red soils on compact limestone	9	7.5	1.8	0.36		
	Mixed discontinuous soils on marl with white limestone	-	4.17	5.83	3.89		

2-3 Measurements

Floristic composition.

In each plot, all vascular species of the canopy, understory, and herbaceous layer were identified by consulting taxonomic references (Mouterde, 1970; Blamey and Grey-Wilson, 1993). Each species was given a coefficient of abundance-dominance according to the procedure of Braun-Blanquet (1932).

Environmental factors

The altitude, slope and aspect were measured in each plot and the local topography was described according to general observations of the plot (see Table S1 for description of the factors). We also used the climatic data for each site provided by the Lebanese Agricultural Research Institute (LARI) such as annual mean temperature and rainfall by referring to recorded values in the last 10 years at the nearest stations to selected sites (see Table S2 for more details). The nature of the bedrock was noted in the field, the types observed were sandstone (a soft, grey or ochre rock, barely cemented by some limonite), siliceous sandstone (with presence of quartz grains), marl (fossiliferous green marl) and limestone (Dubertret, 1955).

To detect the presence of lime in the upper layer, a field test of fine earth reaction to HCl (diluted at 10%) was carried out (presence or absence of reaction) in each plot.

Two pits were randomly dug, and two soil samples of 400 g were collected for each pit, corresponding to the first two soil horizons, these were used to measure pH, the ratio C/N and to estimate the soil texture. Soil texture in each plot was estimated by sedimentation tests in addition to the feel method on the collected samples (Jaja, 2016; FAO, 2006). Soil texture was coded by giving a coefficient of 0 (absent), 1 (present) or 2 (dominant) for the proportion of sand, silt and clay (Ripert and Vennetier, 2002). The water content (mm water/cm of soil) associated to each texture was then determined using the soil textural triangle and the data given by Jamagne *et al.* (1977). Lastly, the soil water reserve was computed for each plot by multiplying the water content by soil depth considering the proportion of coarse elements. Soil pH in the first layer was measured according to the French Standard ISO 10390 (ISO, 2005). 10 g of air-dried soil sieved at 2 mm were put in 50 mL of demineralized water, agitated for 1h and left for 1h. Then, pH was measured using a pH meter calibrated with buffer solutions (pH=4 and 7) for a total of 50 samples. The C/N ratio was measured by weighting between 30 and 40 mg of air-dried sieved soil (n = 50) which had been milled into a fine powder (Retsch brand MM400 oscillating mill vibrator). Then subsamples of 30 to 40 mg were placed in tin capsules for analysis by a CHNS-O elemental analyser which is based on the total combustion of the analytical sample at 950° C under oxygen flow and under pressure.

Dendrometric and regeneration measurements

The circumference at breast height was measured for all living trees (pine and other trees or tree-like species) superior to 1.30 m in height, and pine density, pine basal area and mean girth were computed. In addition, the height of 4-5 dominant pines was

measured in each plot and on three dominant pines, 2 cores were extracted from each tree at 1.30 m height in two perpendicular directions using an increment borer. Cores were dried, mounted and finely sanded until the annual rings could be identified. Tree rings were counted using WinDendro software (Regent Instruments Inc.) in order to determine tree age. We could not accurately cross-date the series due to numerous anomalies and reading difficulty (e.g. missing rings, inclusion of resin). Therefore, our measurements could only be considered as an estimate of tree age. However, to have a conservative and cautious approach, we discarded more than 20% of the cores (i.e. only 238 cores on 300 were used).

To study the regeneration of the woody species in the understory we used nine 1m×1m subplots per plot distributed along 3 parallel transects. In each subplot, the number of pine and other woody seedlings was counted. Litter thickness was also measured and the herbaceous, shrub and overstory pine covers were estimated.

2-4 Data analysis

Two arrays were produced: a floristic array (50 plots × 117 species) and an array of environmental factors (50 plots × 12 factors). These data were analysed using a canonical correspondence analysis (CCA) (R, package ADE4, function `pcaiv`).

CCA is a direct gradient analysis in which species composition is directly related to measured environmental variables (Palmer, 1993). It extracts synthetic ecological gradients that maximize the niche separation among species from measured environmental variables (ter Braak and Verdonschot, 1995). CCA is a powerful tool for forest classification and can be complemented with other techniques such as hierarchical clustering (Gégout and Houiller, 1996; Javad *et al.*, 2017; Rahman *et al.*; 2017).

In this study, hierarchical clustering was performed using Ward's criterion (Ward, 1963) on the selected principal components of the CCA. The number of groups of pine stands was determined by examining the variation of inertia according to the number of clusters.

Variation in dendrometric characteristics and plant cover of the main tree and shrub species among the different groups were analysed using ANOVA followed by Tukey post-hoc tests after checking for the assumptions of normality and variance homoscedasticity. When necessary, mathematical transformations were applied to meet these conditions.

Regeneration of pine in the subplots according to the local vegetation factors was analysed using general linear mixed models with a Poisson distribution (R package `lme4`,

function glmer). The dependent variable was the number of pine seedlings, the fixed factors were the litter cover and its thickness, the cover in herbs and in shrubs, and the overstory cover. Subplots nested in plots were considered as random factors.

3-Results

3-1- Floristic composition

We found a total of 117 species belonging to 31 plant families. The three most abundant families, based on plant cover, after *Pinaceae* were *Fagaceae* (35%), *Cistaceae* (26%) and *Poaceae* (19%) while *Asteraceae*, *Poaceae*, *Fabaceae* and *Pinaceae* were the most abundant families based on species occurrence (Figure 5). The most abundant tree or tree-like species after *Pinus pinea* L. were *Quercus calliprinos* Webb. (28.05% in cover), *Quercus infectoria* G. Olivier (6.45%), *Pistacia palaestina* Boiss. (6.1%). Shrub species were abundant, in particular *Cistus salviifolius* L. (15.3%), *Smilax aspera* L. (8.5%), *Callicotome villosa* (Poir.) Link (6.95%), *Cistus creticus* L. (6.85%), while for herbaceous plants the most abundant species were *Bromus rigidus* Roth. (4.9%), *Hordeum spontaneum* L. (4.5%), *Cyclamen persicum* Mill. (4.2%).

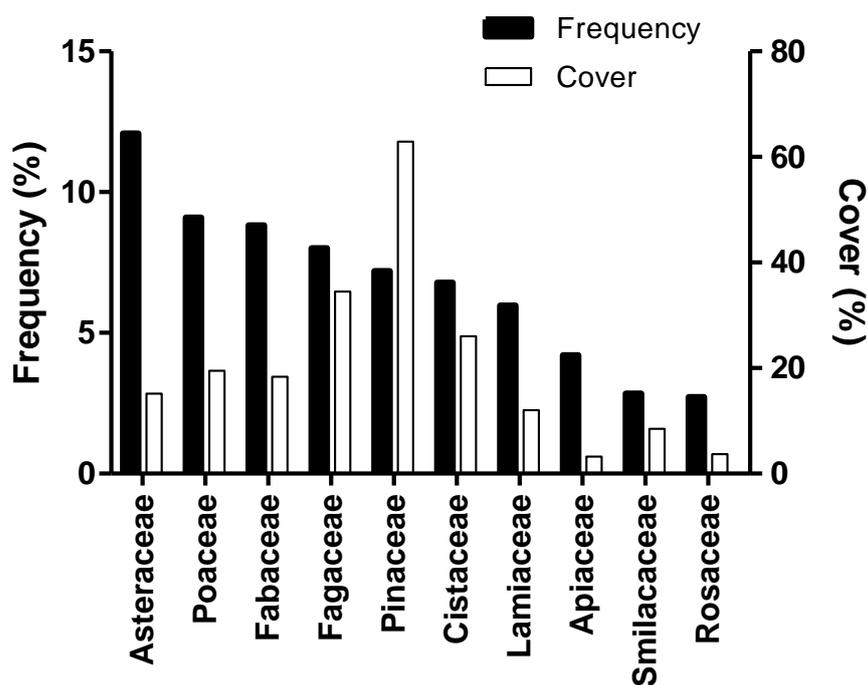


Figure 2: Percentage frequency (based on species occurrence) and percentage cover (based on species cover) of the main plant families.

3-2- Results of the Canonical correspondence analysis and classification

Canonical correspondence analysis (CCA) was used to explore the relationships between the vegetation composition and the environmental variables. The two first axes of the CCA explained 27.62 % of the total variance (Figure 3.A). The first axis (Fig. 3.B) reveals a positive correlation with limestone ($r = 0.53$) and marl bedrocks ($r = 0.52$), and terraces (Anthro.Terr, $r = 0.44$), and a negative correlation with perturbed terraces (Anthro.Terr.Hint, $r = -0.475$), calcareous sandstone bedrock ($r = -0.59$) and absence of limestone in fine earth of the upper soil layer (HCl.A.No, $r = -0.76$). This axis therefore depicts edaphic conditions, mainly controlled by the nature of the bedrock, and anthropogenic disturbances. In contrast, the second axis is strongly related to altitude ($r = -0.96$) and to climatic variables: rainfall ($r = -0.62$) and temperature ($r = 0.84$). Less marked correlations were also observed between slope ($r = 0.53$), limestone bedrock ($r = 0.42$), presence of terraces (Anthro.Terr $r = -0.57$) and soil C/N ratios ($r = 0.40$).

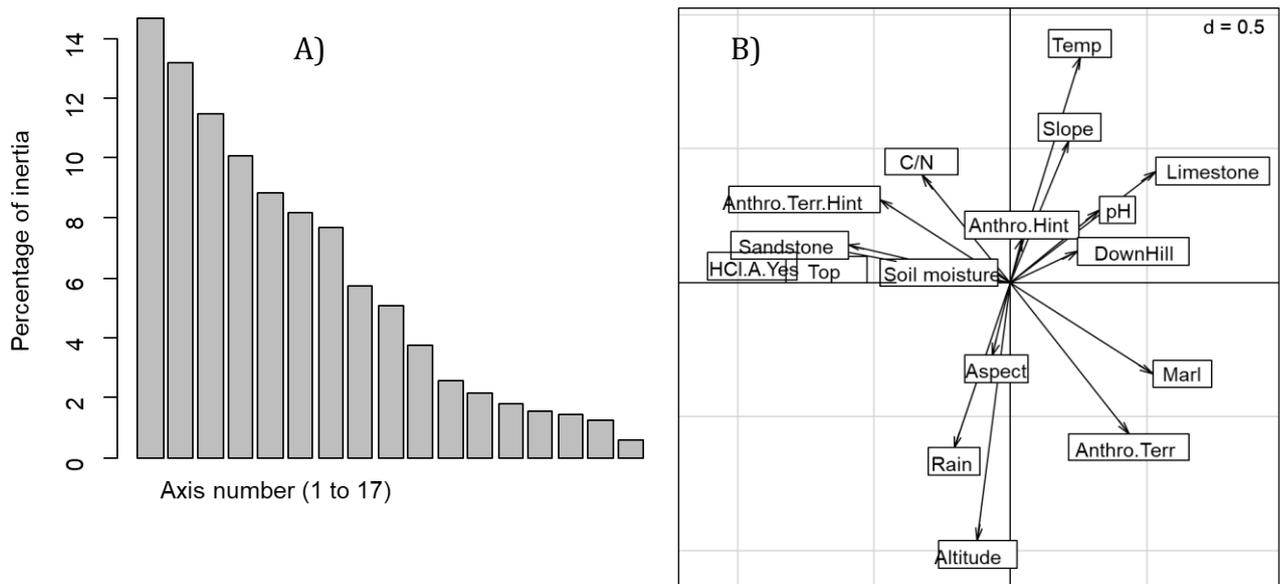


Figure 3. Results of the CCA. A) Percentage of inertia for each axis, B) projection of the measured factors, the scale of the graph is given by a grid, the size of which is indicated in the upper right corner ($d=0.5$). Abbreviations (see also Table S1): Anthro.Terr (presence of terraces); Anthro.Terr.Hint (no terraces but human intervention); HCl.A.Yes (reaction with HCl of the upper soil layer); Limestone, marl, sandstone (bedrock geology); Temp (mean annual site temperature); Rain (mean annual site rainfall); Downhill, Top (general topography); Aspect (plot exposure); Soil moisture (Soil water holding capacity); Altitude (mean site elevation).

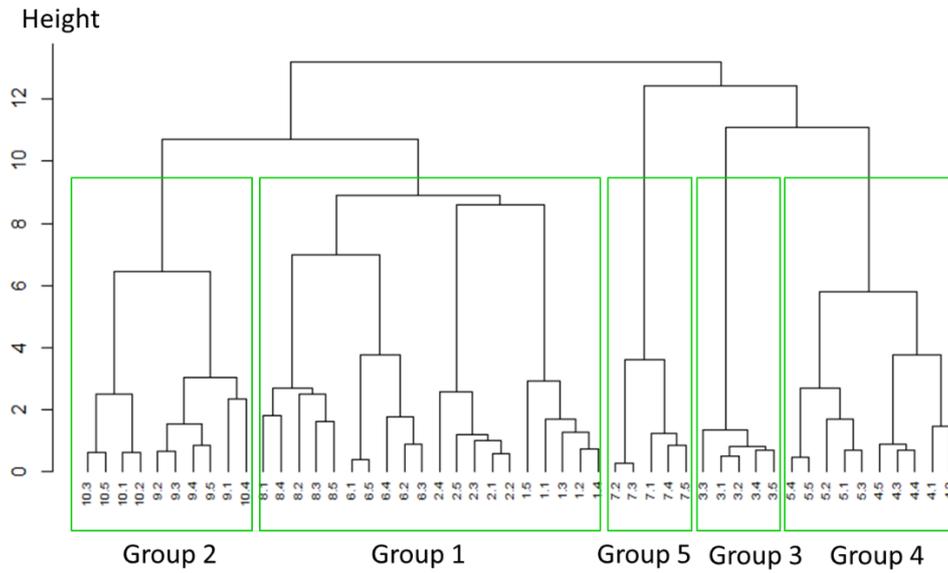
The clustering analysis applied on the CCA results revealed 5 groups (Figure 4.A). The projection on the factorial map of plots classified within these 5 groups as well as major plant species are indicated Figure 4.B.

The first group (Group 1) is the largest as it includes 20 plots from 4 sites. Pine stands of this group are found on various types of bedrock and topographic conditions but are located at low altitudes ($416 \text{ m} \pm 37$) and on steep slopes ($22.50\% \pm 1.4$). Topsoil layers are not carbonated, and evidence of other human activities are rare, no terraces are found. This group is characterized by species like *Salvia fruticosa* Mill., *Myrtus communis* Linn., *Cyclamen persicum* Mill., *Galium verum* L., *Hypericum thymifolium* Banks et Sol., *Oxalis pes-caprae* L., and *Smilax aspera* L.

The second group (Group 2) includes 10 plots from 2 sites located at a medium altitude ($815 \text{ m} \pm 48 \text{ m}$) on moderate slopes (12.6 ± 2.3). Carbonate soils developed on marl and limestone and terraces are frequently observed. The main species are *Helichrysum sanguineum* L. (Kostel), *Trifolium purpureum* Loisel., *Lotus corniculatus* L. var. *brachyodon* Boiss., *Alcea digitata* (Boiss.) Alef., *Hordeum bulbosum* L., *Phlomis fruticosa* L., *Convolvulus arvensis* L., *Torilis arvensis* (Huds.) Link and *Cirsium vulgare* (Savi) Tenore.

The third group (Group 3) includes only 5 plots from the same site located at high altitude (1022 m) on a low slope. Soils are not carbonate and developed on a limestone substrate. The presence of clay in the lower soil layer explains its high-water storage capacity (107 mm) compared to the other groups (between 40 and 60 mm). No evidence of past or recent human activities were recorded. The vegetation composition was characterized by the presence of *Lavandula stoechas* L. and *Hordeum spontaneum* L. The Group 4 includes 10 plots from 2 sites located at high altitude (1050-1200 m) on moderate slopes (14.2 ± 1.3). Soils are not carbonate and mostly developed on siliceous sandstone. There was little evidence of past human activities, and terraces were only observed on 3 plots. The main species are *Juniperus oxycedrus* L., *Asphodelus ramosus* Salzm., *Lolium multiflorum* Gaud., *Anchusa strigosa* Labill., and *Trifolium repens* L. The last group (Group 5) is made up of only 5 plots, located at low altitude (330 m) on low slopes (7.2 %). The bedrock is composed of sandstone and in all plots evidence of past (terraces) and recent human activities were recorded. The main species are *Plantago lagopus* L., *Carduus argentatus* L., *Avena sterilis* L., and *Veronica persica* Poir.

A)



B)

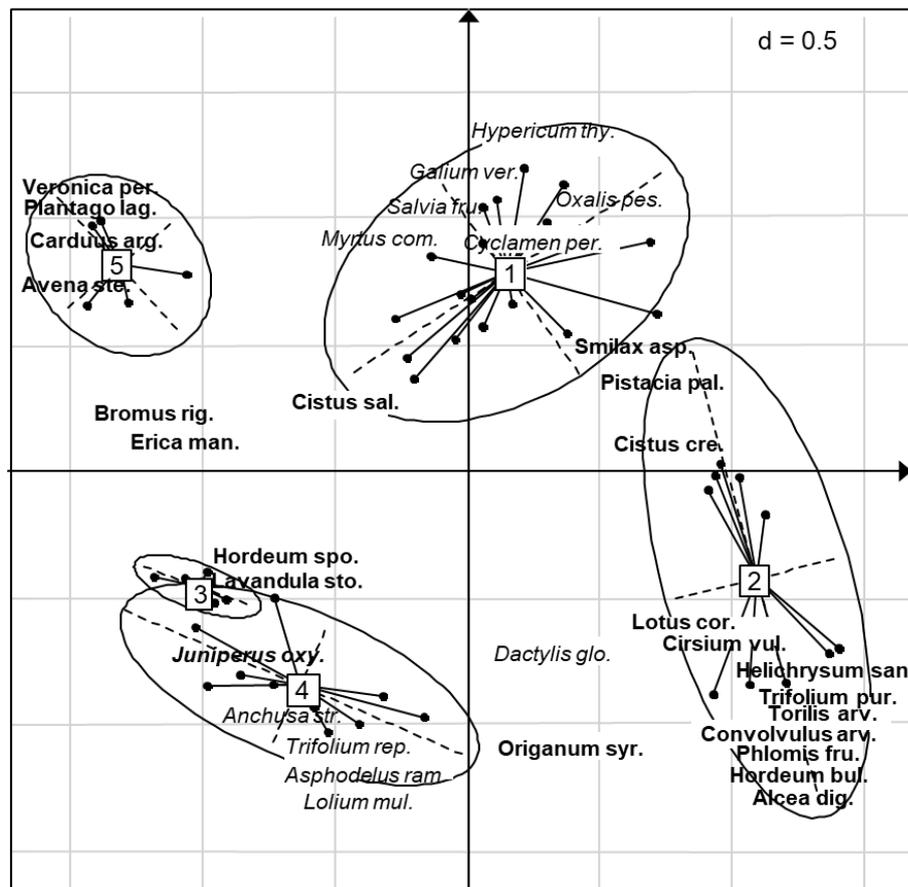


Figure 4. A) Results of the clustering analysis based on CCA results. B) The projection of species and plots on the factorial map of the CCA. The five groups resulting from the clustering analysis are indicated by the ellipses (1 to 5). Only plants with a contribution superior to 1.5 of the mean contribution were indicated, in bold italics for axis 1 and italics for axis 2. The scale of the graph is the same as Fig. 3B which shows the projection of environmental factors.

3-3 Stand characteristics

The main dendrometric characteristics of the pine stands in the study area indicated that stands were old ($80.8 \text{ years} \pm 0.4$) and mature (girth at breast height $84.9 \text{ cm} \pm 0.24$) but with a relatively low mean height ($11.1 \text{ m} \pm 0.02$) (Fig. 5). The stands were also dense ($849 \text{ stems.ha}^{-1}$) with a high basal area ($49 \text{ m}^2.\text{ha}^{-1} \pm 0.21$).

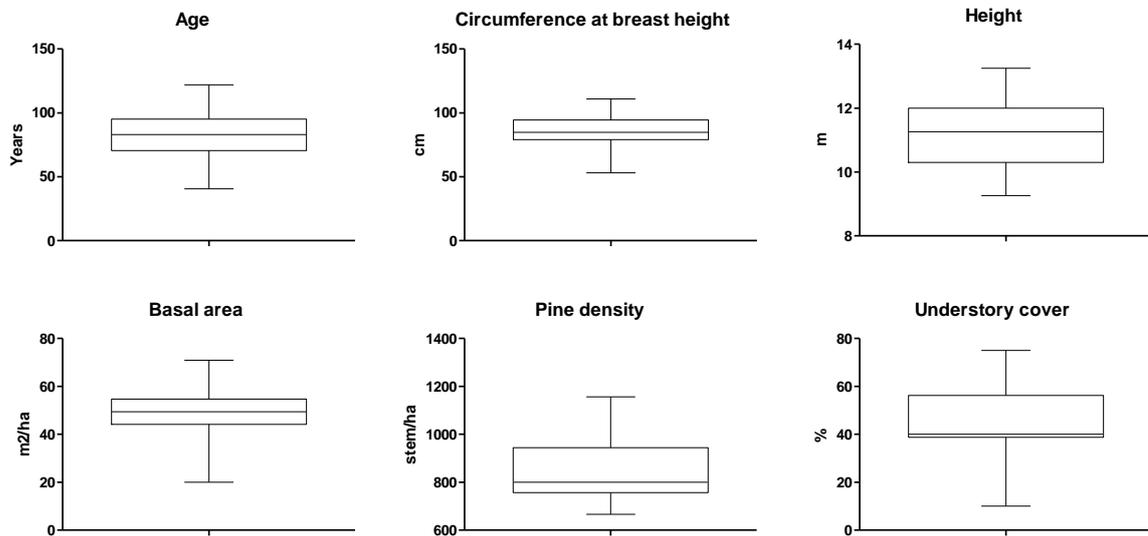


Figure 5. Box and Whiskers plots of main dendrometric characteristics of the pine stands (all data) indicating min, max, median and fourth quartiles.

When examining the dendrometric attributes of each group in greater detail (Table 3), we note that the youngest stands with the lowest dominant tree height were found in Group 2 (45.4 years and 9.7 m respectively). In contrast, Group 5 included the oldest stands (90.4 years) with the greatest girth (97.8 cm) and basal area ($60.7 \text{ m}^2.\text{ha}^{-1}$). The other groups (1, 2 and 4) exhibited a comparable age although stands of Group 1 were the densest ($940 \text{ stems.ha}^{-1}$) with the lowest mean girth (75.4 cm). Lastly, the highest understory cover was found in stands of Group 4 (58%) while the lowest herbaceous cover was recorded in Group 3 (22%).

Table 2. Variation in the main stand characteristics (mean \pm se) according to the different groups. Different letters indicate statistical differences among groups ($P < 0.05$).

Groups	1	2	3	4	5
	89.4 \pm 3.15	45.4 \pm 1.14	84.8 \pm	84.9 \pm 4.18	90.4 \pm 5.24
Age	(a)	(b)	6.23(a)	(a)	(a)
Circumference (cm)	75.4 \pm 2.51	86.1 \pm 1.52	86.0 \pm 1.95	95.7 \pm 2.11	97.8 \pm 2.20
	(a)	(a,b)	(a,b)	(b)	(b)
Height (m)	11.5 \pm 0.19	9.7 \pm 0.15	10.8 \pm 0.45	11.1 \pm 0.33	12.4 \pm 0.22
	(a,b)	(c)	(b,c)	(a,b)	(a)
Basal area (m².ha⁻¹)	43.7 \pm 2.57	48.2 \pm 2.10	51.3 \pm 2.27	54.1 \pm 2.29	60.7 \pm 3.10
	(a)	(a,b)	(a,b)	(b)	(b)
Pine density (stems.ha⁻¹)	940.0 \pm	804.4 \pm	862.2 \pm	7333 \pm	791.1 \pm
	28.53 (a)	12.31 (b)	33.26 (a,b)	21.21 (b)	16.63 (b)
Understory cover (%)	46.3 \pm 2.99	34.5 \pm 2.52	51.0 \pm 4.85	58.0 \pm 4.73	29.0 \pm 5.57
	(a,b)	(b)	(ab)	(a)	(b)
Herbaceous cover (%)	54.0 \pm 4.11	43.0 \pm 4.90	22.0 \pm 2.55	43.5 \pm 7.07	52.0 \pm 3.39
	(a)	(a,b)	(b)	(a,b)	(a)

3-4 Regeneration of pine seedlings and tree saplings

Only 15 pine seedlings were recorded over the 450 subplots. We found that the number of seedlings follow a Poisson law of parameter $\lambda = 0.033$ (Fisher's exact test for count data, $P = 0.42$). In addition, the results of the GLMM showed that the number of pine seedlings was significantly negatively correlated with shrub cover and herb cover (Table 4).

Table 3. Results of the GLMM (fixed factors only) giving the number of pine seedlings according to local vegetation factors.

	Estimate	Std. Error	Z value	P-value
(Intercept)	-5.995	4.669	-1.284	0.199
Litter cover	0.005	0.024	0.226	0.821
Litter thickness	-0.016	0.709	-0.023	0.981
Herb cover	-0.059	0.026	-2.257	0.024 *
Shrub cover	-0.045	0.022	-2.093	0.036 *
Pine cover	0.024	0.026	0.906	0.365

The oak species *Quercus calliprinos* Webb. was by far the most abundant in the understory (57% of the stems) followed by *Pistacia palaestina* Boiss. (17%), *Quercus infectoria* G. Olivier (13%) and other species (13%) such as *Ceratonia siliqua* L., *Acer syriacum* Boiss. & Gaill. and *Arbutus andrachne* L.

Quercus calliprinos was found in all groups (Fig. 6) but its density was significantly higher in groups 1 and 2. Similarly, *Quercus infectoria* was frequently observed but in lower abundance except for in Group 4. *Pistacia palaestina* was only recorded in Groups 1 and 2.

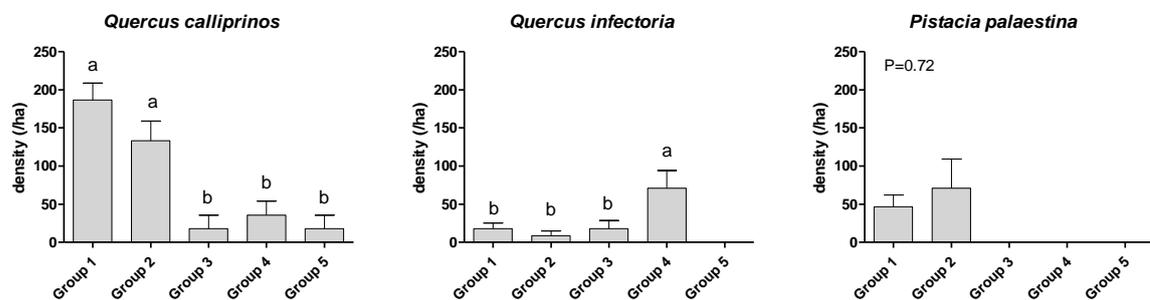


Figure 6. The density of the three main tree species in each group. Different letters indicate statistical differences ($P < 0.05$) among groups (no letters = not significant).

4- Discussion

This floristic study showed that *Pinus pinea* forests in Lebanon are dense with overstories dominated by stone pine and understories dominated by *Quercus calliprinos* Webb. and to a lesser extent *Quercus infectoria* G. Olivier. Shrub species are also abundant in particular *Cistus salviifolius* L., *Callicotome villosa* (Poir.) Link and *Cistus creticus* L.

Classification of pine stands

The cluster analysis following the CCA produced five groups differentiating themselves by environmental factors and species composition. Understory species showed strong responses to altitude, slope, temperature, rain, bedrock, human intervention and C/N.

In this study, groups 1 and 5 were located at the lowest altitudes but on very contrasted slope conditions as the steepest slopes were observed in Group 1 while Group 5 had the lowest slopes. Topographic variability such as elevation and slope are considered as key

factors influencing vegetation cover due to their effect on specific microclimates (Coblentz and Riitters, 2004; Coblentz and Keating, 2008; Zhao *et al.*, 2010). Altitude has been noted for its role in influencing the distribution of plant communities (Alessandro and Marcello, 2003; Lososova *et al.*, 2004; Fisher and Fuel, 2004; Rahman *et al.*, 2017). Altitude is the main factor affecting habitat temperature (Coblentz and Riitters, 2004) and can affect productivity rates in natural forests (Kira and Shidei, 1967; Mayhead, 1973). For instance, Kira and Shidei (1967) showed that elevation can induce variation in the composition of accompanying species and affect the growth of natural forests.

On other hand, slope was considered as an important factor controlling plant species' distribution (Abadi and El-Sheikh, 2002; Grongroft *et al.*, 2003; Badano *et al.*, 2005; Boll *et al.*, 2005). Increasing slope steepness can decrease soil depth, nutrients and moisture, making plant establishment more difficult (Campo *et al.*, 1999). In our study, the steep slopes were associated with the absence of evidence of present or past human activities, in particular no terraces were found in Group 1 in contrast to Group 2 and 5. Anthropogenic factors have been reported to directly affect the structure and biodiversity of forest ecosystems as well as plant richness and diversity (Shaheen *et al.*, 2001; Ruprecht *et al.*, 2009; Linares *et al.*, 2011; Blanco and Pereira, 2015). Human disturbances can change plant community distribution by negatively affecting soil fertility (Ko *et al.*, 2011; Heydari *et al.*, 2017; Sfair *et al.*, 2018). Terraces were often cultivated before abandonment and many previous studies have recorded better soil fertility on abandoned croplands in particular, lower C/N ratio values, higher P values and better nitrification (Prévosto *et al.*, 2004; Koerner *et al.*, 1997). It was noticeable that the highest C/N ratio were recorded in the Group 1 (32.9 ± 1.22) indicating lower fertility whereas the lowest C/N ratios were recorded in group 2 (24.2 ± 1.73) as the result of a moderate slope and the frequent presence of terraces. In fact, the C/N ratio is a determinant factor in herbaceous plant establishment and an increase of this ratio results in a decrease in nitrogen availability to plants (Christine and McCarthy, 2005). In contrast, the relatively high C/N ratio recorded in Group 5 (30.0 ± 2.45) on terraces can be explained by ongoing human disturbances (brushing, local cutting) which could have decreased soil fertility as has been observed in other Mediterranean habitats (Heydari *et al.*, 2017; Javad *et al.*, 2017). However, now more soil chemical analyses (e.g. nutrients, cation exchange capacity) would be needed to further explore the impact of human activities on soil fertility.

Groups 3 and 4 are located on medium slopes at high altitude. As frequently observed in many studies, altitude plays an important role in determining plant distribution as this factor is also highly correlated to a gradient of temperature and rainfall (Went, 2003; Hatfield and Prueger, 2015; Padilla and Pugnaire, 2007). These two groups exhibit a relatively similar floristic composition, but the former is located exclusively on sandstone bedrock whereas the latter is mostly on siliceous sandstone. The influence of the nature of the geological substratum on soil properties and plant distribution has been widely proven and studied (Just, 1947; Cole, 1982; Searcy *et al.*, 2003). In this study, each group was characterized by a specific bedrock except for Group 1 being present in various types of substratum. Surprisingly, the influence of the soil water reserve was weak: it did not vary among the groups (values ranging from 43 to 53 mm) except for Group 3 which showed a high value (107 mm). In fact, this group was the only one where clay texture was detected whereas the sandy texture was dominant in all other groups. Besides, soil depth did not vary, and all sampled pine stands were located on deep soils (>80cm, the maximum depth reached in this study) indicating that soil water holding capacity was probably not a limiting factor in our study conditions.

Stand characteristics and regeneration

The dendrometric analysis showed that pine stands were relatively dense with a high basal area and mostly old (85-90 years old) except for group 2 (45 years old) which was mostly distributed on privately owned land that had probably been more recently cultivated for pine nuts production. The high basal area can be explained by the absence of thinning or cutting which was also reflected by the lack of pine regeneration. Historically, some *Pinus pinea* plantations have occurred between 1930 and 1940 on sandy soils in Lebanon (Sfeir, 2011) mostly for seeds and not for wood production. Regeneration in these stands was particularly low and can be considered as a rare event. It was restricted to some sites with anthropogenic disturbances especially in Group 5 where disturbances linked to human activity has allowed for the establishment of very few seedlings. This widespread lack of regeneration is probably linked to the reduced light availability under the closed overstory cover which is often a crucial factor for seedling survival in most pine species (Lucas-Borja *et al.*, 2011; Calama *et al.*, 2017) including stone pine (Adili *et al.*, 2013). In fact, previous studies have shown that natural regeneration of stone pine stands must be linked to a strong reduction in tree density (e.g. Calama *et al.*, 2017; Freire *et al.*, 2019). In this study, the influence of litter thickness, which is often

detrimental for regeneration (Facelli and Pickett, 1991), was not observed but we found a negative effect of both the shrub and the herb layers. The shrub layer was found to negatively affect pine emergence (Prévosto *et al.*, 2015) and probably survival due to an even more reduced light availability. Developed covers in herbaceous plants, especially grass species, are also particularly detrimental to seedling survival due to competition for both nutrients and water (Diwold *et al.*, 2010; García-Palacios *et al.*, 2012). In contrast, we found clear oak dynamics specifically for *Quercus calliprinos* which was present in all *Pinus pinea* stands and secondarily for *Quercus infectoria*. In Lebanon forests, *Quercus calliprinos* was identified as the most common tree species whereas *Quercus infectoria* was of a less frequent occurrence (Beydoun and Stephan, 2005). In Mediterranean woodlands, oaks were in fact commonly considered as late successional species that followed the pioneer pine stage (Barbero *et al.*, 1998). Pine stands are favourable habitats for oak dissemination as the pine canopy modifies shade, moisture and temperature conditions, as well as promoting oak development (Lookingbill and Zavala, 2000; Gomez, 2004; Pons and Pausas, 2006; Pons and Pausas, 2007). These stands also support a variety of understory shrub vegetation, playing a significant role in these forest ecosystems (like *Cistus* spp.) and some tree-like species (*Pistacia palaestina*.Boiss., *Ceratonia siliqua* L., *Arbutus andrachne* L.) which could contribute to the diversification of these stands in the future.

Lessons and main implications for management

This study is the first field study on *Pinus pinea* L. stands in Lebanon which, despite their extensive distribution and important role in the forest economic sector of the country, has received little attention up until now. Pine stands are distributed according to various site conditions, we proposed a first classification of these forests based on environmental factors and plant composition. Most of the stands are old and dense with naturally low pine recruitment emphasising the fact that the conservation of the species in the future is compromised. This finding supports the view that stone pine is an introduced species in Lebanon and cannot form 'climatic' forests (i.e. capable of regenerating) as it was stated by some authors (Chouchani *et al.*, 1975; Abi Saleh *et al.*, 1976; Abi Saleh, 1978). In the absence of any forest management intervention and with the ageing of stone pine forests, these stands will progressively disappear in the next few decades and will be replaced by oak species which naturally establish in the understory. Therefore, management action is needed in order to assure either the artificial or natural regeneration of stone pine in relation to the main objectives attributed to these

formations (e.g. nut production, wood supply) and future threats to these ecosystems (in particular fire risk and drought). To promote natural regeneration, we recommend reducing tree density (Calama *et al.*, 2012; Freire *et al.*, 2019) and introducing soil disturbances such as soil scarification or prescribed burning (Lucas-Borja *et al.*, 2012; Karlsson, 2000; Prévosto *et al.* 2012). These treatments can promote seed-soil contact and improve seedling establishment, while the greater availability of light provided by reduced canopy will promote longer-term seedling growth and survival .

Acknowledgements

This study was supported by the French-Lebanese program Hubert Curien Cèdre (French Ministry for Europe and Foreign Affairs). Thanks to the Ministry of Environment and The National Council for Scientific Research (CNRS) in Lebanon for providing us all needed maps.

References : (Liste à la fin du document)

Supplementary material

Table S1: Description of the variables and abbreviations used in the study

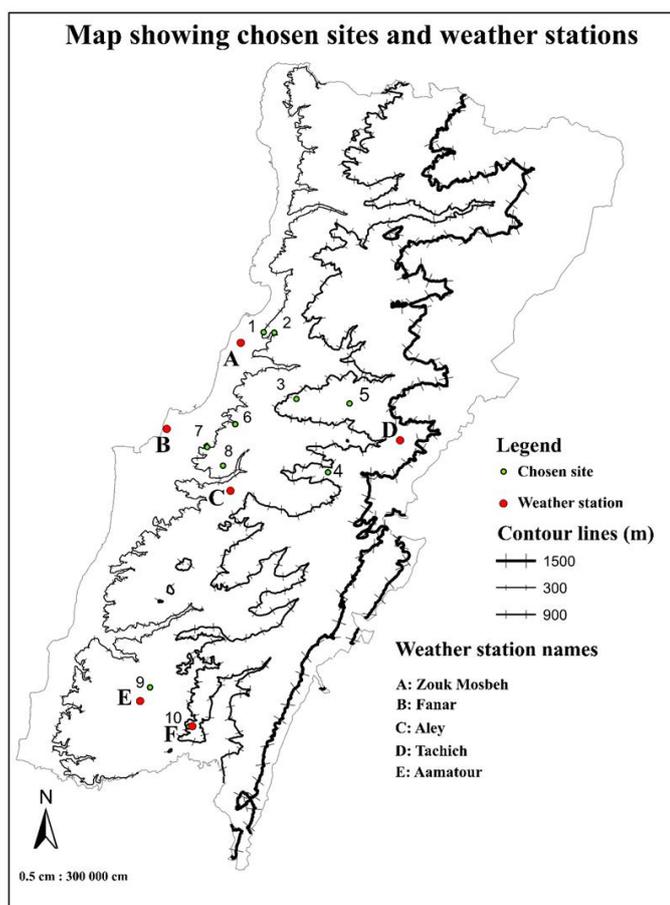
Variable description	Abbreviation used
Mean temperature of the site (°C)	Temp
Mean precipitation of the site (mm)	Rain
Plot exposure (degree)	Aspect
Soil pH	pH
Site altitude (m)	Altitude
Plot slope (degree)	Slope
Soil water holding capacity	Soil moisture
Carbon-Nitrogen ratio of soil	C/N
Geology of the bedrock	Marl, Limestone, Sandstone
General topography of plot	Downhill, Top
Anthropic factor in plot (terraces with human intervention, human intervention only)	Anthro.Terr.Hint, Anthro.Hint
Reaction with Chloric Acid of the upper soil layer	HCl.A.Yes

Table S2. Location of the weather stations and methods used to determine climatic data

Computations of mean annual temperature and mean annual precipitation were achieved by the Lebanese Agricultural Research Institute (LARI) using 6 different weather stations (see map). Computations were done with ArcGis, kriging was preferentially used for temperature and IDW (Inverse Distance Weighting) for precipitation.

Distances between sampled sites and weather stations are reported below.

- distance from site 1 to station A: 3.1 km
- distance from site 2 to station A: 3.7 km
- distance from site 3 to station A: 10.4 km
- distance from site 4 to station D: 10.1 km
- distance from site 5 to station D: 7.8 km
- distance from site 6 to station B: 9 km
- distance from site 7 to station B: 5.2 km
- distance from site 8 to station B: 8.3 km
- distance from site 9 to station E: 1.9 km
- distance from site 10 to station F: 0.6 km



3. Complément sur l'analyse de croissance des cernes

Nous avons effectué une analyse de la largeur des cernes sur les 10 sites de l'étude. L'échelle du site a été retenue ici car c'est celle qui présente le plus d'homogénéité au niveau des facteurs de l'environnement. Comme indiqué dans le chapitre 2, les carottes extraites à 1m30 sur des pins dominants dans chaque placette ont été poncées puis la largeur de chaque cerne a été mesurée sous Windendro. En raison de la difficulté de lecture et de nombreuses anomalies anatomiques (cf. Figure 27), une interdatation de tous les échantillons n'a pas été effectuée. Nous avons cependant éliminé les carottes qui présentaient le plus de difficultés de lecture soit 62 carottes sur 300.

Nous présentons (Figure 42) l'évolution de la largeur du cerne en fonction de son âge de production. L'âge est ici l'âge à 1m30. La durée pour qu'une plantule atteigne cette hauteur est en moyenne de 3-5 ans dans des conditions optimales (Climent *et al.*, 2011) mais elle peut être plus importante si les ressources disponibles sont limitées (Mutke *et al.*, 2012).

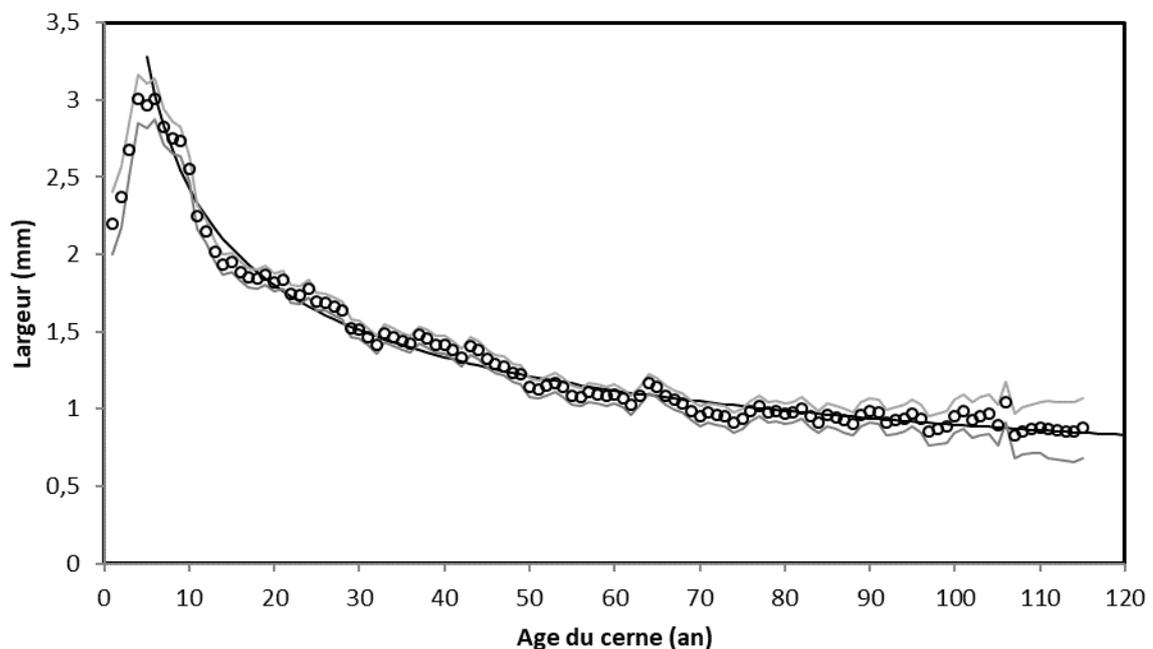


Figure 42 : Largeur du cerne en fonction de l'âge pour tous les cernes de croissance (seuls les âges avec plus de 20 mesures ont été sélectionnés). Les deux courbes en gris représentent l'intervalle de confiance à 95%. La courbe en noir montre le modèle de la largeur en fonction de l'âge du cerne pour des âges supérieurs à 5 ans.

La largeur des cernes atteint sa valeur maximale (3,1 mm) à l'âge de 5 ans puis diminue fortement puis plus progressivement jusqu'à 0,9 mm à l'âge de 120 ans.

Pour analyser la croissance en fonction des sites une première méthode est de comparer l'accroissement moyen sur les 10 dernières années (Figure 43). Des différences significatives apparaissent : notamment un accroissement qui le plus faible dans les sites 1, 2 et 6 et le plus élevé dans les sites 9 et 10.

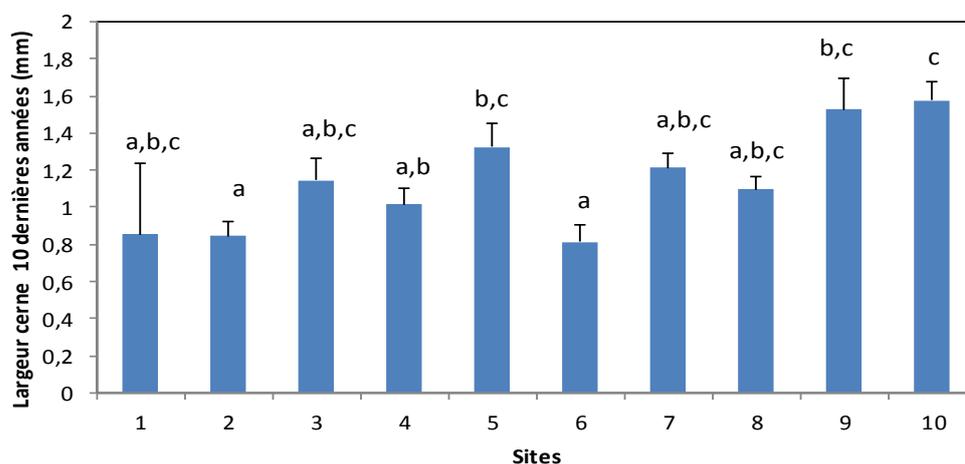


Figure 43 : Largeur moyenne du cerne sur les 10 dernières années en fonction des sites (Moyenne \pm se). Les lettres indiquent des différences significatives (test de Tukey).

Cependant cette analyse reflète aussi une différence moyenne d'âge au sein des peuplements (Figure 44). Ainsi, les sites 9 et 10 sont aussi les sites avec les peuplements les plus jeunes (environ 46 ans en moyenne) alors que les peuplements sont beaucoup plus âgés pour tous les autres sites (âge moyen entre 85 et 105 ans).

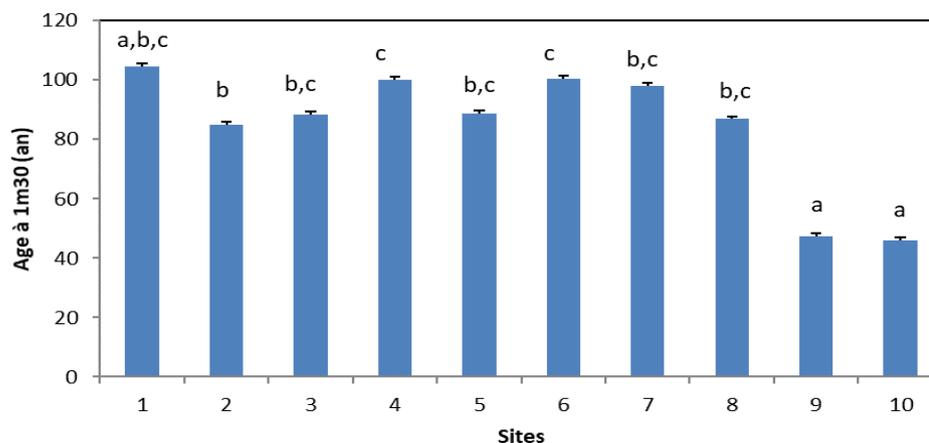


Figure 44 : Age moyen des arbres (à 1m30) en fonction des sites (Moyenne \pm se). Les lettres indiquent des différences significatives (test de Tukey).

Pour comparer l'accroissement entre les sites il faut donc au préalable corriger l'effet âge. Cela a été fait en ajustant un modèle décrivant la décroissance de la largeur du cerne en fonction de l'âge (cf. Fig. 42, une autre façon de procéder aurait été de calculer des accroissements en surface). Le modèle retenu est de type multiplicatif.

Largeur (mm) = exp (1,88293 - 0,432113*ln(Age du cerne)) F=4367, R2=97,6 (P<0.001). Cette fonction est appelée **L(âge)**.

Pour effectuer une correction on détermine un indice de croissance en divisant chaque largeur de cerne par la largeur L(âge) calculée uniquement en fonction de l'âge.

Indice de croissance = Largeur du cerne / L(âge)

On peut calculer alors des indices de croissance moyens par site (Fig. 45).

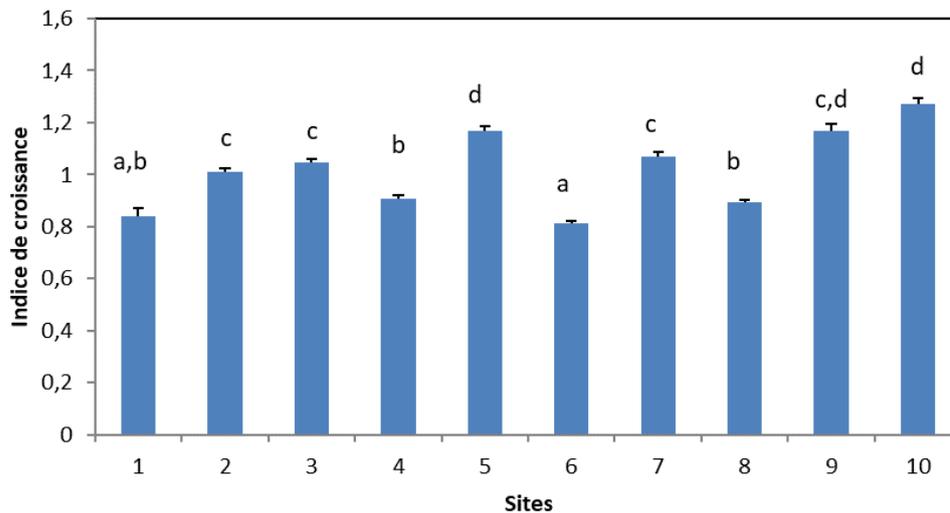


Figure 45 : Variation de l'indice de croissance selon les sites (Moyenne ± se). Les lettres indiquent des différences significatives (test de Tukey).

L'indice de croissance le plus élevé est observé dans les sites 9 et 10 situés dans l'étage eu-méditerranéen n'ayant pas de traces d'intervention humaine récente et se trouvent sur des roche-mères de calcaire et marne. Les sites 6 et 1 présentent l'indice de croissance le plus petit et se localisent dans l'étage thermo-méditerranéen.

Nous avons également exploré les corrélations possibles entre les indices de croissance de chaque site et les variables de peuplement (âge, surface terrière, densité, circonférence moyenne) et les variables de milieu (pente, altitude, température, pH du sol, C/N ...).

Seules deux variables sont corrélées significativement et négativement avec l'indice de croissance : l'âge et le ratio C/N du sol (Figure 46).

Plus le peuplement est âgé et plus la croissance est faible. Il semble donc, malgré le traitement supprimant l'effet âge, que les peuplements actuellement les plus jeunes sont ceux qui présentent la croissance la plus forte (et vice versa pour les peuplements les plus âgés). Une première explication pourrait être lié à un effet confondant : les peuplements les plus jeunes sont situés aussi sur les sites les plus fertiles et de fait on note une corrélation positive entre l'âge et le ratio C/N du sol. On ne peut pas non plus exclure des différences de sylviculture au cours du temps entre les peuplements.

L'indice de croissance est également négativement corrélé au ratio C/N. Ce dernier est un indice de fertilité du sol et traduit notamment une meilleure décomposition de la matière organique. Il semble, moyennant les limites méthodologiques de notre démarche (notamment l'absence d'interdatation, l'hétérogénéité en âge entre les peuplements), que la fertilité minérale du sol pilote en partie la croissance en diamètre des pins.

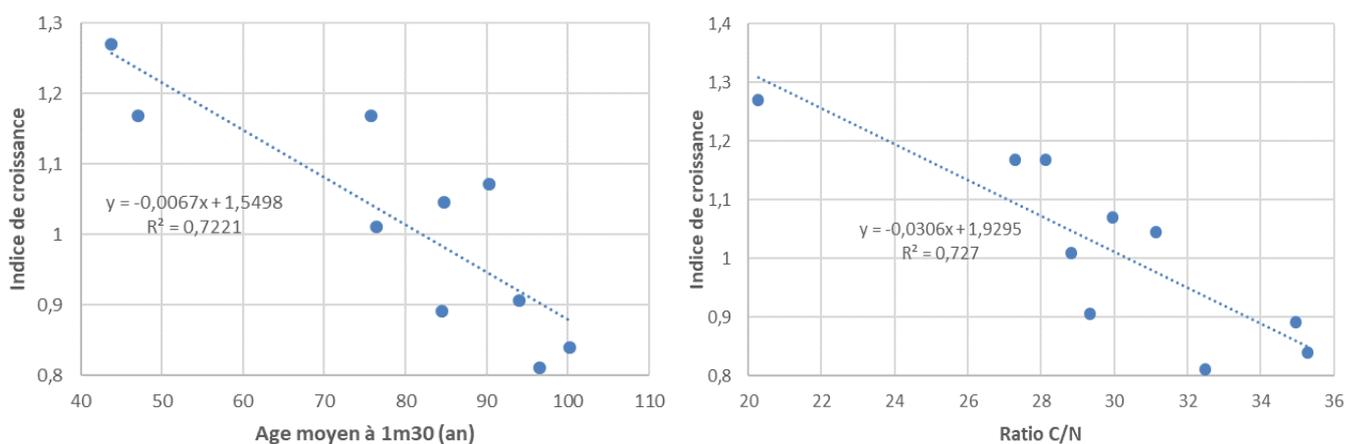


Figure 46 : Variation de l'indice de croissance en fonction de l'âge moyen du peuplement (gauche) et du ratio C/N du sol (droite). Chaque point représente la valeur moyenne d'un site, les régressions linéaires sont indiquées.

Il s'agit d'une première approche sur l'analyse des cernes qui montre une influence des propriétés du sol (ici via le ratio C/N) sur la croissance. Une telle influence a été aussi montrée par d'autres études. Par exemple, Sheppard *et al.* (2001) montrent une influence de la concentration en N-NO₃ du sol sur la croissance radiale sur *Pinus uncinata*. Une relation entre croissance et fertilité du sol a aussi été démontrée pour le pin d'Alep (Ortiz

et al., 2012). Une étude plus complète impliquerait l'analyse des relations cernes-climat afin de déterminer sur cette essence quelles sont les principaux paramètres climatiques saisonniers (pluie, température) qui pourraient influencer la croissance radiale.

4. Conclusion

Cette étude a établi une première classification des principales forêts de *Pinus pinea* au Mont Liban en fonction des facteurs du site et de la composition de la végétation et elle a permis d'analyser la dynamique de la végétation au sein de ces forêts. Il faut souligner que l'étude de la dynamique des peuplements de pin pignon ainsi que de la régénération n'ont jamais été étudiées au Liban

La majorité des peuplements de pin pignon au Mont Liban semble âgée (90 à 100 ans) et d'une surface terrière relativement élevée ce qui s'explique sans doute par l'absence de gestion (éclaircie afin de réduire la densité) au moins au cours des dernières décennies. Nous ignorons en effet largement comment s'est effectuée la mise en place des peuplements (certainement par plantation) et quelles ont été les opérations de gestion dans le jeune âge (réduction de la densité, dégagements, élagage...). Notre étude a mis en évidence une quasi-absence de régénération de pin dans le sous-bois qui est dominé par les chênes et quelques autres espèces ligneuses (*Cistus salviifolius*, *Callicotome villosa*, etc.). Ces forêts ont une forte surface terrière ce qui réduit la pénétration de la lumière dans les strates inférieures limitant ainsi l'installation et le développement de jeunes plantules. Ainsi dans sa thèse sur le pin pignon dans le nord de la Tunisie, Adili (2012) présente une relation entre la lumière transmise et la surface terrière du peuplement, ($T = 49.22 - 10.43 * \text{Log}(G)$, $R^2 = 0,63$) ce qui dans nos conditions (40 à 60 m²/ha en moyenne) conduit à des transmittances faibles comprises entre 6 et 11 %. Parallèlement la biomasse en litière augmente fortement et celle-ci limite l'installation de jeunes plantules comme l'ont montré les travaux d'Adili (2012) et comme nous le démontrons aussi dans la suite du travail. Les couverts herbacé et arbustif ont aussi un effet négatif sur le renouvellement des peuplements puisqu'ils empêchent la lumière d'atteindre les jeunes nouvelles plantules même si les développements de ces couverts sont limités dans les peuplements denses de pin. Cependant, une dynamique de chênes, principalement *Quercus calliprinos* et *Quercus infectoria*, s'observe dans ces forêts ce qui est typique pour la région Méditerranéenne. Ce constat amène à remettre en question les trajectoires

dynamiques, telles qu'elles ont été proposées par Abi-Saleh (1975), qui aboutissent à l'installation durable de pinèdes à pin pignon (cf. section 2.4 dans sa thèse).

En même temps ce processus impose des décisions urgentes en matière de gestion forestière afin d'assurer la pérennité des peuplements par la régénération naturelle. Dans l'objectif de définir des méthodes sylvicoles facilitant la régénération, nous avons réalisé des expériences *in situ* afin de déterminer l'influence des perturbations du sol sur l'émergence et la survie précoce des plantules de pin. En plus, nous avons effectué des expériences de laboratoire qui visent à mieux comprendre les effets allélochimiques de *Pinus pinea* sur la régénération selon différents traitements du sol.

Chapitre 4 : Etude des facteurs de la régénération naturelle : effet de la litière, de la prédation et des composés allélopathiques

1. Article 2 : La scarification des sols favorise la régénération naturelle de *Pinus pinea* dans les forêts du Liban : preuves par les expériences sur le terrain et en laboratoire

Cet article a été publié dans la revue *Forest Ecology and Management* (2020), 459: 117840. <https://doi.org/10.1016/j.foreco.2019.117840>

Title: Soil scarification favors natural regeneration of *Pinus pinea* in Lebanon forests: evidences from field and laboratory experiments

Authors: Joseph Nakhoul¹, Mathieu Santonja², Catherine Fernandez², Stéphane Greff², Anne Bousquet-Mélou², Sylvie Dupouyet², Nabil Nemer³, Salim Kattar⁴, Jihad Abboud⁴, Bernard Prévosto¹

Abstract

Pinus pinea is an important species for ecological and economic reasons in the Mediterranean area and especially in Lebanon. However, conditions of its natural regeneration have received little attention. Our study aimed to test the influence of soil disturbances, predation and autotoxicity on pine regeneration. A seed sowing field experiment was conducted in a mature stand in which two types of soil disturbances were tested (soil scarification and litter burning) in presence or absence of predation. In addition, a laboratory experiment evaluating the influence of litter (present, absent or burned) and green needle leachates (i.e. in order to mimic potential autotoxicity) on seed germination and seedling growth was conducted. Results showed a strong effect of soil disturbance, in particular soil scarification

which promoted seedling emergence and early survival, whereas the role of predation was low. Forty to sixty days after seed installation, seedling density peaked at 14.9 ± 0.4 seedling.m⁻² in the scarification treatment, 13.1 ± 0.4 in the burning treatment and 8.4 ± 0.4 in the control treatment. However, an unexpected high mortality rate was recorded at the end of the field experiment in all treatments, as after seven months seedling density dropped to 0.2 ± 0.02 . In the laboratory experiment, we emphasized an autotoxic effect of green needle aqueous extract on seed germination and seedling growth in the presence of litter. This allelopathic effect could be potentially linked to the presence of quinic acid which was measured as the major metabolite detected in needle aqueous extracts. In conclusion, we recommend soil preparation treatments to favor seedling emergence in combination with thinning to achieve seedling development on the long term.

Key words: *Soil disturbances, allelopathic effect, seedling emergence, seedling survival, germination, litter burning.*

1. Introduction

Natural regeneration of a plant species is the renewal of a stand by its own seeds in a natural way without intervention of any artificial agent (Ford-Robertson, 1971). This process includes seed production and dispersal, seed germination, establishment and seedling growth (Madsen and Larsen, 1997). Germination, which plays a major role in the success of natural regeneration since it controls seedling emergence (Baskin and Baskin, 2001), is a physiological process that allows the transition of latent life of a seed to seedling development and represents a very vulnerable and sensitive phase (Harper, 1977). In the broadest sense, germination often refers to two main stages. The first stage includes the physiological events occurring in imbibed seeds which led to the emergence of a radicle (germination *sensu stricto*) while the second stage refers to the emergence of the aerial part (emergence). It is in fact an irreversible process (Bewley and Black, 1994) and therefore any spatiotemporal disturbance will lead to death with cascading negative impact on population recruitment (Harper, 1977; Silvertown and Charlesworth, 2001). Also, it is considered as crucial as high mortality rates that happen during it are linked to competition by the ground vegetation and/or predation (Harper, 1977; Nambiar and Sands, 1993; Castro *et al.*, 2002). A major ecological filter to overcome is a successful seedling establishment which is very connected to events happening in early life stages of plants (Suding and Goldberg, 1999; Burt-Smith and Tilman, 2003) and dependent to both climatic and soil characteristics (Rojo and Montero, 1996; Manso *et al.*, 2009). In addition, seed germination and seedling establishment are under control

of various environmental factors, including essentially air temperature, soil humidity and light access (Mayer and Poljakoff-Mayber, 1989). Thus, the success of regeneration including all these phases depends on various biotic and abiotic factors.

Several studies investigating the influence of plant-plant interactions on natural regeneration of pines have led to contrasted results. Both forest herbaceous and shrub layers as well tree canopy can affect pine regeneration. For instance, an increase in shrub cover was found detrimental to the natural regeneration of *Pinus radiata* (O'Brien *et al.*, 2007). By contrast, a study conducted on *Pinus sylvestris* showed an increasing negative effect of competition between pine seedlings with increasing light intensities (Pardos *et al.*, 2007). Tíscar and Linares (2011) also reported that an intermediate canopy cover of *Pinus nigra* (40-60%) could assist pine seedling establishment. Interestingly, Prévosto *et al.* (2015) reported a negative effect of shrub on *Pinus halepensis* seedling emergence but, in the opposite, a positive effect on seedling survival and growth. Litter on the forest floor can also play an important role in tree regeneration (Everham *et al.*, 1996; Sayer, 2006; Baker and Murray, 2010). However, the role of litter is complex as it can act as a mechanical and physiological barrier to seedling establishment (e.g. litter thickness; Baker and Murray, 2010) but, in the opposite, sometimes can play a positive role (e.g. limiting soil evaporation; Sayer, 2006). Management actions tend to remove this barrier with operations such as prescribed burning or scarification. Prescribed burning modifies soil properties although physical and biological properties are more affected than chemical properties (see Alcañiz *et al.*, 2018 for a review). Litter is turned into ashes which is usually detrimental to germination and early survival of pine seedlings (e.g. Reyes and Casal, 2004; Sagra *et al.*, 2018). In contrast, soil scarification is often found beneficial to seedling establishment after seed fall due to a better contact seed-soil, improvement of nutrition conditions, and limitation of the competition by the ground vegetation (e.g. Harrington and Edwards, 1999; Karlsson and Orlander, 2000; Nadelhoffer *et al.*, 2000; Prévosto *et al.* 2012).

Plant-plant interactions such as competition for resources, facilitation, and allelopathy are one of the biotic factors which could influence regeneration (Callaway and Walker, 1997). A strong attention has been paid during the last decades to allelopathy, demonstrating the key implication of plant-plant chemical interaction as a driver of plant community structure and ecosystem functioning (Wardle *et al.*, 1998; Inderjit *et al.*, 2011; Meiners *et al.*, 2014). Seed germination and seedling performance are the main life stages usually affected by allelochemicals (i.e. phenolics or terpenoids), and frequent negative allelopathic effects are inhibition of seed germination (Herranz *et al.*, 2006; Fernandez *et al.*, 2013), delay of seed germination (Fernandez *et al.*, 2013; Hashoum *et al.*, 2017) and inhibition of seedling growth (Santonja *et al.*, 2018; Gavinet *et al.*, 2019). Several plant

physiological processes such as photosynthesis, nutrient uptake, cell division or elongation can be influenced by the allelochemicals released (Chou, 1999; Inderjit and Duke, 2003). In addition to direct effects on target plant species, allelochemicals released can also inhibit seed germination and seedling establishment by affecting root symbionts and site quality through interference with decomposition, mineralization and humification processes (Kuiters, 1990; Kainulainen *et al.*, 2003). These allelopathic effects have been considered among causes of regeneration failure in conifers forest (Bong-Seop, 1992; Mallik, 2003; Fernandez *et al.*, 2008; Monnier *et al.*, 2011). Fernandez *et al.* (2008) showed that *P. halepensis* needle and root aqueous extracts strongly inhibited seed germination and seedling growth of *P. halepensis*. Bong-Seop (1992) also demonstrated a negative effect of needle and root aqueous extract of *Pinus densiflora* on its seed germination.

Pinus pinea (stone pine) is a very important and typical species in the Mediterranean area because of its ecological and economical value, and one of the most valuable trees in the reforestation programs in particular in Lebanon (MoE, 2014; Haroutunian *et al.*, 2017). Natural regeneration of the ageing *P. pinea* forests is thus a crucial step not only for economic purposes but also to adapt the future forests to climate change by selecting the most adapted seedlings to environmental conditions (Lucas-Borja, 2014). However, natural regeneration of *P. pinea* has hardly been achieved although some studies have been conducted in Greece (Ganatsas *et al.*, 2008), Spain (Calama and Montero, 2007; Barbeito *et al.*, 2008) and Tunisia (Adili *et al.*, 2013). Factors controlling natural regeneration of this species were less studied than for other pine species and allelopathic effects were never investigated. Although challenging, natural regeneration can be successfully enhanced by soil treatments which can remove the natural barrier formed by the litter layer and favor the contact between seeds and soil (Jäärats *et al.*, 2012). This positive effect was observed particularly in temperate forests (Mattson and Bergsten, 2003; Landhäusser, 2009) but also in Mediterranean ones (Prévosto *et al.*, 2012) and was even recommended for *P. pinea* (Adili *et al.*, 2013).

In this context, the objective of the present study was to analyze the influence of soil disturbance on two main processes of *P. pinea* regeneration: seedling germination (*sensu stricto*) and emergence and, seedling growth and survival. In a first *in situ* experiment, we tested if soil disturbances can affect emergence and early survival of *P. pinea* seedling in Lebanon forests. Because predation is often of crucial importance in field conditions for the initial establishment phase, its influence was also tested. We hypothesized that the soil treatment, by removing the physical and chemical barrier of the litter, could favor these two processes. In a second laboratory experiment, we tested the influence of the interaction between soil treatment and natural needle leachate on *P. pinea* seed germination and seedling growth. We hypothesized

that *P. pinea* allelochemicals could exert an autotoxic effect on the early establishment phase and that this effect could be modulated by soil conditions.

2. Material and Methods

2.1. Experiment 1: Response of Pinus pinea seed germination and early seedling survival to soil treatments and predation in Lebanon forest

2.1.1. Study site

The study area was located in an 88-year-old *P. pinea* stand in Lebanon (33°57'2''N - 35°38'9''E) most probably a forest plantation like most of the pine stands in the area although the status of the pine (native or planted) is debated. The site is at an altitude of 237 m a.s.l. on a flat terrain with sandy soil that is typical for stone pine stands in Lebanon. The stand did not experience any disturbance such as forest fire during the last 50 years. The tree layer was composed by *P. pinea* strictly and a weakly developed understory layer of *Quercus calliprinos* with a poor herbaceous layer dominated by *Cichorium intybus*.

The climate was Thermo-Mediterranean characterized by a hot and dry summer. The mean annual rainfall was 964 mm and the mean annual temperature was 18.6 °C (mean values over the period 2008-2018, meteorological station of Zouk Mosbeh (33°57'02.0"N; 35°38'08.6"E). It is important to note that during the 200 days of the first experimental year, rainfall (280 mm) was below the amount registered in the second year (800 mm). A representative pure pine stand was chosen on a flat area with a closed cover. Its main dendrometric characteristics were a basal area of 48 m² ha⁻¹, a density of 625 individuals ha⁻¹ and an average DBH per tree of 31.0 cm ± 0.9 cm and mean height of 10.2 ± 0.2 m.

2.1.2. Field experiment and measurements of the early survival

Eighteen 1 × 1m plots were installed in the selected stand and randomly distributed according to 3 soil treatments (control, litter burning, and soil scarification). Plots were separated by a buffer zone (1 to 2 m depending on site facilities). No treatment was applied for the control, *i.e.* the soil remained covered by a pine litter of approximately 3 cm thick. Litter burning was done in autumn 24 h before seed installation and after cutting shrubs, removing herbaceous layer while leaving litter in place. Fire was started using an ethanol solution to produce a homogeneous burning; it was performed carefully and was fully controlled. Soil scarification consisted in manually loosening forest floor and topsoil at an approximate depth of 20 cm with a multi-toothed soil tillage tool after removing the litter.

Although no study was conducted in this area on the importance of *P. pinea* post-dispersal seed predation, by rodents and birds, it can be important due to the size and nutritional value of the seeds (Manso *et al.*, 2014). To consider this effect, a protection treatment was provided by wire mesh cages (30 cm × 30 cm, 1 cm mesh size). Each plot was then divided in four 0.5 m × 0.5 m subplots (2 with protection, 2 without protection) resulting in a total of 72 subplots.

Pinus pinea seeds were purchased from a local nursery (Native Nurseries LLC – Ain Zhalta) and had a high germination rate (98%) with a mean seed weight of 0.9 g (information provided by the nursery). In each subplot, 25 seeds were gently driven into the floor in a systematic way (5 rows for 5 seeds each one spaced by 5 cm).

The experiment was repeated during two consecutive years. First year, we started in 15 December 2017 until 3rd of July 2018 and the second-year experiment began 11 November 2018 and finished in 8 June 2019. For the second year, the experiment was repeated using new undisturbed plots in the same stand in order to avoid any effect from the previous experiment.

Measurements were taken once per week (29 weeks in total). During the first year, only the total number of living seedlings in each subplot was recorded whereas during the second year the individual fate of each seed/seedling was recorded (emerged, alive or not). A seedling was considered emerged when the cotyledons were visible. Causes of death were difficult to assess: a large part of seedlings died obviously because of drought (brown and dried seedling) whereas, for some seedlings, the aerial part was removed without knowing exactly the cause of this phenomenon. Missing seedlings were also considered dead.

2.2. Experiment 2: Response of *Pinus pinea* seed germination and seedling growth to soil treatments and needle leachate

This experiment was conducted in laboratory in order to improve our mechanistic understanding on the effects of (i) soil management practices, (ii) *P. pinea* needle leachates, (iii) and their interactions on *P. pinea* seed germination and seedling growth.

2.2.1. Material collection

Seeds of *P. pinea* were provided by the National Forests Office (France), and then stored in a cold chamber at 4°C until the start of the experiment.

Soil and litter samples used as bioassay substrate were collected from a mature *P. pinea* forest located at Montclam (Southeast France). Needle litter of the current year was collected on the ground under the pine canopy, manually sorted and oven-dried at 40°C for 5 days. A part of the litter was kept while the other part was used for used for the

burning experiment. After drying, 3 cm thick of litter was put in containers (29 cm × 23 cm) and burned using an inflamed cord previously soaked with ethanol and removed immediately after ignition. The ashes were collected while the rest of the litter was kept at room temperature until the start of the experiment. After needle litter removal, soil was collected until a 20 cm depth, air-dried, sieved to a mesh size of 2 mm, and then stored at room temperature until the start of the experiment.

Green needles of *P. pinea* used to mimic natural leachates were collected from a *P. pinea* forest located at Coudoux (Southeast France). Green needles from several individuals were collected and then stored at -20°C until the beginning of the experiment in order to prevent compound degradation.

2.2.2. Laboratory bioassay

We mimicked both the natural field soil conditions (control treatment with soil + needle litter) and the two soil management practices used in the field experiment (litter burning: soil + litter ash; soil scarification: soil without litter). We mimicked the effects of natural leachates using green needle aqueous extracts because water-soluble compounds have been shown to be most involved in allelopathy (Reigosa *et al.* 1999; Fernandez *et al.* 2016), and more specifically in autotoxicity process limiting plant species regeneration (Robles *et al.* 1999; Alias *et al.* 2006; Fernandez *et al.* 2008). These aqueous extracts were prepared by soaking 222 g (fresh weight) in 1000 mL of deionized water (10% dry weight, as plant material is 55% water) for 24 h at room temperature ($20 \pm 1^\circ\text{C}$) in darkness (Fernandez *et al.* 2013; Hashoum *et al.* 2017). After 24 h, extracts were filtered through #42 Whatman® paper filter, a diluted extract at 2.5% was prepared, and both extracts were stored at 4°C until use. Allelopathic bioassays are frequently used with these two concentrations (e.g. Fernandez *et al.* 2013; Gavinet *et al.* 2019) and, by consequence, we used both concentrations in order to compare our results to those of previous studies. While the bioassays performed with a 10% needle aqueous extract correspond to a high allelochemical concentrations, the bioassays performed with 2.5% aqueous extract could more realistically mimic the natural conditions (Fernandez *et al.* 2013).

Plastic microcosms (15 cm length × 8 cm width × 8 cm height) were first filled with 500.0 g DM of soil corresponding to a thickness of 4.5 cm allowing root development. For the substrate type mimicking natural field conditions (i.e. control treatment), 3.5 g DM of needle litter corresponding to a 3 cm litter layer was added. For the substrate type

mimicking the litter burning treatment, 0.54 g of litter ash was added at the soil surface, corresponding to the ash obtained after burning 3.5 g of needle litter.

Each microcosm was sown with 10 *P. pinea* seeds that were previously soaked in water for 24 h at 3°C to start the imbibition process (Fernandez *et al.* 2008). All the microcosms were first watered with 250 mL of deionized water, and then watered with 100 mL of deionized water (control) or green needle aqueous extracts (2.5% and 10%). Ten replicates were performed for each treatment (3 substrate types × 3 green needle aqueous extract concentrations) for a total of 90 microcosms. The bioassays were conducted under controlled conditions in climatic-controlled room (Panasonic, France) under optimal conditions favoring *P. pinea* seed germination and seedling growth (Agrimi and Ciancio; 1993). First, we considered a 12 h: 12 h light: dark photoperiod, a 50% air humidity, a 20°C: 16°C light: dark temperature, and sealed microcosms over the first week to favor seed germination. Second, we considered a 12 h: 12 h light: dark photoperiod, a 80% air humidity, a 22°C: 18°C light: dark temperature and open microcosm to favor seedling growth.

Seed germination was monitored every day and used to compute total germination rate and germination speed. Germination rate was calculated as [(number of germinated seeds) / (number of sown seeds)] × 100 (Hashoum *et al.*, 2017; Santonja *et al.*, 2019). Germination speed was calculated using the Kotowski velocity coefficient (Mazliak, 1982; Santonja *et al.*, 2018) as: $C_v = 100 (\sum N_i / \sum N_i T_i)$, where N_i is the number of seeds germinated at time i , and T_i is the number of days since the start of the experiment. The higher the velocity coefficient, the faster the germination. A seed was considered as germinated when the protruding radicle achieved the length of 1 mm beyond the seed coat (Fernandez *et al.*, 2013; Gavinet *et al.*, 2019). Regarding seedling growth, lengths and biomasses of root and shoot were measured for each individual at the same age, i.e. 11 days after germination. Length was measured at a 1 mm accuracy and dry biomass was obtained after oven-dried plant material at 40°C for 3 days. In addition, we calculated the root: shoot ratio for both seedling length and biomass. An increase of this ratio corresponds to an increasing resource allocation to the root growth rather to the shoot growth while, in the opposite, a decrease of this ratio corresponds to an increasing resource allocation to the shoot growth.

2.2.3. Chemical analysis of green needle aqueous extracts

Green needles aqueous extract at 10% DM used in bioassays was analyzed by liquid chromatography (UHPLC Dionex Ultimate 3000, Thermo Scientific®) coupled to a Photo Diode Array detector and a High-Resolution Mass Spectrometer equipped with an ESI source (QqToF Impact II, Bruker Daltonics®). A volume of 5 μL of the filtered extract (RC syringe filter 0.2 μm , Restek®) was injected on UHPLC. Separation occurs on an Acclaim RSLC C18 column (2.1 mm \times 150 mm, 2.2 μm , Thermo Scientific®) with an elution rate of 0.5 mL min^{-1} at a constant temperature of 40°C. Chromatographic solvents were composed of A: H₂O, and B: acetonitrile with both 0.1% formic acid. The chromatographic program consisted of 5% B during 2 min followed by a linear gradient up to 50% B during 7 min and then 2 min in isocratic mode. The analysis was followed by an elution of 100% B during 2 min until a return to initial conditions for column re-equilibration during 3 min for a total runtime of 16 min. UV spectra were acquired at 254 nm and 340 nm and mass spectra were acquired in negative and positive modes from 50 to 1200 amu at 2 Hz with MS parameters as follows: capillary 2500 V, nebulizer 3.5 bar N₂, dry gas 12 L min^{-1} , dry temperature: 200°C. DDA-MS² spectrum at 40 eV was also acquired in order to give complementary information on the major detected metabolites. Spectrometer was calibrated with formate/acetate solution forming clusters on studied mass range to ensure mass accuracy. Raw formula (DataAnalysis version 4.3, Bruker Daltonics®) and MS² mass spectra were compared to online database (Guijas *et al.* 2018).

2.3. Statistical analyses

Statistical analyses were performed with the R software (version 3.3.1). Significance was evaluated in all cases at $P < 0.05$. When necessary, normality and homoscedasticity of the data were checked using Shapiro-Wilk and Levene tests, respectively.

For the field experiment (first and second year), the effects of time, soil treatment, protection and their interactions on the number of living seedlings were analyzed with a generalized linear mixed-effects model using a Poisson distribution to take into account that the fact that data were not-independent count data (function *glmer*, package “lme4”). Subplots and plots were considered as random factors. In addition, for the second year, the effects of time, soil treatment, protection and their interactions on seedling survival and emergence were tested using Cox proportional-hazard regression models. These

models estimate seedling survival or emergence time according to the different factors and taking into account censored data (Cox 1972, package “Survival”). Comparisons of survival curves were achieved using multiple log-rank tests between pairs of treatments.

For the laboratory experiment, two-way ANOVAs, followed by Tukey HSD tests for post-hoc pairwise comparisons, were used to test the effects of substrate type (control, litter burning or soil scarification), green needle aqueous extract concentration (0, 2.5 or 10%), and their interactions on *P. pinea* seed germination (germination rate and velocity) and seedling growth (root and shoot length and biomass).

3. Results

3.1. Field experiment

3.1.1 Number of living seedlings according to the treatments (year 1 and year 2)

Results of the generalized linear mixed models showed that both time, soil treatment and protection affected the number of living seedlings (Table 1). The significant time × soil treatment and time × protection interactions highlighted that the effects of soil treatment and protection varied across the course of the experiment. In addition, the absence of significant soil treatment × protection interaction suggested that both factors independently affect the seedling number.

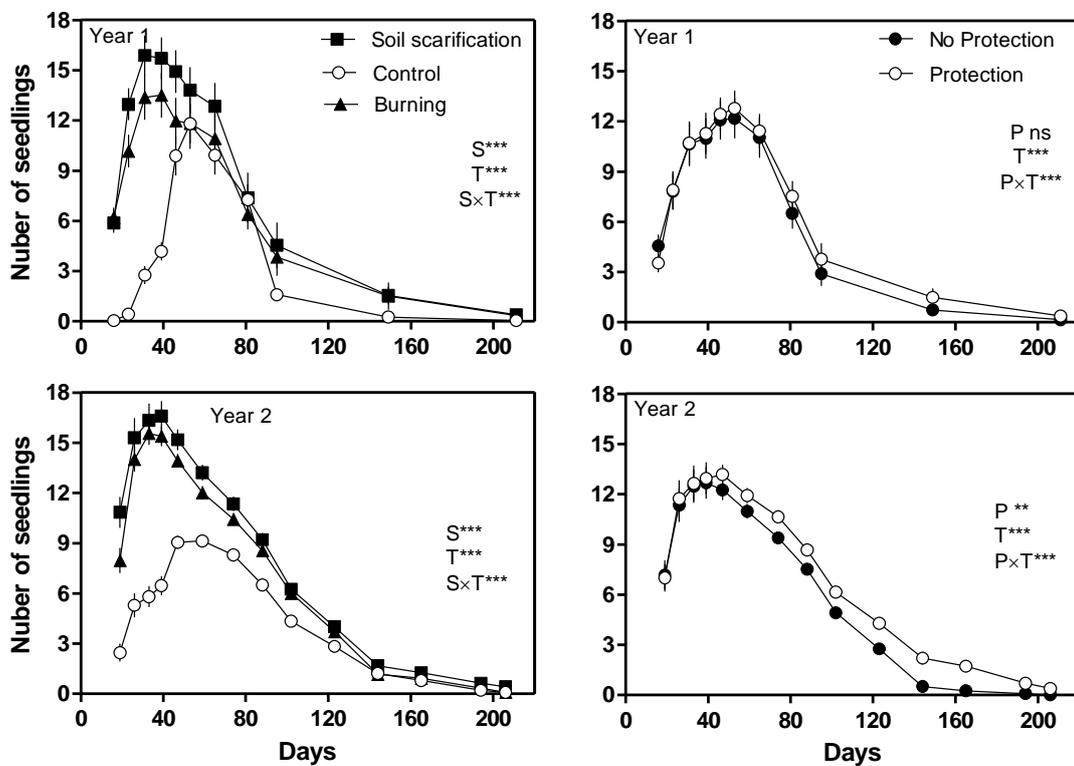
The number of seedlings increased simultaneously for soil scarification and litter burning treatments for both years to reach a peak after 40 days and then continuously decreased until the end of the experiment (Fig. 1a and c). The values were slightly higher for soil scarification than for litter burning but became similar after 160 days. In contrast, the peak of seedlings in the control treatment (i.e. in presence of an undisturbed litter layer) was less pronounced and delayed (50-60 days) compared to the two other soil treatments.

We also recorded a slightly higher number of seedlings in the treatment with protection than without it starting day 40 till the end of experiment (Fig. 1b and d). It was noticeable that at the end of the experiment mortality was extremely high: only 18 seedlings (all plots together) were alive at the end of the experiment of the first year and 14 for the second year.

Table 1. Results of the generalized linear mixed models of the number of seedlings according to time, protection and soil treatment. df = degrees of freedom. *F*-values and associated *P*-values (* for $P < 0.05$, ** for $P < 0.01$ and *** for $P < 0.001$) are indicated.

	Year 1			Year 2	
	df	<i>F</i>	<i>P</i>	<i>F</i>	<i>P</i>
Time	1	895.4	***	2303.6	***
Protection	1	0.7		10.5	***
Soil treatment	2	12.0	**	39.8	***
Protection × Time	1	6.4	**	42.2	***
Soil treatment × Time	1	60.8	***	46.4	***
Soil treatment × Protection	2	0.8		0.1	

Fig. 1. Change of living seedling number with time (mean ± SE) according to soil treatment (a, c) and to protection (b, d) during the year 1 (a, b) and year 2 (c, d). S, T and P indicate results of generalized linear mixed models testing for the effects of soil treatment, time and protection on seed number, respectively. *P*-values are indicated with the respective symbols * for $P < 0.05$, ** for $P < 0.01$, *** for $P < 0.001$ and ns for non-significant effect. Days are the number of days since installation of the seeds.



3.1.2 Seedling emergence and survival (year 2)

Soil treatment strongly influenced both seedling emergence and survival whereas protection treatment only influenced seedling survival (Table 2).

The probability of non-emergence was clearly higher in the control treatment than in the soil scarification and litter burning treatments throughout the course of the experiment (Fig. 2).

Survival probability decreased regularly with time and was higher with than without protection against predator (Fig. 3a). The probability of survival was the highest in the soil scarification and litter burning treatments and the lowest in the control treatment (Fig. 3b). At the end of the experiment, the survival was close to 0.

Table 2. Cox proportional-hazard regression models: influence of protection and soil treatments on seedling emergence and survival. df = degrees of freedom. *F*-values and associated *P*-values (* for $P < 0.05$, ** for $P < 0.01$ and *** for $P < 0.001$) are indicated.

	Emergence			Survival	
	df	χ^2	<i>P</i>	χ^2	<i>P</i>
Protection	1	1.47		23.14	***
Soil treatment	2	205.58	***	102.28	***
Soil × Protection	2	1.78		0.32	

Fig. 2. Change of the probability of non-emergence with time according to soil treatment. Pairwise comparison between treatments are indicated.

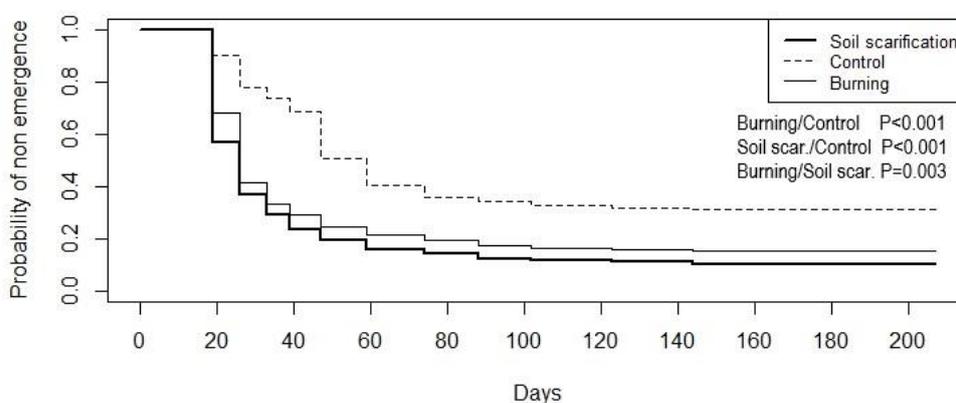
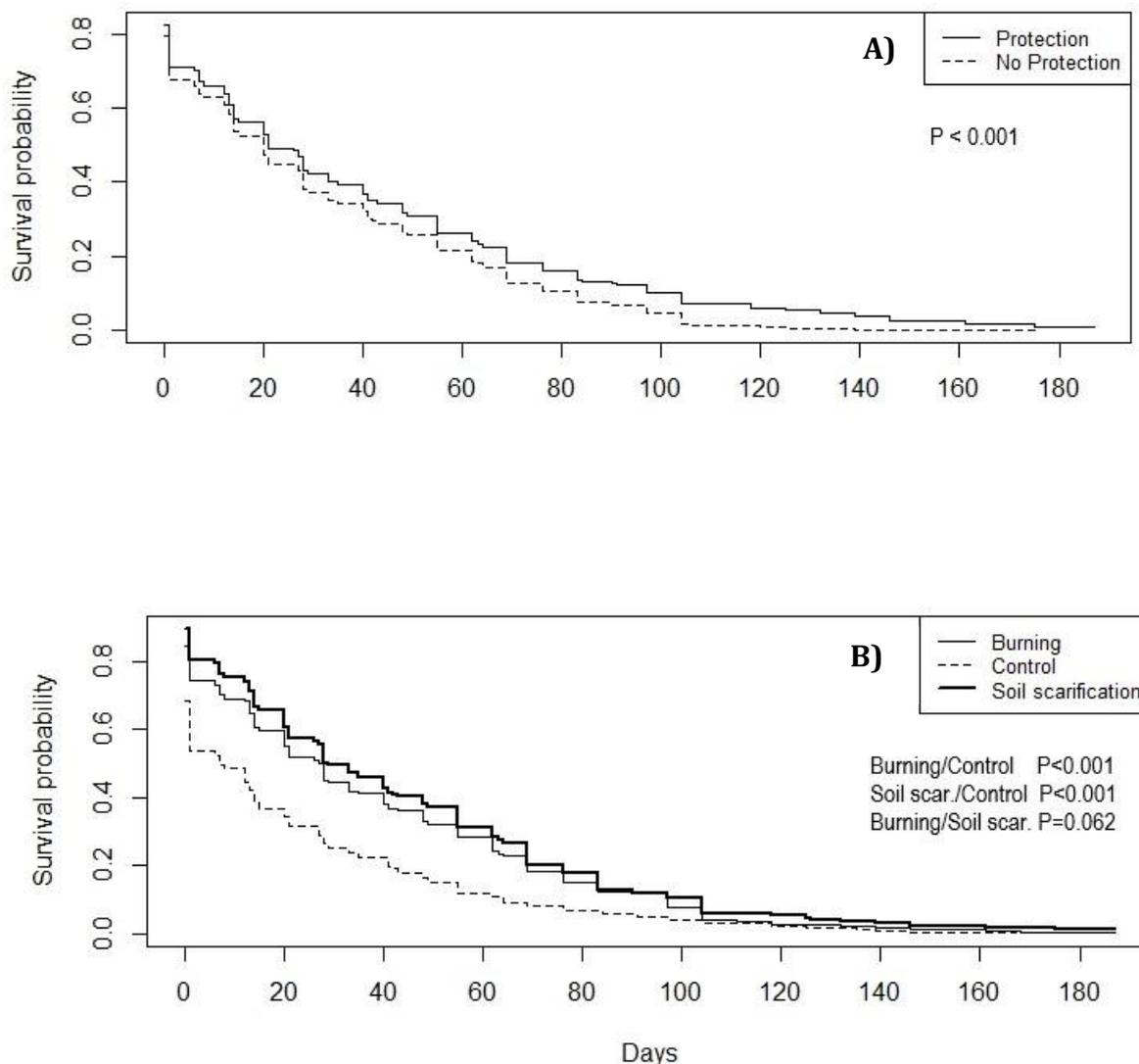


Fig. 3. Change of the probability of survival with time according to protection (a) and soil treatment (b). Pairwise comparison between soil treatments are indicated.



3.2. Laboratory experiment

3.2.1. Seed germination and seedling growth

Seed germination rate was on average 94% across all treatments and was not affected by substrate type or green needle aqueous extract (Table 3). Germination velocity was 5% higher with soil scarification compared to the control treatment (i.e. soil + litter) while a 10% needle aqueous extract reduced germination velocity by 4% (Table 3; Fig. 4a and b).

Shoot length was 9% lower with both litter burning and soil scarification compared to the control treatment (Table 3; Fig. 4c and d). By contrast, root length was 8% higher with litter burning and soil scarification compared to the control treatment

and decreased with increasing needle aqueous extract concentration (Table 3; Fig. 4e and f). Seedling total length was not affected by substrate type while a 10% needle aqueous extract reduced their growth by 15% (Table 3). The root: shoot length ratio was 18% higher with litter burning and soil scarification treatments compared to the control treatment (Table 3). A 10% needle aqueous extract reduced this ratio (Table 3), and this reduction was more marked with the litter burning and soil scarification treatments compared to the control treatment (substrate type × needle aqueous extract interaction, Table 3).

Substrate type and needle aqueous extract also interacted in their effects on both seedling shoot, root and total biomasses (Table 3). A 10% needle aqueous extract reduced by 16% root biomass in the control treatment while, in the opposite, a 2.5% needle aqueous extract increased by 12% root biomass with the soil scarification treatment (Fig. 5a). In a same way, shoot biomass was reduced by 12% at high extract concentration with the control treatment while, in the opposite, shoot biomass was 18% higher at both low and high extract concentrations with the soil scarification treatment (Fig. 5b). The interactive effect of substrate type and needle aqueous extract on seedling total biomass followed the same trend as reported for shoot biomass (Supplementary Fig. S1). Finally, soil scarification increased by 8% the root: shoot biomass ratio compared to the control treatment, while a 10% needle aqueous extract reduced this ratio by 12% (Table 3; Fig. 4g and h).

Table 3. Results of two-way ANOVAs testing for the effects of substrate type (control, litter burning or soil scarification), green needle aqueous extract concentration (0, 2.5 or 10%), and their interactions on *P. pinea* seed germination and seedling growth parameters. df = degrees of freedom. *F*-values and associated *P*-values (* for $P < 0.05$, ** for $P < 0.01$ and *** for $P < 0.001$) are indicated.

	Substrate type			Aqueous extract			Substrate × Extract		
	df	<i>F</i>	<i>P</i>	df	<i>F</i>	<i>P</i>	df	<i>F</i>	<i>P</i>
<i>Seed germination</i>									
Germination rate	2	1.6		2	0.5		4	0.7	
Germination velocity	2	5.3	**	2	4.2	*	4	0.2	
<i>Seedling length</i>									
Shoot length	2	30.8	***	2	2.3		4	2.0	
Root length	2	8.1	***	2	65.0	***	4	2.2	
Total length	2	1.5		2	54.1	***	4	1.7	
Root: shoot length ratio	2	27.1	***	2	38.8	***	4	2.5	*
<i>Seedling biomass</i>									
Shoot biomass	2	0.2		2	0.7		4	2.7	*
Root biomass	2	4.9	**	2	19.8	***	4	3.1	*
Total biomass	2	0.2		2	1.2		4	3.0	*
Root: shoot biomass ratio	2	5.0	**	2	10.6	***	4	0.7	

Fig. 4. Seed germination velocity (a, b), seedling shoot length (c, d), seedling root length (e, f), and root: shoot biomass ratio (g, h) according to substrate type (a, c, e, g) and green needle aqueous extract concentration (b, d, f, h). Values are mean \pm SE; n = 30 for a and b; n = 267 to 286 for c, d, e, f, g and h. Different letters denote significant differences between treatments with b > a (post-hoc Tukey tests). LB = litter burning; SS = soil scarification.

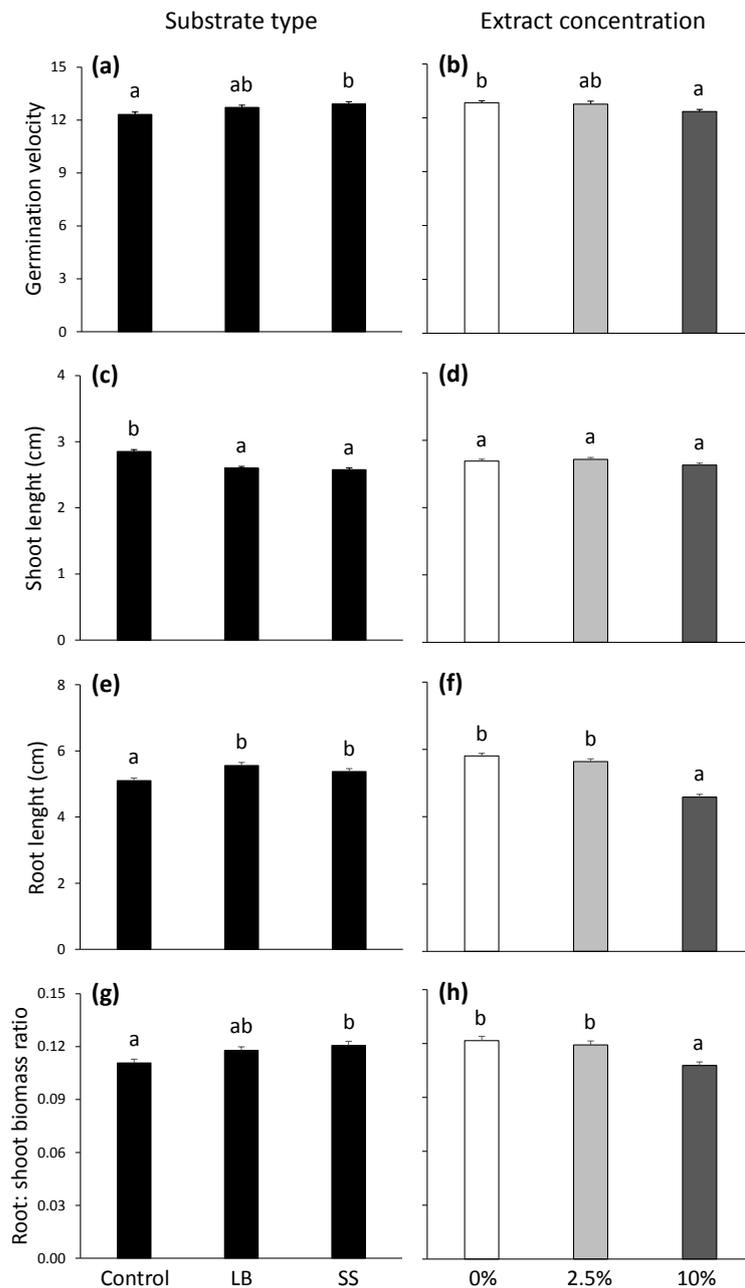
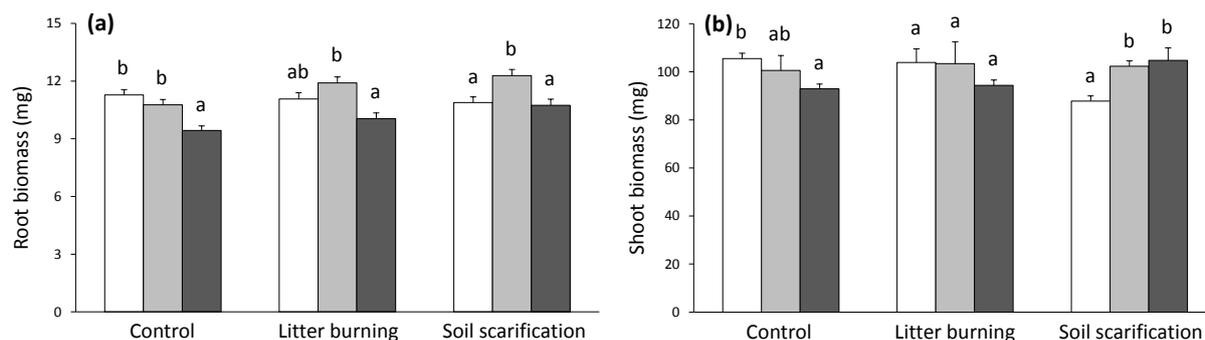


Fig. 5. Seedling root biomass (a) and shoot biomass (b) according to the substrate type × needle aqueous extract interaction (Table 3). Values are mean ± SE; n = 267 to 286. Different letters denote significant differences between extract concentrations according to the substrate type considered. White bar: control; light grey bar: 2.5% aqueous extract; dark grey bar: 10% aqueous extract.



3.2.2. Chemical analysis of green needle aqueous extracts

The UV chromatogram at 254 nm revealed a major detected metabolite in the solution at 48 s with a m/z of 191.0566 (100% of the Total Ion Chromatogram) in negative mode (Supplementary Fig. S2) that corresponds to the likely formula $C_7H_{11}O_6$ ([M-H]⁻; mass defect: -2.9 ppm). The single search of this m/z in database suggests a possible correspondence with quinic acid ($C_7H_{12}O_6$, Metlin ID: 3389, last accession 10/09/2019). The comparison of the experimental MS² spectra with the one experimentally recorded in Metlin database supports the proposed structure (Supplementary Table 1). No single ions were detected in positive mode for the same retention time. No major metabolites were detected at 340 nm.

4. Discussion

4.1. Germination and seedling emergence

In field study, the delayed peak of seedlings number in control (i.e. litter presence) compared to the two soil treatments indicated that emergence velocity increased with soil disturbance and was maximal for soil scarification. This result agreed with the lab experiment where litter decelerated germination velocity. Seed germination and early seedling establishment are highly sensitive to the presence of litter (Facelli and Pickett,

1991a) with generally increasing negative effect according to the increase of litter amount (Facelli and Pickett, 1991b; Xiong and Nilsson, 1999). In fact, several studies have shown the detrimental influence of litter on seed germination (Sayer, 2006; Fernandez *et al.*, 2008; del Cerro Barja *et al.*, 2009; Lucas-Borja *et al.*, 2012; Asplund *et al.*, 2017; Liu *et al.*, 2017). Litter constitutes a physical barrier for seed germination (Sayer, 2006; Liu *et al.*, 2017) that prevents germinated seeds from reaching light (López-Barrera and González-Espinosa, 2001) and limits radicle growth (Facelli and Pickett, 1991a). Moreover, upper litter layer can induce extremely hot and dry conditions that can limit seed germination and seedling growth (Ellsworth *et al.*, 2004). A chemical effect of litter cannot be excluded because the lab experiment clearly showed a negative effect of green needle aqueous extracts on seed germination velocity, which approach natural leachates in the field (see section 4.3 below). In addition, several previous studies clearly demonstrated allelopathic potentialities of both green needles and needle litter (e.g. Nektarios *et al.* 2005; Santonja *et al.* 2019) that can act simultaneously on target species under field conditions. Emergence was slightly but significantly lower in the litter burning treatment than in the soil scarification treatment (Fig. 2), a finding in line with the laboratory experiment showing a reduced germination velocity (although not significant) between these two treatments (Fig. 4a). Reyes and Casal (2004) found that the germination rate of four pine species (not including *P. pinea*) decreased with an increasing amount of ash in a laboratory experiment. Similarly, Sagra *et al.* (2018) reported that ash was a limiting factor on seed germination and seedling survival of *P. pinaster* in a field experiment. Such results could be explained by the alteration of soil properties after controlled burning in particular a reduced soil moisture and soil respiration and an increased soil temperature (Plaza-Álvarez *et al.*, 2017).

Unexpectedly, we found no influence of protection against birds and rodents on emergence although post-dispersal predation is usually high in Mediterranean pine forests (e.g. Ordóñez and Retana, 2004; Lucas-Borja *et al.*, 2008) but an influence of protection treatment was detected on seedling survival showing the presence of seedling predation. This lack of effect can be explained by the absence or a very low rate of predation by seed consumers in our field conditions. Jackals and hyenas, effective predators of rodents (Mondal *et al.*, 2012), are frequently present in Lebanon forests (Tohme *et al.*, 1975; Tohme and Tohme, 1983) and could limit the impact of predation. In addition, in our experiment seeds were not placed on the top but within the litter and were therefore less exposed to predation.

4.2. Seedling early survival

A clear positive effect of the soil scarification and litter burning treatments were found on early survival in the field experiment. Previous studies, conducted on different pine species, have also shown the beneficial effect of soil scarification (Beland *et al.*, 2000; Nilsson *et al.*, 2006). This treatment enhances water supply by soil decompaction and by expanding soil volume reachable by the root system (Lincoln *et al.*, 2007). For instance, establishment of *P. sylvestris* regeneration was positively affected by soil scarification done before a rich seed fall occurs (Karlsson and Örlander, 2000).

After 200 days of field experiment, it was remarkable that almost all seedlings died. Although, it was not possible to precisely determine the cause of death for each seedling, most of them died because of drought. Drought impact was most likely reinforced by the low light availability for this reputed light-demanding species since the field experiment was conducted under a closed pine cover with a high pine density (625 individuals ha⁻¹) and basal area (48 m² ha⁻¹). Using a modelling approach, Sagra *et al.* (2018) showed that survival of one-year-old *P. pinea* seedling was the highest in moderate shade conditions (i.e. Global Site Factor of 0.5). This was explained by the amelioration of the seedling water status which largely outweighed the negative impact of shade on carbon assimilation. However, in shadier conditions like ours, seedlings were shown to be much more vulnerable to drought even to a moderate water stress (Jiménez *et al.*, 2009). More generally, it is well known that in early life stages drought is leading to high mortality of most of the Mediterranean woody species (e.g. Pardos *et al.*, 2007; Lucas-borja, 2014) including *P. pinea* (Gonçalves and Pommerening, 2011). Moreover, in a study of the natural regeneration of *P. pinea* in Tunisia, Adili *et al.* (2013) noted the absence of young pine seedlings (<1 year) in small gaps with low transmittance (<20%).

Predation has also been reported as a factor affecting natural regeneration of *P. pinea* in Italy (Masetti and Mencuccini 1991) and in Central Spain (Manso *et al.*, 2014). In our study, predation played a slight but significant role on survival during the second year of the field experiment. *Apodemus sylvaticus* and *Mus musculus* are rodents of *Pinus nigra* observed in Spain (Lucas-borja *et al.*, 2012) and also found in Lebanese forests. In addition, emerged seedlings are also very easily detectable by the predators (including birds and rodents) in the absence of ground vegetation as it was observed in other studies (e.g. Sagra *et al.*, 2017). Predators activity is also largely influenced by climatic factors which could explain variation from year to year (Manso *et al.*, 2014).

In addition, fungal infections may cause pine seedlings disease and death (Raitelaityt *et al.*, 2016). Young stone pine seedlings are often attacked by *Melampsora pinitorqua* Rostr. leading to its rapid dryness and death (Moriondo, 1951).

4.3. Potential allelopathic effects on seed germination and seedling growth

A delay in seed germination may have important biological implications, particularly under a Mediterranean climate where early-emerging species could be more competitive for access to resources (Herranz *et al.*, 2006; Fernandez *et al.*, 2013). In addition, the successful establishment of a species in the Mediterranean region is largely dependent on a well-developed root system for efficient capture of resources (Lloret *et al.*, 1999; Green *et al.*, 2005), particularly when water uptake is a limiting factor. By consequence, as green needle aqueous extract showed negative effects on both seed germination velocity, root length, root: shoot ratio and root biomass in the present study, this chemically mediated interaction could strongly impair *P. pinea* regeneration. These findings are in line with other findings that reported autotoxic effects for other pine species such as *P. halepensis* (Fernandez *et al.*, 2008) or *P. densiflora* (Bong-Seop, 1992).

Litter and needle aqueous extract reduced root length and root: shoot ratio while, in the opposite, shoot length was increased in presence of litter. Longer shoots and reduced roots in presence of litter can be explained by a stronger hypocotyl elongation due to stronger light interception by the thick litter at the expense of the root system (Facelli and Pickett, 1991a). The presence of litter attenuated the positive effect of needle aqueous extract concentration on root biomass observed in bare soil and enhanced the sensitivity of pine seedlings to needle aqueous extracts. Thus, seed germination and early seedling growth were significantly affected by *P. pinea* needle aqueous extract and this autotoxic effect was sometime amplified by litter.

Quinic acid was the major metabolite detected from *P. pinea* green needle aqueous extract (Supplementary Table S1). Previous studies showed that quinic acid is constitutively present in needles of several conifer species such as *P. sylvestris* (Luethy-Krause *et al.*, 1990) or *Picea abies* (Jensen, 1988). Other studies suggested that this compound may act as allelochemical to inhibit both plant and microbial growth. Balah (2012), studying the allelopathic potentialities of *Jasonia montana*, isolated the 3, 5-dicaffeoyl quinic acid and the presence of this polyphenol in a pot experiment decreased *Convolvulus arvensis* biomass. Chlorogenic acid, an ester of caffeic acid with quinic acid, is also recognized as a strong allelochemical (Chou and Waller, 1980; Rice, 1984; Reigosa

and Pazos-Malvido, 2007). For example, Reigosa and Pazos-Malvido (2007) showed that chlorogenic acid exhibited strong inhibitory effect on *Arabidopsis thaliana* root growth.

5. Conclusion

The present study demonstrated that litter has detrimental physical and “potential” chemical effects on *P. pinea* regeneration. In addition, we also highlighted an autotoxic effect of green needle aqueous extract on seed germination and seedling growth that was amplified by needle litter presence. We highlighted that soil scarification can alleviate this negative impact of litter and enhance seed germination and seedling growth and survival. This method was proved effective and largely recommended in pine forest regeneration operations. Moreover, controlled litter burning, which is by far a less commonly used in the Mediterranean region, seems also an appropriate method to regenerate *P. pinea*, as already shown for *P. halepensis* (Prévosto and Ripert, 2008). Despite this positive impact of soil treatments, seedlings mortality after several months was very high under a closed canopy. Amelioration of survival can be improved by increasing light availability (Jiao-jun *et al.*, 2003) and encouraging results on *P. pinea* regeneration were reported after heavy thinning (Adili *et al.*, 2013). In addition, the reduction of the pine cover could reduce the quantity and concentration of needle leachates which are found detrimental on seed germination and early root growth. Hence, an ideal management of *P. pinea* stands should include soil preparation treatments, to enhance the initial seedling installation and thinning to achieve regeneration development on a longer term.

Acknowledgements

We gratefully thank Laura Zanette and Florent Alexandre for their technical assistance during both material collection and laboratory experiment. This study was supported by the French-Lebanese program Hubert Curien Cèdre (French Ministry for Europe and Foreign Affairs).

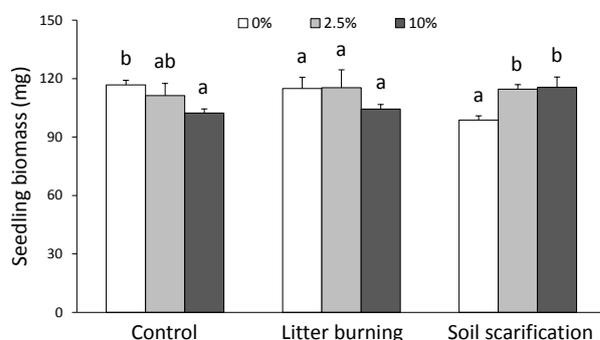
References: (liste à la fin du document)

Supplementary Table and figures

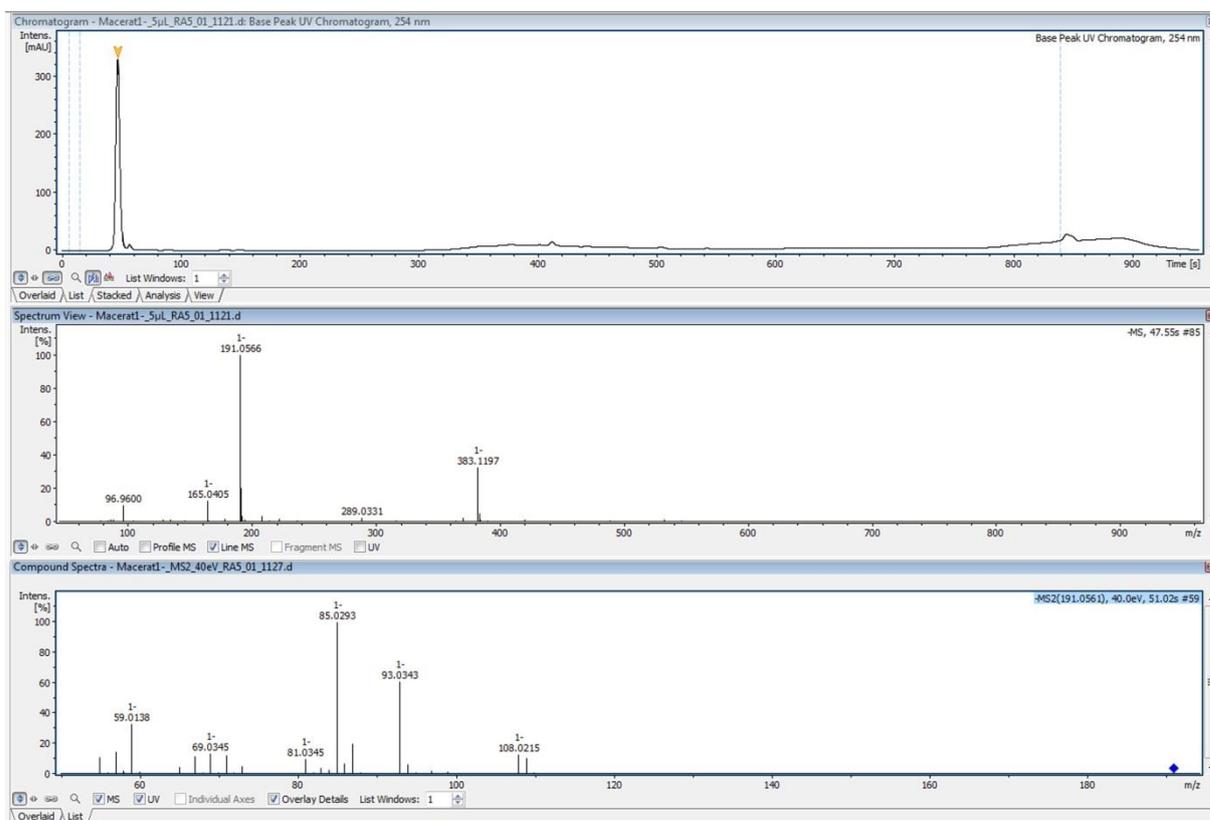
Supplementary Table 1. Comparison of the fragmentation pattern at 40eV of the major metabolite detected in the green needle UV chromatogram (47 s, m/z 191.0566 in negative mode) with the experimental MS² spectra at 40eV of quinic acid (Metlin database). I = fragment intensity in percentage of the Total Ion Chromatogram.

Experimental MS ² fragments		Experimental MS ² fragments of quinic acid	
m/z	I (%)	m/z	I (%)
44.9986	23.8	44.9982	47
55.0190	11.2	55.0191	25
57.0347	14.6	57.0349	21
58.0060	2.0	58.0055	1
59.0138	32.9	59.0142	51
60.0174	1.3	-	
67.0189	11.7	67.019	14
68.9983	1.2	-	
69.0345	13.3	69.0349	15
71.0137	12.3	71.0141	12
71.0501	1.0	-	
72.9930	5.0	-	
73.0295	4.5	73.0297	4
81.0345	9.9	81.0348	13
83.0139	1.4		
83.0500	3.6	83.0505	4
84.0216	2.4	84.0211	2
85.0293	100	85.0296	98
86.0326	6.9	-	
87.0085	19.9	87.0091	13
93.0343	60.7	93.0346	75
94.0376	6.1	-	
95.0135	1.2	-	
97.0291	2.0	97.029	2
99.0450	1.4	99.0457	<1
108.0215	12.8	108.021	16
109.0292	10.3	109.029	10
110.0324	1.0	-	

Supplementary Fig. S1. Seedling total biomass according to the substrate type × needle aqueous extract interaction (Table 1). Values are mean ± SE; n = 267 to 286. Different letters denote significant differences between extract concentrations according to the substrate type considered.



Supplementary Fig. S2. UV chromatogram (a) of the green needle aqueous extract (10% DM) analyzed by ultra-high performance liquid chromatography. Mass spectra (b) of the major metabolite detected in negative mode at 47 s. Fragmentation mass spectra at 40 eV of the major ion detected at 47 s.



2. Conclusion

Ce travail a analysé l'influence de la perturbation du sol sur la régénération de *P. pinea* et plus spécifiquement sur les processus de germination, d'émergence et de survie initiale. Des expérimentations *in situ* ont été conduites pour tester certains types de perturbation susceptibles d'être utilisés en gestion forestière : la scarification du sol et le brûlage dirigé qui ont pour objectif de supprimer la litière et la présence d'une éventuelle végétation au sol. Nous avons également considéré l'effet de la prédation qui est reporté comme étant un facteur important dans la littérature pour ce pin à graines lourdes. Afin de tester d'éventuels effets allélopathiques, l'effet de l'interaction entre les traitements du sol et le macérât naturel d'aiguilles fraîches sur la germination et la croissance de *P. pinea* a été analysé par des expériences au laboratoire.

Cette étude a mis en évidence l'effet physique nuisible de la litière ainsi que les influences chimiques du macérât sur la régénération du *P. pinea*. De plus, la litière a aggravé l'effet autotoxique des extraits aqueux des aiguilles vertes sur la germination des graines et la croissance des plantules. Dans son étude sur la germination du pin pignon en laboratoire, Adili (2012) a montré un effet négatif des macérâts de litière sèche sur la germination qui au bout de 100 jours d'expérimentation chute de 40% de germination dans le témoin à 20% dans le traitement avec le macérât. Dans les situations *in situ* on ignore les concentrations en allélochimiques des différentes solutions, mais il est possible que les effets liés aux processus allélopathiques se conjuguent entre les solutions issues des aiguilles fraîches (pluie percolant à travers le feuillage), celles issues des litières au sol ou encore celles liées aux exsudats racinaires. Cet impact négatif peut être atténué par les travaux de sol mis en oeuvre dans nos expérimentations qui ont été aussi testés avec succès pour la régénération *in situ* de *P. halepensis* (Prévosto et Ripert, 2008).

Un fait marquant de l'étude est que la mortalité des plantules dans notre peuplement dense a été presque totale à la fin de l'expérimentation (200 jours environ) au cours deux années successives d'expérimentation et cela malgré l'effet positif des perturbations du sol. De façon similaire, Adili (2012) montre qu'en laboratoire les plantules de *P. pinea* survivent de façon comparable les 100 premiers jours à des niveaux de lumière de 3% et 16% mais qu'au-delà la mortalité s'accroît très fortement pour le niveau d'éclaircissement le plus faible. En effet, lors de leur développement les plantes investissent relativement plus dans les tissus non photosynthétiques que ceux permettant la photosynthèse, ce qui accroît la respiration et augmente le besoin en lumière (par ex. Poorter *et al.*, 2012). De plus, lorsque la croissance est ralentie, le développement de la partie racinaire est limité ce qui restreint l'alimentation en eau et augmente la probabilité de mortalité lié à un épisode sec. Il a été montré dans les peuplements

de pin pignon en Tunisie que les éclaircies ont favorisé la régénération naturelle du pin (Adili *et al.*, 2013). De même, Gaudio *et al.* (2011) ont trouvé que les besoins en lumière augmentent avec l'âge pour *P. sylvestris*. *P. pinea* peut donc être considérée comme une espèce exigeante en lumière mais seulement après la phase d'émergence (Fady *et al.*, 2004).

Ces résultats nous montrent, qu'il sera important d'inclure dans tout plan d'aménagement de ces pinèdes matures deux types de travaux. Des travaux du sol, afin de garantir des conditions de réceptivité favorables des semences (effet négatif de la litière, éventuellement concurrence par des herbacées), et des travaux d'éclaircie afin de permettre le développement des semis de *P. pinea* sur le plus long terme. Dans le dernier chapitre de la thèse nous abordons de façon plus détaillée le rôle des différents facteurs sur la régénération et les options de gestion de ces peuplements.

Chapitre 5: Synthèse des travaux, perspectives et implications pour la gestion

1. Caractéristiques dendrométriques des peuplements de pin

L'étude des peuplements a montré que les pinèdes du Mont Liban sont âgées en moyenne de 80,8 ans ($\pm 0,4$). Bien que nous n'ayons pas étudié la production en cônes et en graines, cet âge n'est pas limitant pour la production en pignons puisque cette espèce peut maintenir son rendement jusqu'à l'âge de 140-150 ans (Pereira et al., 2015). Cependant, globalement au cours des deux dernières décennies, il a été noté une diminution de cette production (Moa et FAO, 2000 ; FAO, 2010). Ce constat pourrait s'expliquer par des insectes nuisibles attaquant les pins pignon au Liban conduisant à la dégénérescence et des bourgeons et des cônes et même au dépérissement de l'arbre (Kawar *et al.*, 2000 ; Nemer, 2001 ; Nemer, 2009 ; Nemer, 2014). Par exemple, *Leptoglossus occidentalis*, punaise récemment identifiée au Liban, peut causer de tels dégâts sur *Pinus pinea* (Nemer, 2015).

La hauteur moyenne de 11,1 m ($\pm 0,02$) est relativement faible puisque cette valeur peut dépasser 20 m pour le pin pignon (Earle, 2009). Cela pourrait s'expliquer par une fertilité relativement basse du sol comme cela a été observé dans d'autres études (par exemple sur *Pinus strobus*, Truax *et al.*, 2018). Nous avons montré qu'il existait une corrélation entre le ratio C/N du sol et la croissance (radiale) en lien avec d'autres études sur *Pinus rigida* et *Pinus strobus* (Compton *et al.*, 1998) et *Pinus densiflora* (Noh *et al.*, 2010). Des valeurs élevées de ce rapport et peut-être un déficit en certains nutriments (d'autres analyses seraient alors nécessaires) pourraient expliquer une croissance plus faible. On ne peut pas non plus exclure l'impact de certaines pratiques conduites dans le jeune âge des peuplements comme par exemple un élagage très poussé dans le but de produire des fagots (pratique qui a été documentée dans les années 50). En revanche la maturité de ces peuplements est forte, elle se traduit par une circonférence moyenne de 84,9 cm ($\pm 0,24$). Les valeurs de surface terrière ($49 \text{ m}^2 \cdot \text{ha}^{-1} \pm 0,21$) et de densité des pins ($849 \text{ tiges} \cdot \text{ha}^{-1}$) dépassent très largement celles proposées ($14-18 \text{ m}^2 \cdot \text{ha}^{-1}$ et $45-135 \text{ troncs} \cdot \text{ha}^{-1}$) pour des pinèdes traitées dans le but d'une production sylvicole optimale (Freire *et al.*, 2016). De plus, Montero *et al.* (1998) et Gordo *et al.* (2009) ont trouvé que la densité dans

une pinède à objectif de production de pignes ne doit pas dépasser 200 tiges par hectare ce qui est une densité beaucoup plus faible que celle de nos peuplements. Ces fortes densités s'expliquent par l'absence d'éclaircies qui entraîne aussi un déficit de régénération naturelle.

Finalement, des études ont montré que la croissance radiale du pin pignon dépend largement du climat (relation cerne-climat, Raventos *et al.*, 2001; De Luis *et al.*, 2007). Nous n'avons pas développé cet aspect dans notre travail mais il serait intéressant de le faire chez cette espèce largement distribuée autour du bassin méditerranéen, région qui est (et sera) fortement impactée par le changement climatique (Schroter *et al.*, 2005; Lelieveld *et al.*, 2012). De telles investigations sont en effet une aide pour améliorer notre capacité à prévoir les conséquences de ce phénomène sur la croissance et la survie des peuplements et élaborer des stratégies d'atténuation appropriées pour la survie des écosystèmes forestiers méditerranéens où *Pinus pinea* joue un rôle majeur.

2. Dynamique de la végétation au sein des peuplements de *Pinus pinea*

L'étude forestière et floristique a montré que les forêts de *Pinus pinea* L. dans le Mont Liban sont denses avec des strates arbustives dominées par *Quercus calliprinos* Webb. et dans une moindre mesure *Quercus infectoria* G. Olivier. Les espèces d'arbustives sont également abondantes, en particulier *Cistus salviifolius* L., *Callicotome villosa* (Poir.) Link et *Cistus creticus* L.

Malgré les changements dans l'occupation du sol au cours de ces dernières décennies avec notamment l'extension de l'urbanisation, ces résultats sont conformes avec les travaux d'Abi Saleh (1978) et Berjaoui (1952) qui montrent des cortèges floristiques similaires.

Pour bâtir la typologie des peuplements, nous avons utilisé l'ACC (Analyse Canonique des Correspondances). Cette analyse étudie la relation entre les communautés végétales et les paramètres écologiques mesurés et tend à tester l'influence de chaque variable environnementale sur la distribution des espèces permettant la détermination directe des gradients écologiques majeurs (Gauch et Wentworth, 1976; Ter Braak, 1986; Ter Braak et Smilauer, 1998; Palmer, 1993). Une option aurait été de n'utiliser que la flore en appliquant par exemple une analyse factorielle des correspondances (AFC) sur un tableau floristique (relevés × espèces) puis une classification (par ex. une classification ascendante hiérarchique) pour dégager des groupes de placettes comparables en termes de composition. La flore est en effet intégrative des conditions de milieux mais aussi des pratiques et des usages passés (par ex.

Dupouey *et al.*, 2002). Cependant la flore seule décrit moins bien les conditions de la production forestière (qui dépend en particulier des ressources profondes du sol) notamment dans les milieux méditerranéens soumis à des perturbations (pâturage, incendie). Une autre option aurait été à l'inverse de n'utiliser que les variables de l'environnement (topographie, sol, etc.). Une limite aurait été alors de se limiter aux seules variables mesurées et d'en omettre certaines qui pourraient avoir un poids fort (par ex. sur la composition chimique des sols, la densité du sol, les facteurs anthropiques etc.). Nous avons donc opté pour la solution intermédiaire que représente l'ACC.

L'analyse canonique des correspondances a permis d'identifier 5 groupes distribués sur 10 sites. Le groupe 2 est le plus jeune (45,4 ans) avec la plus faible hauteur d'arbre (9,7 m) ce qui s'explique simplement par la corrélation hauteur/âge classiquement observée dans les études (par ex. Calama *et al.*, 2003). Le groupe 5 a rassemblé les peuplements les plus âgés (90,4 ans) avec la surface terrière la plus élevée (60,7 m².ha⁻¹). Ces différences d'âge entre les peuplements de pin montrent que ceux du groupe 2 ont été plantés dans des périodes plus récentes sachant que *Pinus pinea* est sans doute une espèce introduite au Liban (Berjaoui, 1952) et que les peuplements sont très vraisemblablement d'origine artificielle. En effet, d'importantes plantations de pin pignon ont été notées dès les années 20, ainsi Monnet (1924) dans le cadre d'une mission forestière en 1921-1922 note « Au niveau de Beyrouth, dans la partie centrale du Liban et sur le versant qui regarde la mer, c'est enfin la vaste région forestière d'Hamana (10 000 hectares) constituée par les plantations de pin pinier. Leur présence est bien faite pour qu'on puisse envisager avec confiance l'avenir forestier de l'ensemble du pays ». Des plantations de pin pignon ont aussi été observées entre les années 1930 et 1940 sur des sols sableux (Sfeir, 2011) dans un objectif de production de pignons. Le groupe 1 est caractérisé par la plus grande densité (940 tiges.ha⁻¹) et la plus petite circonférence moyenne (75,4 cm) dans des sites sans une intervention humaine marquée dans la plupart des cas. Cette densité assez élevée induit une compétition pour les ressources et ce qui limite la croissance forestière (Mutke *et al.*, 2012).

Cette relative hétérogénéité dans la structure des peuplements étudiés s'explique par leur distribution dans des conditions de climat et de milieux contrastés ainsi qu'une absence assez généralisée d'une gestion sylvicole dans le pays.

Le point commun entre tous ces sites était le manque de régénération naturelle puisque seuls 15 semis ont été notés dans toute l'étude. Ces semis ont été trouvés dans des milieux avec des perturbations anthropiques en particulier dans le groupe 5. La raison principale de l'absence de régénération peut être liée à la densité élevée des pinèdes au Mont-Liban. Celle-ci réduit la disponibilité en lumière dans les différentes strates et constitue un facteur limitant majeur pour la survie des jeunes plantules du pin pignon (Adili *et al.*, 2013) mais aussi pour la plupart des

espèces de pin (Lucas-Borja *et al.*, 2011; Calama *et al.*, 2017a). La transmission de la lumière est en effet négativement corrélée avec la surface terrière. En utilisant la relation surface terrière/transmittance proposée par Adili (2012) sur le pin pignon en Tunisie (cf. conclusion du chapitre 3), la lumière transmise dans nos peuplements atteint une valeur faible variant de 6 à 11 %. Plusieurs études ont montré que le *Pinus pinea* est une espèce exigeante de lumière (Moulopoulos, 1962) mais après la phase de germination (Fady *et al.*, 2004). En effet la germination en elle-même (au sens apparition de la plantule et sa survie pendant les premiers mois) est indépendante de ce facteur (Ganatsas et Tsakaldini, 2007 ; Adili, 2012).

En outre, la litière constitue aussi un élément clé limitant l'installation de la plantule et sa survie initiale (Peterson et Facelli, 1992 ; Stein et Kimberling, 2003 ; Baker et Murray, 2010) et nous discutons de son rôle plus précisément dans la section suivante.

Des études plus approfondies sur les relations croissance/facteurs du milieu et à une plus grande échelle seraient nécessaires pour prévoir la productivité forestière potentielle (Drewa *et al.*, 2008 ; Hicke et Jenkins, 2008). Elles constitueraient une base pour suggérer des pratiques sylvicoles adaptées (Bakker et Moore, 2007).

Finalement, nos résultats remettent en question les trajectoires dynamiques proposées par Abi Saleh (1978) qui, par une approche phytosociologique, place le pin pignon comme le stade terminal des successions végétales dans les étages méditerranéen, euméditerranéen et supraméditerranéen sur les formations de grès principalement. Nos résultats montrent en effet que, dans les peuplements âgés, cette espèce ne se régénère pas ou de façon très marginale. A l'inverse, ce sont des dynamiques à chênes (*Q. calliprinos*, *Q. infectoria*) qui sont observées ce qui permet d'enlever au pin pignon son statut d'essence « climacique » dans cette région et certainement bien au-delà.

3. Impact des perturbations sur la régénération naturelle et rôle des facteurs

3.1. Les effets allélochimiques

Les expériences de laboratoire ont montré que le macérât d'aiguilles vertes induit un effet chimique négatif qui perturbe la vitesse de germination. Une étude précédente sur le pin pignon (Adili, 2012) a montré que la macération d'aiguilles sèches avait un effet également négatif mais moins prononcé sur la germination. Cet effet allélopathique des aiguilles vertes et de la litière a été démontré dans plusieurs études et il explique en partie l'échec de la régénération de plusieurs espèces de pin (Kaur *et al.*, 2005 ; Fernandez *et al.*, 2008 ; Santonja *et al.*, 2019). Par

exemple, la quantité de litière affecte négativement le taux de germination chez 4 espèces de pin (mais sans *Pinus pinea*) (Reyes and Casal, 2004). De même, des travaux sur le *Pinus pinaster* ont montré que la litière est un facteur limitant la germination et la survie des plantules en raison des composés phénoliques phytotoxiques qui perturbent la croissance (Fernandez *et al.*, 2008 ; Fernandez *et al.*, 2009 ; Sagra *et al.*, 2018). De plus, la germination des graines et la croissance précoce des semis ont été significativement affectées par l'extrait aqueux des aiguilles de *P. pinea* et cet effet autotoxique a parfois été amplifié par la litière. La concentration de ces extraits avait un effet négatif sur la biomasse racinaire dans les traitements et cet effet est particulièrement marqué en présence de litière qui a augmenté la sensibilité des semis de pin à ces extraits. Ces résultats confirment ceux trouvés par Fernandez *et al.* (2008) sur *P. halepensis* et Bong-Seop (1992) sur *P. densiflora* concernant l'effet autotoxique. De plus, l'extrait aqueux d'aiguille a réduit la longueur des racines et le ratio des longueurs racines/hypocotyles tandis qu'au contraire la longueur des hypocotyles a augmenté en présence de litière. Ce phénomène s'explique par un allongement plus marqué de l'hypocotyle dû à une interception plus forte de la lumière par la litière épaisse au détriment du système racinaire (Facelli et Pickett, 1991). L'influence chimique négative du macérât est sans doute causée par l'acide quinique qui est le métabolite majeur qu'on a trouvé dans les extraits aqueux du *P. pinea*. Cet acide organique est constitutivement présent dans les aiguilles de plusieurs espèces de conifères telles que *P. sylvestris* (Luethy-Krause *et al.*, 1990) ou *Picea abies* (Jensen, 1988). D'autres études suggèrent que ce composé peut agir comme allélochimique pour inhiber la croissance végétale et microbienne (Reigosa and Pazos-Malvido, 2007 ; Balah, 2012).

3.2. Le facteur prédation

Le facteur prédation post-dispersion dans les pinèdes méditerranéennes est souvent important (Castro *et al.*, 1999; Gómez *et al.*, 2003). En particulier, Masetti et Mencucci (1991) en Italie et Manso *et al.* (2014) en Espagne ont noté l'action négative des prédateurs sur la régénération du *Pinus pinea*.

Cependant, dans notre expérimentation, nous n'avons pas trouvé une influence du traitement de protection contre les oiseaux et les rongeurs sur l'émergence *in situ*. Nous avons expliqué l'absence de rongeurs consommateurs de graines dans notre terrain par la présence possible de l'hyène et du chacal qui sont des prédateurs naturels des rongeurs (Mondal *et al.*, 2012) et qui sont fréquemment trouvés dans les forêts au Liban (Tohme *et al.*, 1975; Tohme et Tohme, 1983). Par contre, un effet de la prédation a été détecté sur la survie entraînant une réduction du nombre de jeunes plantules. De plus, cet effet prédation n'a été noté significatif que durant

la deuxième année de l'expérimentation. Cette différence temporelle pourrait s'expliquer par les conditions climatiques qui varient d'une année à une autre modifiant ainsi l'activité des prédateurs (Manso *et al.*, 2014). Il faut prendre en compte aussi un possible effet de la satiété des prédateurs qui fluctue au cours du temps. Les productions de graines fortes certaines années (mast years) « saturent » les prédateurs, dont les populations n'ont pas encore fortement augmenté, et accroissent les probabilités de germination et de survie (par ex. Pausas *et al.*, 2004). A l'inverse, lors de faibles productions de semences, les graines et les plantules sont plus vulnérables à la prédation. Le fait que les plantules ont été préférentiellement prédatées par rapport aux graines (au moins la deuxième année) s'explique aussi parce que dans notre environnement de pinède fermée avec très peu de végétation au sol les plantules sont facilement détectables par les prédateurs. Par exemple Sagra *et al.* (2017), dans une expérience de semis de graines de *P. halepensis*, *P. nigra* et *P. pinaster* ont noté une prédation beaucoup plus forte des plantules dans les sites avec brûlage dirigé que dans les sites témoins. En effet, dans ce dernier cas, les plantules bénéficient d'un effet facilitateur de la végétation au sol qui les rend moins détectables par les prédateurs contrairement aux sites brûlés.

3.3. Le facteur litière et le rôle des perturbations

Les expérimentations réalisées *in situ* ont montré que les perturbations de scarification du sol et de brûlage dirigé ont conduit à l'accélération de la germination en comparant avec les placettes témoins où la litière est en place. L'effet négatif de la litière sur la germination a été largement étudié (Fernandez *et al.*, 2008; del Cerro Barja *et al.*, 2009; Lucas-Borja *et al.*, 2012; Liu *et al.*, 2017) et celui-ci s'aggrave avec l'augmentation de la quantité de litière sur le terrain (Xiong et Nilsson, 1999). L'effet négatif d'une litière épaisse réside dans les couches supérieures qui peuvent être extrêmement chaudes et sèches ce qui limite le taux de germination et la croissance initiale (Ellsworth *et al.*, 2004) et favorise la dessiccation des graines entraînant leur mortalité (Duncan et Linhoss, 2005). La litière constitue aussi une barrière mécanique contre la pénétration des racines (Ahlgren et Ahlgren, 1981 ; Peterson et Facelli, 1992). Les forêts de pins méditerranéens ont tendance à accumuler des couches d'aiguilles relativement épaisses sous leurs canopées (Izhaki *et al.* 2000) ce qui renforce le poids de ce facteur sur le succès de la germination et l'émergence des semis. La scarification et le brûlage dirigé de litière ont eu des effets positifs sur la survie précoce des plantules de *Pinus pinea* dans notre expérience de terrain. Ces résultats sont similaires à ceux obtenus sur la régénération de *Pinus sylvestris* en Europe du Nord mettant en avant le rôle bénéfique de la scarification (Karlsson and Örlander, 2000) et sur le pin d'Alep en zone méditerranéenne (Prévosto *et al.*, 2012).

Cependant la grande majorité des plantules est morte après 200 jours d'expérimentation quel que soit le traitement. La cause principale de cette mortalité est sans doute la sécheresse (plantules brunes) qui a été notée à partir du 100^{ème} jour. Plusieurs études ont montré qu'aux premiers stades de vie, la sécheresse entraîne une mortalité élevée de la plupart des espèces ligneuses méditerranéennes (Pardos *et al.*, 2007; Lucas-borja, 2014), y compris *P. pinea* (Gonçalves et Pommerening, 2011). L'effet de la sécheresse a été sans doute aggravé par la faible disponibilité de lumière dans notre peuplement. En effet celui-ci se caractérise par des valeurs élevées de densité (625 tige.ha⁻¹) et de surface terrière (48 m² ha⁻¹). Si on utilise la relation lumière transmise/surface terrière établie sur le pin pignon par Adili *et al.* (2013), cela correspond à une transmittance de 9%. A cette faible transmittance, ces auteurs ont noté *in situ* un déficit marqué de plantules de 1 an par rapport à des niveaux de transmittance plus élevés et en laboratoire également une mortalité forte des plantules au bout de quelques mois a été observée dans les conditions d'éclairement les plus faibles (Adili, 2012).

Même si nous n'avions pas un protocole précis de mesure, certaines plantules sont sans doute mortes suite à des infections fongiques qui sont répertoriés comme facteur de mortalité des semis de pin (Raitelaitytè *et al.*, 2016). En effet, nous avons observé, lors des comptages réguliers dans notre expérimentation, la mort par jaunissement de certaines plantules. Ce phénomène, qui ressemble en partie à un effet de la sécheresse, intervient cependant même durant la période humide hivernale et peut être lié à *Melampsora pinitorqua* Rostr. qui induit ce type de dégât d'une façon très rapide (Moriondo, 1951).

En se basant sur ce qui précède, les pratiques qui suppriment ou perturbent la litière comme la scarification semblent efficaces et bénéfiques pour promouvoir l'établissement des semis. Cela a été montré notamment par études conduites en Europe du Nord sur différentes espèces de pins (Beland *et al.*, 2000; Nilsson *et al.*, 2006). La scarification améliore le contact sol-graine et réduit ainsi les cycles d'humidification et de dessiccation qui sont plus accentués dans le cas d'un contact graine-litière, ce qui au final favorise la germination. L'effet bénéfique du travail du sol est aussi lié à l'amélioration de l'approvisionnement en eau pour le système racinaire de la plantule par la décompaction du sol et par l'augmentation du volume du sol (Lincoln *et al.*, 2007). L'application du brûlage dirigé a aussi une influence positive sur l'établissement des semis, en supprimant la litière et en réduisant le recouvrement herbacé (même si ce facteur n'a pas joué dans notre expérimentation). Ce dernier peut en effet induire une compétition forte pour les plantules existantes (Neary *et al.*, 1999), en particulier s'il s'agit de graminées très compétitrices pour l'eau. Des études supplémentaires seront nécessaires pour étudier sur une échelle plus large (dans notre étude nous avons utilisé des micro-placettes de 1 m²) et sur un pas de temps plus long, l'effet d'un brûlage dirigé sur l'établissement et la survie des plantules

de pin pignon. Il existe très peu d'études sur l'effet du brûlage ou même de l'incendie sur la régénération et le développement des semis de *Pinus pinea* après feu (Castro *et al.*, 1990). Une étude a cependant montré une grande capacité de récupération des peuplements de *Pinus pinea* après passage d'un incendie à une intensité modérée affectant seulement quelques parties de l'arbre (tige, couronne, branche) tandis qu'un feu plus extrême détruisant la majorité de l'arbre va permettre aux communautés végétales de retrouver leur état initial avant incendie mais sans régénération naturelle du pin pignon (Pérula *et al.*, 2003).

3.4. Rôle de la gestion sur les facteurs et les processus

La gestion permet de sélectionner le type et l'intensité de la perturbation à introduire et donc de réguler son influence. Nous avons résumé (Figure 47) le rôle des actions de gestion les plus communes sur les principaux facteurs et processus. Concernant les facteurs abiotiques, la gestion a une influence forte sur le microclimat via l'éclaircie et principalement la disponibilité en lumière comme nous l'avons expliqué précédemment. Bien sûr, la lumière n'est pas le seul facteur contrôlé par l'ouverture du couvert forestier mais il y a aussi la pluie transmise (réduction de la transpiration et de l'interception notamment), la température, l'humidité de l'air. Il faut souligner que la coupe de régénération permet également de sélectionner les individus présentant les phénotypes les plus adaptés (par ex. absence de défauts, rectitude du tronc...) et de mettre en lumière leurs houppiers ce qui favorise la production de graines (Moreno-Fernández *et al.*, 2013).

La gestion, par l'introduction de travaux du sol et de la végétation, régule aussi les facteurs et les processus biotiques et en particulier, l'influence de la litière et de la végétation interférente. Il faut enfin souligner le rôle de la gestion sur le contrôle de la prédation. Le rôle direct le plus évident est la limitation du grand gibier par la chasse et le contrôle du pâturage ce qui permet de réguler la pression de l'herbivorie sur la régénération.

Dans la section suivante nous détaillons avec plus de précisions les options de gestion pour les peuplements de pin pignon au Liban.

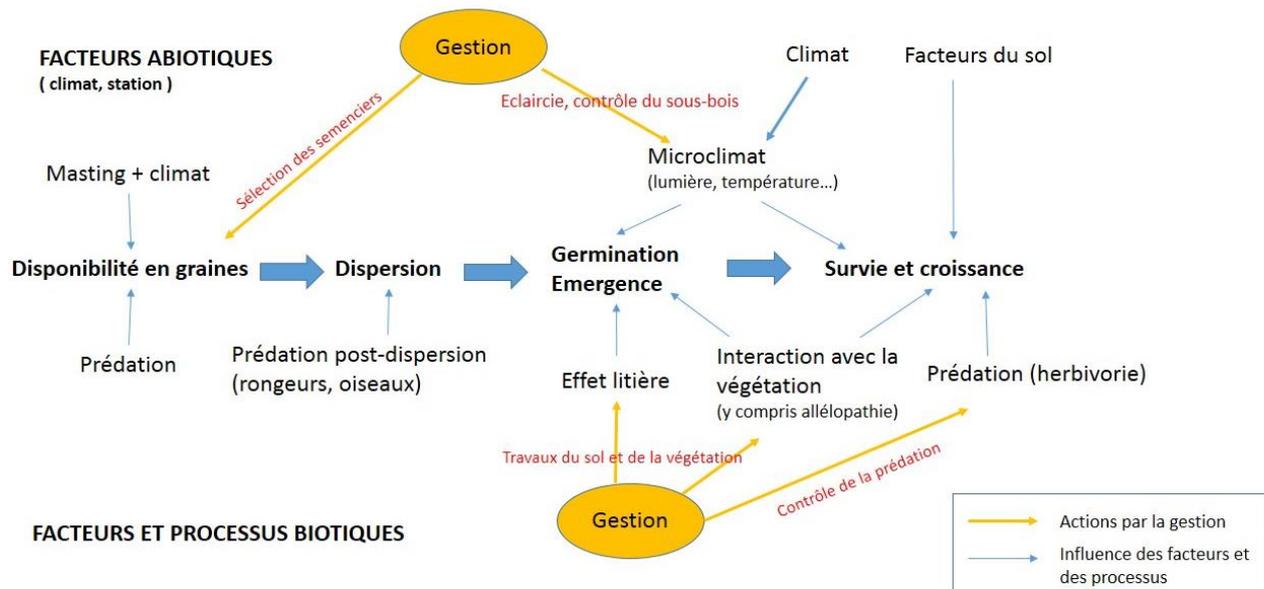


Figure 47 : Facteurs et processus impliqués dans la régénération et principaux leviers d'action par la gestion

4. Implications pour la gestion des peuplements de *P. pinea* au Liban

Schématiquement, l'avenir des peuplements de pin pignon au Liban dépend de deux types possibles de scénarios (Figure 48). La première possibilité est de laisser les peuplements vieillir sans aucune intervention (scénario de « non gestion ») ce qui constitue le cas actuel pour le moment. Nous avons montré que les forêts de *Pinus pinea* au Mont Liban ne sont pas mélangées mais dominées par le seul pin avec un âge relativement avancé. Si ces peuplements, qui sont artificiels et plantés depuis des décennies, continuent à vieillir, ils seront très probablement menacés de disparition en raison de l'absence de régénération naturelle et de gestion forestière favorisant celle-ci. Une disparition plus brutale et massive n'est pas à exclure sous l'effet des sécheresses qui deviennent plus fréquentes et intenses, du risque incendie et du risque sanitaire avec une aggravation des dommages liés aux insectes nuisibles (Kawar *et al.*, 2000 ; Nemer, 2001 ; Nemer, 2009 ; Nemer, 2014 ; Nemer, 2015). La production de graines a déjà connu une forte diminution dans les dernières années (Moa et FAO, 2000 ; FAO, 2010) ce qui a fait perdre la valeur économique de ces forêts et pousse les propriétaires à ne pas gérer. Cette chute dans le rendement est liée en grande partie aux fortes densités des peuplements qui limitent drastiquement la production de cônes. Ainsi, dans des peuplements de pin pignon d'une quarantaine d'années dans le Nord de la Tunisie, Adili (2012) note une production moyenne de

30 cônes/arbre pour une densité de 200 tiges/ha qui chute à seulement 1,6 cônes/arbre pour une densité de 900 tiges/ha ! Freire *et al.* (2019) au Portugal notent également que la production décline avec l'augmentation de la densité, elle est en revanche maximale dans les peuplements peu denses avec des gros pins (diamètre du tronc de 75 à 100 cm, diamètre du houppier 18-24 m) : elle peut atteindre les bonnes années 6 tonnes de cônes.ha⁻¹.an⁻¹. Cette baisse de production s'accroît aussi avec le vieillissement des peuplements. En plus de cette détérioration prévue dans la production de graines, les peuplements de pin pignon dans le Mont Liban vont progressivement évoluer vers des chênaies dominées principalement par *Quercus calliprinos* et *Quercus infectoria*. Ces deux espèces se sont en effet déjà installées dans la strate arbustive et elles gagneront en développement à la faveur de trouées dans le peuplement liées à des chutes d'arbres, des mortalités ou des dépérissements.

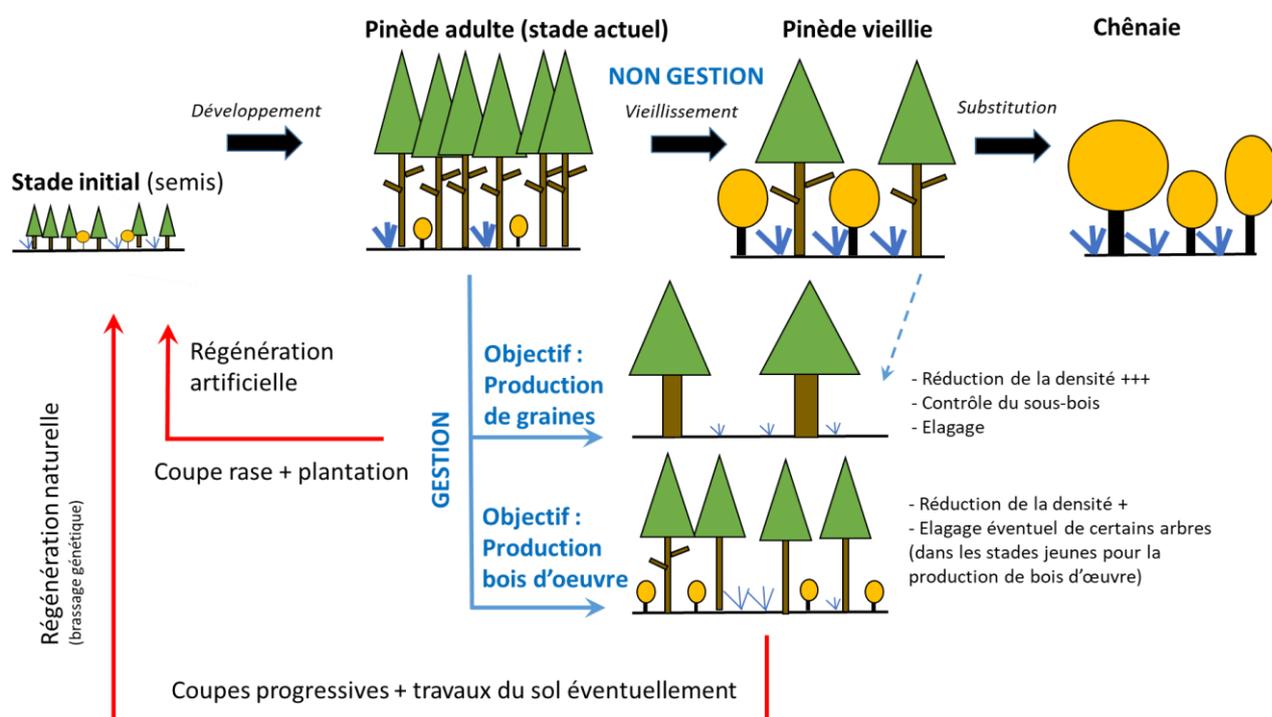


Figure 48 : Scénarios schématiques de gestion pour la conduite des peuplements à pin pignon. La « non gestion » consiste à suivre la trajectoire dynamique conduisant vers les chênaies. La valorisation des peuplements peut s'effectuer en privilégiant la production de cônes et de graines ou plutôt le bois d'œuvre. Le renouvellement des peuplements âgés peut s'opérer par la régénération artificielle (plantation) ou naturelle. Une solution mixte est possible également en complétant la régénération naturelle avec des plantations (régénération naturelle assistée).

Un autre scénario est de favoriser une gestion sylvicole se fondant d'abord sur l'éclaircie des peuplements actuels. Une telle pratique constitue un moyen efficace pour réguler la densité des peuplements de pins et obtenir un bénéfice économique (Kang *et al.*, 2005). L'éclaircie en effet favorise la croissance des arbres et accélère leur productivité (Loper-Serrano *et al.*, 2014). Elle agit sur le microclimat en augmentant la disponibilité en lumière, en améliorant le bilan hydrique via la réduction de la transpiration et de l'interception des pluies entre arbres (Bréda *et al.* 1995), en augmentant la température ambiante dans les peuplements, ce qui au final favorise aussi la croissance de la végétation sous la canopée (Wu *et al.*, 1997 ; Prévosto *et al.*, 2020). Belkhouja (2001) a proposé un tel traitement pour un peuplement de pin pignon d'âge moyen ne dépassant pas 40 ans afin d'abaisser la densité à 600 tiges.ha⁻¹. Or, les peuplements dans notre site d'étude sont plus âgés et plus denses mais diminuer leur densité reste un choix à favoriser en commençant par les arbres à faible productivité. Des éclaircies de plus forte intensité seront requises lorsqu'il s'agit de sites où la sécheresse estivale est particulièrement marquée afin de réduire la compétition hydrique entre les arbres (Cotillas *et al.*, 2009; Linares *et al.*, 2009). Aussi, des coupes d'éclaircie pouvant réduire la densité à 400 tige.ha⁻¹ favorisent la production fructifère des pins en augmentant la production de cônes et ainsi de graines (Adili, 2012) ce qui permet de mieux valoriser ces peuplements économiquement. Des résultats similaires aussi ont été trouvés par Moreno-Fernández *et al.* (2013) où les coupes d'éclaircie pratiquées sur des peuplements de *P. pinea* âgés de 20 ans ont augmenté la production de cônes de 14,9 kg.ha⁻¹.an⁻¹ à 39,3 kg.ha⁻¹.an⁻¹ en diminuant la densité de 517 tiges.ha⁻¹ à 350 tiges.ha⁻¹. En fait, l'éclaircie contrôle la densité d'un peuplement (Mäkinen and Isomäki, 2004) et les premières coupes d'éclaircie doivent avoir lieu dès le début de la fructification (15-20 ans) (Montero *et al.*, 2008). Il faut remarquer qu'au Portugal, une surface terrière de l'ordre de 8 à 14 m².ha⁻¹ est recommandée pour optimiser la production de cônes (Freire *et al.*, 2019) ce qui correspond à des densités particulièrement faibles (entre 16 et 28 arbres de 80 cm de diamètre à l'hectare !). Des éclaircies sont à recommander dans nos peuplements denses (849 tiges.ha⁻¹) afin d'essayer d'optimiser la production de cônes malgré un âge moyen relativement avancé (80,8 ans) correspondant au début de la baisse de production fructifère (Ganatsas *et al.*, 2008).

Toutefois, des obstacles législatifs s'opposent à de telles actions de gestion forestière. Il s'agit notamment de la loi 85 du 7 Septembre 1991 qui interdit de couper tous types d'arbres résineux, y compris le pin pignon, le pin d'Alep, le cèdre du Liban, etc. Initialement, cette loi a été prise dans le but de protéger et préserver les forêts après la fin de la guerre afin de mettre fin aux coupes intempestives et interdire les expansions urbaines dans les écosystèmes forestiers. Il s'agirait donc de modifier cette loi en ce qui concerne le pin pignon en permettant des coupes mais sans remettre en cause la destination forestière du terrain. Les coupes seront

en effet nécessaires pour assurer la régénération naturelle dans ces peuplements denses où la disponibilité en lumière est un facteur limitant l'installation et le développement des jeunes plantules.

Le renouvellement des peuplements âgés peut s'envisager selon deux options : la plantation artificielle ou la régénération naturelle. Dans ce dernier cas nous avons montré que la litière, particulièrement épaisse dans les peuplements fermés, constituait un obstacle à l'émergence des plantules. Cet obstacle peut être levé en introduisant des perturbations via des travaux comme le brûlage dirigé ou la scarification du sol. Cependant ces seuls travaux, s'ils favorisent l'installation initiale, sont insuffisants pour assurer un développement des plantules qui disparaissent rapidement sous l'effet du manque de lumière et de la sécheresse. Ils doivent être couplés à l'ouverture du peuplement (éclaircie) pour assurer une disponibilité suffisante en lumière permettant le développement de la régénération. Il conviendrait donc à ce stade de conduire des expérimentations forestières sur quelques peuplements. Il serait intéressant d'étudier l'effet seul de l'éclaircie dans un premier temps pour voir si la perturbation liée à la coupe seule (débardage des bois, évacuation des rémanents) est suffisante pour favoriser la régénération naturelle ou si des travaux complémentaires du sol sont nécessaires. Nous avons listé les principales études conduites sur le pin pignon dans le bassin Méditerranéen (Tableau 7). Ces études montrent que la production de cônes du *Pinus pinea* peut être optimisée par plusieurs pratiques et notamment par le choix du milieu pour l'installation des semis. Le site doit être bien éclairé et, malgré la grande plasticité phénotypique de cette espèce, non soumis à des stress hydriques trop prononcés. Globalement, toutes les études convergent pour indiquer la nécessité de réduire la densité. Les densités recommandées varient autour de 200 à 60 semenciers par hectare (mais parfois beaucoup moins, Freire *et al.*, 2019) afin d'assurer une production fruitière maximale et une régénération naturelle du peuplement. Les arbres doivent être répartis de façon homogène dans l'espace afin que la régénération soit la plus complète pour cette espèce à graines lourdes qui se disperse à faible distance. Les conditions de faible densité, permettent d'éviter une compétition pour les ressources souterraines (eau, nutriments), d'améliorer la croissance (assimilation du carbone, efficacité photosynthétique) et la stabilité du peuplement (réduction du rapport hauteur/diamètre). Dans ces conditions, les arbres peuvent aussi acquérir une écorce épaisse ce qui réduit la vulnérabilité des peuplements au passage du feu.

La gestion forestière est très peu développée actuellement au Liban. Celle-ci est cependant indispensable pour assurer la pérennité des forêts et répondre à la fois aux besoins économiques et aux préoccupations environnementales. Elle est aussi un outil indispensable pour assurer l'adaptation des peuplements aux conséquences du changement climatique.

Tableau 7 : Liste des principales études conduites sur les peuplements de pin pignon dans les pays du Bassin Méditerranéen et conséquences pour la gestion.

Référence	Lieu	Travaux	Enseignements, gestion
Adili (2012)	Pinèdes matures, Tunisie du Nord	-Comptage des cônes, étude de la régénération naturelle	-Optimisation de la production de cônes à 200 tiges/ha (30 cônes/arbre) -Faible régénération naturelle (semis de 1 an) hormis dans les trouées
Gonçalves <i>et al.</i> (2016)	Pinèdes au Portugal dans un système agroforestier	-Evaluation de la production de cônes en fonction des mesures dendrométriques	-Distribuer les semenciers d'une façon spatialement homogène avec une faible densité (33,7 cônes/arbre pour une densité de 66 tiges/ha et seulement 12,9 cône/arbre pour 233 tiges/ha).
Montero <i>et al.</i> (2008) cité dans Calama <i>et al.</i> (2017)	Pinèdes Espagne (Plateau du Nord)	-Sylviculture et coupes -Production de cônes	-Coupe de régénération à 100 ans réduisant la densité à 60 arbres/ha. Deux coupes supplémentaires possibles (durée de la régénération : 20 ans).
Pardos <i>et Calama</i> (2017)	Pépinière en Espagne	-Mesures de paramètres allométriques, de croissance, et photosynthétiques	-La grande plasticité phénotypique du <i>Pinus pinea</i> aide à choisir les milieux les plus adaptés vis à vis du stress hydrique. Nécessité d'une forte disponibilité en lumière.
Bouachir <i>et al.</i> (2017)	Pinèdes matures en Tunisie	-Etude des paramètres dendro-écologiques	-Le stress hydrique influence négativement la croissance radiale et les caractères structuraux des arbres de <i>Pinus pinea</i> et les prédisposent aux attaques d'agents pathogènes.
Madrigal <i>et al.</i> (2019)	Pinèdes en Espagne et tests en laboratoire	-Etude de l'influence de l'écorce sur l'inflammabilité et la résistance au feu	-L'évaluation des hauteurs des troncs affectés par le feu et la survie des arbres lors d'un incendie de forêt sont étroitement liées à l'épaisseur de l'écorce.
Freire <i>et al.</i> (2019)	Portugal Peuplements à objectif de production de graines	-Sylviculture et coupes	-Système traditionnel : éclaircies (2 à 4) entre 10 ans et 40 ans. La densité finale est de 100 à 225 tiges/ha. Coupe finale entre 80 et 100 ans. Elagage pratiqué de 5 à 50 ans. -La production de cônes est maximale dans les peuplements très clairs avec de très gros arbres. La surface terrière recommandée se situe entre 8 et 14 m ² .ha ⁻¹

Bibliographie

- Abbadi, A.M., and El-Sheikh, G.A., 2002. Vegetation analysis of Failaka Island (Kuwait). *Journal of Arid Environment*. 50: 153–165.
- Abi Saleh B., 1978. Etude phytosociologique, phytodynamique et écologique des peuplements sylvatiques du Liban. Thèse (PhD), Université Aix-Marseille, 184p.
- Abi Saleh, B., Barbero, M., Nahal, I., and Quézel, P., 1976. Les séries forestières de végétation au Liban Essai d'interprétation schématique. *Bulletin de la Société Botanique de France*. 123: 541-560.
- Abi Saleh, B, and Safi, S., 1988. Carte de la végétation du Liban. *Ecologia Mediterranea*. 14: 123-41.
- Abi Saleh, B., 1978. Etude phytosociologique, phytodynamique et écologique des peuplements sylvatiques du Liban. Thèse de Doctorat. Université Aix-Marseille III.
- Abi Saleh, B., Nasser, N., Rami, H., Salt, N., Safi, S., and H., Tohme, 1996. Biological Diversity of Lebanon: La Flore Terrestre. Lebanese Ministry of Agriculture and UNEP.
- Abi-Saleh, B., Barbero, M., Nahal, I., and Quezel, P., 1976. Les séries forestières de végétation au Liban Essai d'interprétation schématique. *Bulletin de la Société Botanique de France*. 123 :541-560.
- Abou Fakhr Hammad, E., 2014. Progress report on potential pests of Stone pine *Pinus pinea* in Lebanon. TCP/LEB/3501. FAO.
- Abou Haidar, F., 1996. Scenic (and not so scenic) Drive Through the Mountains East of Beirut.
<http://almashriq.hiof.no/lebanon/300/360/363/363.7/fareed/lebenv9.html>
- Adili, B., 2012. Croissance, fructification et régénération naturelle des peuplements artificiels de Pin pignon (*Pinus pinea* L.) au nord de la Tunisie. Thèse de Doctorat. Université Blaise-Pascal.
- Adili, B., and Balandier, P., 2013. Influence of Stand and tree attributes and silviculture on cone and seed productions in forests of *Pinus pinea* L. in northern Tunisia. 105.
- Adili, B., Hédi El Aouni, M., and Balandier, P., 2013. Unravelling the influence of light, litter and understorey vegetation on *Pinus pinea* natural regeneration. *Forestry*. 86: 297-304.
- AFDC, 2007. Association for Forests, Development and Conservation. 2007. State of Lebanon's Forests. Italian Cooperation through ROSS Program, Hanns Seidel Foundation, UNDP, IUCN. Beirut. 128p.
- Agrimi, M., and Ciancio, O., 1993. Le pin pignon (*Pinus pinea* L.). *Silva Mediterranea*, Comité des questions forestières méditerranéennes. FAO: Rome, Italy.
- Ahlgren, C. E., and Ahlgren, I. F., 1981. Some effects of different forest litters on seed germination and growth. *Canadian Journal of Forest Research*. 11: 710-714.
- Akl, G., 1996. Annahar newspaper, 9/9/1996.
- Alvarez, F., Rowney, L., and Cobb, J., 1979. Mycorrhizae and growth of white fir seedlings in mineral soil with and without organic layers in a California forest. *Canadian Journal of Forest Research*. 9: 311-315.
- Alcañiz, M., Outeiro, L., Francos, M. and Úbeda, X., 2018. Effects of prescribed fires on soil properties: A review. *Science of Total Environment*. 613-614: 944-957.
- Alessandro, P., and Marcello, T., 2003. Ecological profiles of wetland plant species in the northern Apennines (N. Italy). *Journal of Limnology*. 62(1): 71–78.

- Alias, J.C., Sosa, T., Escudero, J.C., and Chaves, N., 2006. Autotoxicity against germination and seedling emergence in *Cistus ladanifer* L. *Plant and Soil*. 282: 327-332.
- Amritphale, D., Iyengar, S., Sharma, R.K., 1989. Effect of light and storage temperature on seed germination in *Hygrophila auriculata* (Schumach.) Haines. *Journal of Seed Technology*. 13: 39-43.
- André, J., and Gensac, P., 1989. *Vaccinium myrtillus* et la régénération dans les pessières d'altitude cas de deux stations dans les Alpes françaises septentrionales. *Acta Biologica Montana*. 9: 135-142.
- Anthelme, F., and Michalet, R., 2009. Grass-to-tree facilitation in an arid grazed environment (Air Mountains, Sahara). *Basic and Applied Ecology*. 10: 437-446.
- Asplund, J., Hustoft, E., Nybakken, L., Ohlson, M., and Lie, M., 2017. Litter impair spruce seedling emergence in beech forests: a litter manipulation experiment. *Scandinavian Journal of Forest Research*. 33: 332-337.
- Augusto, L., Ranger, J., Binkley, D., and Rothe, A., 2002. Impact of several common tree species of European temperate forests on soil fertility. *Annals of Forest Science*, 59(3): 233-253.
- Augusto, L., Dupouey, J. L., and Ranger, J., 2003. Effects of tree species on understory vegetation and environmental conditions in temperate forests. *Annals of Forest Science*, 60: 823-83.
- Badano, E.I., Cavieres, L.A., Molinga-Montenegro, M.A., and Quiroz, C.L., 2005. Slope aspect influences association pattern in the Mediterranean natural of central Chile. *Journal of Arid Environment*. 62: 93-108.
- Bailey, J.D., and Covington, W.W., 2002. Evaluating ponderosa pine regeneration rates following ecological restoration treatments in northern Arizona, USA. *Forest Ecology and Management*. 155: 271-278.
- Baker, A.C., and Murray, B. R., 2010. Relationships between leaf litter traits and the emergence and early growth of invasive *Pinus radiata* seedlings. *Weed Research*. 50: 586-596.
- Bakker, J.D., and Moore, M.M., 2007. Controls on vegetation structure in southwestern ponderosa pine forests, 1941 and 2004. *Ecology*. 88: 2305-2319.
- Balah, M., 2012. Allelopathic potential of *Jasonia montana* (wild plant) to control weeds of family *Convolvulaceae*. *Allelopathy Journal*. 29: 93-106.
- Balcha, G., 2008. Biological diversity and current *ex situ* conservation practices in Ethiopia. Institute of Biodiversity Conservation and Research, Addis Ababa.
- Baltaxe, R., 1966. Carte forestière du Liban, 1:200.000. FAO and Lebanese Government.
- Barbeito, I. S., 2009. Structure and natural regeneration in Iberian Pine forests implications for management. Thesis. Universidad Politecnica de Madrid. 166p.
- Barbeito, I., Pardos, M., Calama, R., and Cañellas, I., 2008. Effect of stand structure on Stone pine (*Pinus pinea* L.) regeneration dynamics. *Forestry*. 81: 617-629.
- Barbero, M., Loisel, R., Quezel, P., Richardson, D., and Romane, F., 1998. Pines of the Mediterranean Basin. In: Richardson, D.M., ed. *Ecology and biogeography of Pinus*, p. 153-170. Cambridge, UK, Cambridge University Press.
- Barbier, S., Gasselin, F., and Balandier, P., 2008. Influence of tree species on understory vegetation diversity and mechanisms involved: A critical review for temperate and boreal forests. *Forest ecology and management*. 254: 1-15.
- Barbier, S., Balandier, P. and Gasselin, F., 2009. Influence of several tree traits on rainfall partitioning in temperate and boreal forests: a review. *Annals of Forest Science*. 66: 1-11.

- Barney, C.W., 1951. Effects of soil temperature and light intensity on root growth of loblolly pine seedlings. *Plant Physiology*. 26: 146-163.
- Bartemucci, P., Messier, C., and Canham, C.O., 2006. Overstory influences on light attenuation patterns and understory plant community diversity and composition in southern boreal forests of Quebec. *Canadian Journal of Forest Research*. 36(9): 2065-2079.
- Baskin, C.C., Baskin, J.M., 2001. *Seeds. Ecology, Biogeography, and Evolution of Dormancy and Germination*. Academic Press, San Diego.
- Bates, S. L., Borden, J. H., Kermode, A. R., and Bennett, R. G. 2000a. Impact of *Leptoglossus occidentalis* (Hemiptera: Coreidae) on Douglas fir seed production. *J. Econ. Entomol.* 93: 1444-1451.
- Bates, S. L., Borden, J. H., Savoie, A., Blatt, S. E., Lait, G. C., Kermode, A. R., and Bennett, R. G., 2000b. Impact of feeding by *Leptoglossus occidentalis* (Hemiptera: Coreidae) on the major storage reserves of mature Douglas – fir (*Pinaceae*) seeds. *Canadian Entomologist*. 132: 91- 102.
- Bates., S.L., Strong, W.B., and Borden, J.H., 2002. Abortion and seed set in Lodgepole and Western White Pine Conelets following feeding by *Leptoglossus occidentalis* (Heteroptera: Coreidae). *Environmental Entomology*. 31: 1023 – 1029.
- Begon, M., Harper, J. L., and Townsend, C. R., 1990. *Ecology: Individuals, Populations and Communities*. Blackwell Scientific Publications. 945p.
- Beland, M., Agestam, E., Eko, P.-M., Gemmel, P., and Nilsson, U., 2000. Scarification and seedfall affects natural regeneration of Scots pine under two shelterwood densities and a clear-cut in southern Sweden. *The Scandinavian Journal of Forest Research*. 15: 247-255.
- Belkhouja, A., 2001. Evaluation et modélisation de la fructification du Pin pignon (*Pinus pinea* L.) au nord de la Tunisie. Mémoire du diplôme d'ingénieur. Ecole Nationale Forestière d'Ingénieurs. 79p.
- Bennett, A.F., Radford, J.Q., and Haslem, A., 2006. Properties of land mosaics: implications for nature conservation in agricultural environments. *Biological Conservation*. 133: 250-264.
- Bennie, J., Huntleya, B., Wiltshirea, A., Hill, M.O., and Baxtera, R., 2008. Slope, aspect and climate: Spatially explicit and implicit models of topographic microclimate in chalk grassland. *Ecological Modelling*. 216, 47-59.
- Berg, B., Hannus, K., Popoff, T., and Theander, O., 1980. Chemical components of Scots pine needles and needle litter and inhibition of fungal species by extractives. In: *Structure and function of northern coniferous forests. An ecosystem study* / ed. T. Persson. *Ecological Bulletins (Stockholm)*. 32: 391-400.
- Berjaoui, A., 1952. La distribution des essences forestières au Liban. *Revue forestière française*. 4: 833-837.
- Bertness, M. and Callaway, R.M., 1994. Positive interactions in communities. *Trends in Ecology and Evolution*. 9: 191–193.
- Bewley, J.D., and Black, M., 1994. *Seeds: Physiology of development and germination*. New York, 2nd Plenum Press.
- Beydoun, G.Y., and Stephan, J., 2005. National Forest Assessment Program Lebanon. Data Analysis Report by Genane Youness Beydoun - FAO Data Analysis Expert & Jean Stephan Agricultural Engineer, MOA.
- Bischoff, N., 1987. *Sylviculture en montagne, Guide pour la création et le traitement des forêts de montagne*. Berne : Office fédéral des forêts et de la protection du paysage. 385 p.

- Blamey, M., and Grey-Wilson, C., 1993. Mediterranean Wild Flowers. HarperCollins Publishers.
- Blanco, L., and Pereira, V., 2015. Anthropogenic disturbances and the natural vegetation regeneration: A case study of forest fragment located in a cuesta relief area, state of São Paulo, Brazil. *Open Journal of Forestry*. 5: 621–635.
- Blondel et Aronson, 1999. *Biology and Wildlife of the Mediterranean Region*. Oxford University Press, New York.
- Boll, T., Svenning, J.C., Vormisto, J., Normand, S., Grandez, C., and Balslev, H., 2005. Spatial distribution and environmental preferences of the piassaba palm *Aphandra Natalia* (*Arecaceae*) along the Pastaza and Urituyacu rivers in Peru. *Forest Ecology and Management*. 213, 175-183.
- Boncompagni, T., 1952. Alcune ricerche sulla biologia dei semi di *Pinus pinea* L. Tesi di Laurea. Ist Selvicoltura, Università di Firenze.
- Bong-Seop, K., 1992. Effect of pine allelochemicals on selected species in Korea. In: Rizvi, S. J. H., Rizvi, V. (Eds.), *Allelopathy: Basic and Applied Aspects*. Chapman and Hall, London. 205-241.
- Bonnet-Masimbekt, S., 1975. Influence de la température d'extraction sur la germination et la conservation des graines de Pin maritime. *Revue Forestière Française*. 27: 196-200.
- Borrero Fernández, G., 2004. El pino piñonero (*Pinus pinea* L.) en Andalucía: Ecología, distribución y selvicoltura. Consejería de Medio Ambiente. Junta de Andalucía. Sevilla (España).
- Bouachir, B.B., Khorchani, A., Guibal, F., El Aouni, M.H., and Khaldi, A., 2017. Dendroecological study of *Pinus halepensis* and *Pinus pinea* in northeast coastal dunes in Tunisia according to distance from the shoreline and dieback intensity. *Dendrochronologia*. 45: 62-72.
- Boullard, B., 1961. Influence du photopériodisme sur la mycorhization de jeunes conifères. *Bulletin de la Société linnéenne de Normandie*. 2 : 30-46.
- Boydak, M., Dirik, H., Tilki, F., and Calikoglu, M., 2003. Effects of water stress on germination in six provenances of *Pinus brutia* seeds from different bioclimatic zones in Turkey. *Turkish Journal of Agriculture*. 29: 91-97.
- Bracalani, M., Benedettelli, S., Croci, F., Terreni, P., Tiberi, R., and Panzavolta, T., 2013. Cone and seed pests of *Pinus pinea*: assessment and characterization of damage. *Journal of Economic Entomology*. 106: 229-234.
- Braun-Blanquet, J., 1932. *Plant Sociology*. McGraw-Hill Book Company, New York.
- Brearley, F.Q., Press, M.C., and 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., and Aussenac, G., 1995. Effects of thinning on soil and tree water relations. Transpiration and growth in an oak forest (*Quercus petrae* (Matt.)). *Tree Physiology*. 15: 295-306
- Bronstein, J. L., 1994. Conditional outcomes in mutualistic interactions. *Trends in Ecology and Evolution*. 9: 214-217.
- Brown, K.R., Zobel, D.B., Zasada, J.C., 1988. Seed dispersal, seedling emergence, and early survival of *Larix laricina* (Du Roi) K. Koch in the Tanana Valley, Alaska. *Canadian Journal of Forest Research*. 18: 306-314.
- Bruno, J.F., Stachowicz, J.J., and Bertness, M.D., 2003. Inclusion of facilitation into ecological theory. *Trends in Ecology & Evolution*. 18: 119-125.

- Burrascano, S., Sabatini, F.M., and Blasi, C., 2011. Testing indicators of sustainable forest management on understory composition and diversity in southern Italy through variation partitioning. *Plant Ecology*. 212: 829-841.
- Burton, J.I., Mladenoff, D.J., Clayton, M.K., and Forrester, J.A., 2011. The roles of environmental filtering and colonization in the fine-scale spatial patterning of ground-layer plant communities in north temperate deciduous forests. *Journal of Ecology*. 99: 764-776.
- Burt-Smith, J. P., and Tilman, D., 2003. Seedling resistance to herbivory as a predictor of relative abundance in a synthesized prairie community. *Oikos*. 101: 345-353.
- Cabanettes, A., and Rapp, M., 1981. Biomasse, minéralomasse et productivité d'un écosystème à pins pignons (*Pinus pinea* L.) du littoral méditerranéen. 3. Croissance. *Acta Oecologica. Oecologia Plantarum*. 16: 121-136.
- Cahill, J.F., 1999. Fertilization effects on interactions between above- and belowground competition in an old field. *Ecology*. 80: 466-480.
- Calama, R., Canãdas, N., and Montero, G., 2003. Inter-regional variability in site index models for even-aged stands of stone pine (*Pinus pinea* L.) in Spain. *Annals of Forest Science*. 60: 259-269.
- Calama, R., and Montero, G., 2007. Cone and seed production from stone pine (*Pinus pinea* L.) stands in Central Range (Spain). *European Journal of Forest Research*. 126: 23-35.
- Calama, R., Madrigal G., Candela J.A. and Montero G., 2007. Effects of fertilization on the production of an edible forest fruit: stone pine (*Pinus pinea* L.) nuts in south-west Andalusia. *Investigación Agraria. Sistemas Y Recursos Forestales*. 16: 241-252.
- Calama, R., Gordo, J., Mutke, S., and Montero, G., 2008. An empirical ecological-type model for predicting stone pine (*Pinus pinea* L.) cone production in the Northern Plateau (Spain). *Forest Ecology and Management*. 255: 660-673.
- Calama, R., Mutke, S, Tomé, J, Gordo, J, Montero, G and Tomé, M, 2011. Modelling spatial and temporal variability in a zero-inflated variable: the case of stone pine (*Pinus pinea* L.) cone production. *Ecology Modeling*. 222: 606-618.
- Calama, R., Madrigal, G., Manso, R., Garriga, E., Gordo, F.J., and Pardos, M., 2012. Germinación, emergencia y supervivencia de regenerado en *Pinus pinea* L. In: Gordo, J., Calama, R., Pardos, M., Bravo, F., and Montero, G., 2012. La regeneración natural de los pinares en los arenales de la Meseta Castellana. Instituto Universitario de Investigación en Gestión Forestal Sostenible (Universidad de Valladolid-INIA), Valladolid.
- Calama, R., Manso, R., De-Dios-García, J., Madrigal, G., Conde, M., Del Río M. and Pardos, M., 2014. Linking climate, competition and growth: modelling annual tree diameter increment in even-aged forests of *Pinus pinea* L. In: 5 th International Conference on Mediterranean Pines (medpine5) Solsona, Spain.
- Calama, R., Manso, R., Lucas-Borja, M., Espelta, J., Piqué, M., Bravo, F., del Peso, C., and Pardos, M., 2017a. Natural regeneration in Iberian pines: A review of dynamic processes and proposals for management. *Forest Systems*. 26: 20.
- Calama, R., Fortin M, Pardos M, Manso R, 2017b. Modelling spatiotemporal dynamics of *Pinus pinea* cone infestation by *Dioryctria mendacella*. *Forest Ecology and Management*. 389: 136-148.
- Caldeira, M.C., Ibáñez, I., Nogueira, C., Bugalho, M.N., Lecomte, X., Moreira, A., and 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., 1995. Positive interactions among plants. *The Botanical Review*. 61: 306-349.

- Callaway, R.M., and Walker, L.R., 1997. Competition and facilitation: A synthetic approach to interactions in plant communities. *Ecology*. 78: 1958-1965.
- Callaway, R.M., 2007. *Positive Interactions and Interdependence in Plant Communities*. Springer, Dordrecht, The Netherlands. 404p.
- Campo, J.G., Alberto, F., Hodgson, J., Garcia-Ruiz, J., and Montserrat-Marti, G., 1999. Plant community patterns in a gypsum area of NE Spain, interactions with topographic factors and soil erosion. *Journal of Arid Environment*. 41: 401-410.
- Casper, B.B., and Jackson, R.B., 1997. Plant Competition Underground. *Annual Review of Ecology and Systematics*. 28: 545-570.
- Castellani, C., 1979. Studio sull'incremento diametrico stagionale delle più importanti specie forestali che popolano i boschi italiani. *Annali Istituto Sperimentale Assesamento e Alpicoltura*, Vol. 7. Trento.
- Castro, J. F., Bento, J., and Rego, F., 1990. Regeneration of *Pinus pinaster* forests after wildfire. Pages 71-76 in J.G. Goldammer and M.J. Jenkins (eds.), *Fire and ecosystem dynamics. Mediterranean and northern perspectives*. SPB Academic Publishing.
- Castro, J., Gómez, J.M., García, D., Zamora, R., and Hódar, J.A., 1999. Seed predation and dispersal in relict Scots pine forests in southern Spain. *Plant Ecology*. 145: 115-123.
- Castro, J., Zamora, R., and Hódar, J.A., 2002. Mechanisms blocking *Pinus sylvestris* colonization of Mediterranean mountain meadows. *Journal of Vegetation Science*. 13: 725-731.
- Castro, J., Zamora, R., Hódar, J.A., and Gómez, J.M., 2005. Ecology of seed germination of *Pinus sylvestris* L. at its southern, Mediterranean distribution range. *Investigación Agraria: Sistemas y Recursos Forestales*. 14: 143-152.
- Castro, J., Zamora, R., Hódar, J.A., Gómez, J. M., and Gómez-Aparicio, L., 2004. Benefits of using shrubs as nurse plants for reforestation in Mediterranean mountains: a 4-year study. *Restoration Ecology*. 12: 352-58.
- Catalan, G., 1998. Current situation and prospects of the stone pine as nut producer. *NUCIS Newsletter*. FAO, CIHEAM, IRTA.
- Choler, P., Michalet, R. and Callaway, R.M., 2001. Facilitation and competition on gradients in alpine plant communities. *Ecology*. 82: 3295-3308.
- Chomel, M., Fernandez, C., Bousquet-Mélou, A., Gers, C., Monnier, Y., and Santonja, M., 2014. Secondary metabolites of *Pinus halepensis* alter decomposer organisms and litter decomposition during afforestation of abandoned agricultural zones. *Journal of Ecology*. 102: 411-424.
- Chou, C. H., and Waller, G. R., 1980. Possible allelopathic constituents of *Coffea arabica*. *Journal of chemical ecology*. 6: 643-654.
- Chou, C. H., 1999. Roles of allelopathy in plant biodiversity and sustainable agriculture. *Critical Reviews in Plant Sciences*. 18: 609-636.
- Chouchani, B., Khouzami, M., and Quézel, P., 1975. A propos de quelques groupements forestiers du Liban. *Ecologia Mediterranea*. 1: 63-77.
- Christensen, J.H., Hewitson, B., Busuioc, A., Chen, A., Gao, X., Held, I., Jones, R., Kolli, R.K., Kwon, W.T., Laprise, R., Magaña Rueda, V., Mearns, L., Menéndez, C.G., Räisänen, J., Rinke, A., Sarr, A., and Whetton, P., 2007. Regional climate projections. In: *Climate Change 2007: The Physical Science Basis. Contribution of Working Group I to the Fourth Assessment Report of the Intergovernmental Panel on Climate Change*. Cambridge University Press, Cambridge, EE.UU.
- Christine, S., and McCarthy, C., 2005. Relationship of understory diversity to soil nitro-gen, topographic variation and stand age in an eastern Oak forest, USA. *Forest Ecology and Management*. 217: 229-243.

- Coblentz, D., and Riitters, K.H., 2004. Topographic controls on the regional-scale biodiversity of the South-Western USA. *Journal of Biogeography*. 31: 1125-1138.
- Coblentz, D., and Keating, P.L., 2008. Topographic controls on the distribution of tree islands in the high Andes of South-Western Ecuador. *Journal of Biogeography*. 35: 2026-2038.
- Cole, M., 1982. The Influence of Soils, Geomorphology and Geology on the Distribution of Plant Communities in Savanna Ecosystems. *In*: Huntley B.J., Walker B.H. (eds) *Ecology of Tropical Savannas. Ecological Studies (Analysis and Synthesis)*. 42. Springer, Berlin, Heidelberg.
- Coll, L., Balandier, P., Picon-Cochard, C., Prévosto, B., and Curt, T., 2003. Competition for water between beech seedlings and surrounding vegetation in different light and vegetation composition conditions. *Annals of Forest Science*. 60: 593-600.
- Coll, L., Balandier, P., and Picon-Cochard, C., 2004. Morphological and physiological responses of beech seedlings to grass-induced belowground competition. *Tree Physiology*. 24: 45-54.
- Collet, C., Frochot, H., et Ningre, F., 1999. Développement de jeunes chênes soumis à une compétition souterraine. *Revue forestière française*. 51: 298-308.
- Collis-George, N., and Sands, J. E., 1959. The control of seed germination by moisture as a soil physical property. *Australian Journal of Agriculture Research*. 10: 628-636.
- Compton, J.E., Boone, R.D., Motzkin, G., and Foster, D.R., 1998. *Oecologia*. 116: 536-542.
- Copeland, L. O. and McDonald, M. B., 2001. *Principles of seed science and technology. Fourth Edition*. Kluwer Academic Publishers. 467 p.
- Coppen, J.J.W. and Hone, G.A., 1995. *Gum Naval Stores: Turpentine and Rosin from Pine Resin. 2nd Edition*. Natural Resources Institute, Food and Agriculture Organization, Rome, Italy, ISBN-13: 9789251036846. p. 62.
- Cotillas, M., Sabaté, S., Gràcia, C., and Espelta, J.M., 2009. Growth response of mixed Mediterranean oak coppices to rainfall reduction: Could selective thinning have any influence on it? *Forest Ecology and Management*. 258: 1677-1683
- Craine, J.M., and Dybziński, R., 2013. Mechanisms of plant competition for nutrients, water and light. *Functional Ecology*. 27: 833-840.
- Cutini, A., 2002. *Pinus pinea* L. *In*: Pines of silvicultural importance: compiled from the forestry compendium. CAB International, CABI. 608p.
- Cutini, A., Chianucci, F., Giannini, T., Manetti, M.C., and Salvati, L., 2015. Is anticipated seed cutting an effective option to accelerate transition to high forest in European beech (*Fagus sylvatica* L.) coppice stands? *Annals of Forest Sciences*. 72: 631-640.
- Daniel, T.W., and Schmidt, J., 1972. Lethal and nonlethal effects of the organic horizons of forested soils on the germination of seeds from several associated conifer species of the Rocky Mountains. *Canadian Journal of Forest Research*. 2: 179-184.
- Darwich, T., Assaker, A., Faour, G., Noun, M., Harfouche, R. and Poupet, P. 2011. Utilisation de la télédétection et des techniques SIG pour l'évaluation et la cartographie des risques des feux de forêts dans le bassin versant de Naher Ibrahim. *In Press*. Toulouse.
- De Chantal, M., 2003. The effects of site and soil properties on the establishment and early development of *Pinus sylvestris* and *Picea abies* regenerated from seeds. Helsinki University, Department of Forest Ecology, Dissertation. ISBN 952-10-0992-6.
- De Luis, M., Gričar, J., Čufar, K., and Raventós, J., 2007. Seasonal dynamics of wood formation in *Pinus halepensis* from dry and semi-arid ecosystems in Spain. *IAWA J*. 28: 389-404.

- Debelis, P. Bozzo, A., Barrios, B., and Bujan, A., 2005. The relationship between soil characteristics and vegetation as a function of landform position in an area of the Flooding Pampa. *Spanish Journal of Agricultural Research*. 3(2): 232-242.
- Dehane, B., Madrigal, J., Hernando, C., Bouhraoua, R., and Guijarro, M., 2015. New bench-scale protocols to characterize flammability and fire resistance of trees: application to Algerian cork. *Journal of Fire Sciences*. 33: 202–217.
- del Cerro Barja, A., Martínez-García, E., Abellán, M., and López, R., 2009. Influence of stand density and soil treatment on the Spanish Black Pine (*Pinus nigra* Arn. ssp. *Salzmannii*) regeneration in Spain. *Investigación agraria. Sistemas y recursos forestales*. 18: 167-180.
- Dereix, C., Charpin-Ohannessian, A., Khouzami, M., Safi, S., Zreik, R., El-Hanna, C., Hanna, K., Assaf, N., El-Riachy, R., Habr, A., Munzer, M.-H., and Fortunat, L., 1999. Récolte et Conservation des Graines forestières, Pépinière de plants forestiers, Reboisement. European Union and Lebanese Ministry of Agriculture.
- Differt, J., 2001. Phénologie des espèces arborées. Synthèse bibliographique Analyse des données du Réseau National de Suivi à long terme des Ecosystèmes Forestiers. ENGREF. 97p.
- Diwold, K., Dullinger, S., and Dirnböck, T., 2010. Effect of nitrogen availability on forest understorey cover and its consequences for tree regeneration in the Austrian limestone Alps. *Plant Ecology*. 209: 11-22.
- Djaziri, A., 1971. Étude stationnelle du Pin pignon en Italie. I.N.R.F., Tunisie, Variété scientifique. 94 p.
- Drapier, J., 1985. Les Difficultés de régénération naturelle du Sapin (*Abies alba* Mill) dans les Vosges. Étude écologique. *Revue forestière française*. 37 : 45-55.
- Drewa, P.B., Platt, W.J., Kwit, C., and Doyle, T.W., 2008. Stand structure and dynamics of sand pine differ between the Florida panhandle and peninsula. *Plant Ecology*. 196: 15–25.
- Dubertret, L., 1943. Lithological map of Eastern Border of the Mediterranean. Scale 1/500 000. Fighting French Delegation - General in the Levant. Geological Section. Beirut.
- Dubertret, L., 1951. Carte géologique au 50.000e. Feuille de Beyrouth. Institut Géographique National, Paris. 66 p.
- Dubertret, L., 1955. Beirut. Carte Géologique du Liban au 1/200000. République Libanaise, Ministère Des Travaux Publics. Beyrouth.
- Dubertret, L., 1966. Liban, Syrie et bordures des pays voisins: tableau stratigraphique avec cette carte géologique au millionième, Notes et Mémoires sur le Moyen-Orient. 8, 251-358.
- Duchaufour, P., and Rousseau, L.Z., 1959. Les Phénomènes d'intoxication des plantules de résineux par le manganèse dans les humus forestiers. *Revue forestière française*. 11: 835-847.
- Dufour, A., Gadallah, F., Wagner, H.H., Guisan, A., and Buttler, A., 2006. Plant species richness and environmental heterogeneity in a mountain landscape: effects of variability and spatial configuration. *Ecography*. 29: 573-584.
- Duncan, R.S., and Linhoss, J.E., 2005. Regeneration of Virginia pine (*Pinus virginiana*) following southern pine beetle (*Dendroctonus frontalis*) outbreak in the Sipsey Wilderness, Alabama. *Forest Ecology and Management*. 212: 65-74.
- Dupouey, J.L., Dambrine, E., Laffite, J.D., and Moares, C., 2002. Irreversible impact of past land use on forest soils and biodiversity. *Ecology*. 83: 2978-2984.

- Dutta, G., and Devi, A., 2013. Plant diversity, population structure, and regeneration status in disturbed tropical forests in Assam, northeast India. *Journal of Forestry Research*. 24(4):715-720.
- Earle, C.J. 2009. *Pinus pinea*. The gymnosperm database. Accessed 7 June 2010. www.conifers.org/pi/pin/pinea.htm
- Egli, S., and Brunner, I., 2002. Les mycorhizes. Une fascinante biocénose en forêt. Notice pour le praticien, 35. Birmensdorf, Institut fédéral de recherches WSL. 8 p.
- El-Fadel, M., Sadek, S., & Chahine, W., 2001. Environmental Management of Quarries as Waste Disposal Facilities. *Environmental management*. 27 : 515-531.
- Ellsworth, J.W., Harrington, R.A., and Fownes, J.H., 2004. Seedling emergence, growth, and allocation of Oriental bitterweet: effects of seed input, seed bank, and forest floor litter. *Forest Ecology and Management*. 190: 255-264.
- Encyclopédie Imago Mundi. Gymnospermes : développement de l'œuf, germination. Disponible sur: <http://www.cosmovisions.com/gymnospermesDeveloppement.htm>
- Escudero, A., Barrero, S. and Pita, J. M., 1997. Effects of high temperatures and ash on seed germination of two Iberian pines (*Pinus nigra* ssp. *Salzmanni*, *P. sylvestris* var. *iberica*). *Annals of Forest Science*. 54: 553-562.
- Everham, E., Myster, R., and VanDeGenachte, E, 1996. Effects of light, moisture, temperature, and litter on the regeneration of five tree species in the tropical montane wet forest of Puerto Rico. *American Journal of Botany*. 83: 1063-1068.
- Ewers, B.E., Mackay, O.S., Gower, S.T., Ahl, O.E., Burrows, S.N., and Samanta, S. S., 2002. Tree species effects on stand transpiration in northern Wisconsin. *Water Resources Research*. 38: 8-1.
- Facelli, J.M., and Pickett, S.T.A., 1991. Plant litter: its dynamics and effects on plant community structure. *The Botanical Review*. 57: 1-32.
- Facelli, J.M., and Pickett, S.T.A., 1991a. Indirect effects of litter on woody seedlings subject to herb competition. *Oikos*. 62: 129-138.
- Facelli, M.J., and Pickett, S.T.A., 1991b. Plant litter: light interception and effects on an old-field plant community. *Ecology*. 72: 1024-1031.
- Fady, B., Fineschi, S., and Vendramin, G.G., 2004. Euforgen Technical guidelines for genetic conservation and use for Italian stone pine (*Pinus pinea*). International Plant Genetic Resources Institute, Rome, Italy. 6pp.
- Fallour, D., B., Fady, and F., Lefevre., 1997. Study of isozyme variation in *Pinus pinea* L.: Evidence for low polymorphism. *Silvae Geneticae*. 46: 201-207.
- FAO, 1991. Non-wood forest products: the way ahead, FAO Forestry. Rome. 97p.
- FAO, 2006. Guidelines for soil description. ISBN 92-5-105521-1.
- FAO, 2010. Global forest resources assessment 2010 country report Lebanon, FAO, Rome, 2010.
- FAO, 2010. Global Forest Resources Assessment. Country Report - Lebanon. FRA2010/114 Rome, 2010.
- FAO, 2016. Non-wood forest product - Value chains in Lebanon. ISBN 978-92-5-109530-0.
- Faour, 2014. Evaluating urban expansion using remotely-sensed data in Lebanon. *Lebanese Science Journal*. 16: 23-31.
- Felippe, G.M., 1978. Estudos de germinacao, crescimento e floracao de *Bidens pilosa* L. *Revista do Museo Paulista*. 25: 183-217.
- Fernandez, C.B., Lelong, B., Vila, J.P., Mevy, C., Robles, S., Greff, S., Dupouyet, A., and Bousquet-Mélou, A., 2006. Potential allelopathic effect of *Pinus halepensis* in the secondary succession: an experimental approach. *Chemoecology*. 16: 97-105.

- Fernandez, C., Voiritot, S., Mévy, J.P., Vila, B., Ormeño, E., Dupouyet, S., and 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.
- Fernandez, C., Monnier, Y., Ormeño, E., Baldy, V., Greff, S., Pascqualini, V., Mévy, J. P., and Bousquet-Mélou, A. 2009. Variations in allelochemical composition of leachates of different organs and maturity stages of *Pinus halepensis*. *Journal of Chemical Ecology*. 35: 970-979.
- Fernandez, C., Santonja, M., Gros, R., Monnier, Y., Chomel, M., Baldy, V., and 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., Monnier, Y., Santonja, M., Gallet, C., Weston, L.A., Prévosto, B., Saunier, A., Baldy, V., and 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. 1-14: 594.
- Ferrari, L., 1950. Alcune ricerche sulla biologia dei semi di *Pinus pinea* L. *Pinus halepensis* Mill. Tesi di Laurea. Ist. Selvicoltura. Università di Firenze.
- Finlayson, C., Giles Pacheco, F., Rodriguez-Vidal, J., Fa, D.A., Gutierrez Lopez, J.M., Santiago Perez, A., Finlayson, G., Allue, E., Baena Preysler, J., Caceres, I., Carrion, J.S., Fernandez Jalvo, Y., GleedOwen, C.P., Jimenez Espejo, F., Lopez, P., Lopez Saez, J.A., Riquelme Cantal, J.A., Sanchez Marco, A., Giles Guzman, F., Brown, K., Fuentes, N., Valarino, C.A., Villalpando, A., Stringer, C.B., Martinez Ruiz, F., and Sakamoto, T., 2006. Late survival of Neanderthals at the Southern most extreme of Europe. *Nature*. 443: 850–853.
- Fisher, M.A., and Fuel, P.Z., 2004. Changes in forest vegetation and arbuscular mycorrhizae along a steep elevation gradient in Arizona. *Forest Ecology and Management*. 200: 293-311.
- Fitter, A., 2003. Making Allelopathy Respectable. *Science*. 301: 1337-1338.
- Fletcher, A.M., 1992. Flower, fruit and seed development and morphology. In: seed manual for forest trees, A.G.Gordon (ed.), London, Forestry Commission, bulletin. 83: 59-70.
- Ford-Robertson, F.C., 1971. Terminology of Forest Science, Technology, Practice and Products. English language version. The Multilingual Forestry Terminology Series No. 1.
- Ford-Robertson, F.C., 1971. Terminology of Forest Science, Technology, Practice and Products. English language version. The Multilingual Forestry Terminology Series No. 1. Society of American Foresters, Washington, D.C. 349p.
- Francini, E., 1958. Ecologia comparata di *Pinus halepensis* Mill., *Pinus pinaster* Sol. e *Pinus pinea* L. sulla base del comportamento del gametofito femminile. *Annali Accademia Italiana di Scienze Forestali*, Firenze. 7: 107-173.
- Freire, J., Rodrigues, G.C., and Tomé, M., 2019. Climate Change Impacts on *Pinus pinea* L. Silvicultural System for Cone Production and Ways to Contour Those Impacts: A Review Complemented with Data from Permanent Plots. *Forests*. 10: 169.
- Freire, J.P.A., Tomé, M., Silva, C.S., and Telles, M.R., 2016. Silvicultural guidelines for managing *P. pinea* stands in a southeastern Portuguese region for cone production. In: Revised Silvicultural Guidelines for Selected MPT and NWFPS. StarTree Deliverable 2.3; Sheppard, J., Mangold, L., Spiecker, H., Eds.; FP7 Project No 311919 KBBE.2012.1.2-06; European Commission: Brussels, Belgium, 2016; p. 113.

- Frochot, H., Picard, J.F., et Dreyfus, P., 1986. La Végétation herbacée, obstacle aux plantations. *Revue forestière française*, vol.38, n° 3 spécial. Production des plants forestiers et plantations, pp. 271-279.
- Gallet, C., and Lebreton, P., 1989. Profils phytochimiques au sein d'une pessière d'altitude. *Acta Biologica Montana*. 9: 143-152.
- Ganatsas, P.P., and Tsakalimi, M.N., 2007. Effect of light conditions and salinity on germination behaviour and early growth of umbrella pine (*Pinus pinea* L.) seed. *The Journal of Horticultural Science and Biotechnology*. 82: 605-610.
- Ganatsas, P., Tsakalimi, M., and Thanos, C., 2008. Seed and cone diversity and seed germination of *Pinus pinea* in Strofylia site of the Natura 2000 Network. *Biodiversity Conservation*. 17: 2427-2439.
- Garcia-Fayos, P., Garcia-Ventoso, B. and Cerda, A., 2000. Limitations to plant establishment on eroded slopes in south-eastern Spain. *Journal of Vegetation Science*. 11: 77-86.
- García-Palacios, P., Maestre, F., Bardgett, R., and de Kroon, H., 2012. Plant responses to soil heterogeneity and global environmental change. *Journal of Ecology*. 100: 1303-1314.
- Gauch, H.G., and Wentworth, T.R., 1976. Canonical correlation analysis as an ordination technique. *Vegetation*. 33: 17-22.
- Gaudin, S., 2015. La typologie des peuplements : un outil pour mieux connaître l'état des chênaies à l'échelle régionale. *Forêt.Nature*. 135: 32-39.
- Gaudio, N., 2010. Interactions pour la lumière au sein d'un écosystème forestier entre les arbres adultes, les jeunes arbres et la végétation du sous-bois. Thèse de doctorat. *Ecosystèmes forestiers*. Université d'Orléans.
- Gaudio, N., Balandier, P., Perret, S., and Ginisty, C., 2011. Growth of understorey Scots pine (*Pinus sylvestris* L.) saplings in response to light in mixed temperate forest. *Forestry*. 84: 187-195.
- Gavinet, J., Santonja, M., Baldy, V., Hashoum, H., Peano, S., Tchong, T., Gros, R., Greff, S., Fernandez, C., and Bousquet-Mélou, A., 2019. Phenolics of the understory shrub *Cotinus coggygria* as driver of Mediterranean oak forests diversity and dynamics. *Forest Ecology and Management*. 441: 262-270.
- Gégout, J., and Houillier, F., 1996. Canonical correspondence analysis for forest site classification. A case study. *Annales des sciences forestières, INRA/EDP Sciences*, 1996. 53: 981-990.
- Gèze, B., 1956. Carte de Reconnaissance des Sols du Liban au 1/2000000. Notice Explicative. Lebanese Ministry of Agriculture.
- Goldberg, D.E., and Landa, K., 1991. Competitive effect and response: hierarchies and correlated traits in the early stages of competition. *Journal of Ecology*. 79: 1013-1030.
- Gómez, J., García, D., and Zamora, R., 2003. Impact of vertebrate acorn- and seedling-predators on a Mediterranean *Quercus pyrenaica* forest. *Forest Ecology and Management*. 180: 125-134.
- Gomez, J.M., 2004. Bigger is not always better: conflicting selective pressures on seed size in *Quercus ilex*. *Evolution*. 58:71-80.
- Gómez-Aparicio, L., Gómez, J.M., Zamora, R., and Boettinger, J.L., 2005a. Canopy vs. soil effects of shrubs facilitating tree seedlings in Mediterranean mountain ecosystems. *Journal of Vegetation Science*. 16: 191-198.
- Gómez-Aparicio, L., Valladares, F., Zamora, R., and Quero, J.L., 2005b. Response of tree seedlings to the abiotic heterogeneity generated by nurse shrubs: an experimental approach at different scales. *Ecography*. 28: 757-768.

- Gómez-Aparicio, L., 2008. Spatial patterns of recruitment in a Mediterranean tree (*Acer opalus* subsp. *granatense*): linking the fate of seeds, seedlings, and saplings in heterogeneous landscapes at different scales. *Journal of Ecology*. 96: 1128-1140.
- Gonçalves, A and Pommerening, A, 2011. Spatial dynamics of cone production in Mediterranean climates: A case study of *Pinus pinea* L. in Portugal. *Forest Ecology and Management*. 266: 83-93.
- Gonçalves, A.C., Afonso, A., Pereira, D.G., and Pinheiro, A., 2016. Influence of umbrella pine (*Pinus pinea* L.) stand type and tree characteristics on cone production. *Agroforestry systems*. 91: 1019-1030.
- Gordo, J., Calama, R., Rojo, L.I., Madrigal, G., Álvarez, D., Mutke, S., Montero, G. and Finat, L., 2009. Experiencias de clareos en masas de *Pinus pinea* L. en la Meseta Norte. Dans : Summaries of the Spanish fifth forestry congress. SECF-Junta de Castilla y León. 2009.
- Green, J.J., Dawson, L.A., Proctor, J., and Duff, E.I., 2005. Root dynamics in a tropical rain forest. *Plant Soil*. 276: 23-32.
- Grieve, M., 1984. *A Modern Herbal*, Penguin. Savvas Publishing.
- Grime, J. P., 1973. Competitive Exclusion in Herbaceous Vegetation. *Nature*. 242: 344-347.
- Grime, J.P., 1977. Evidence for the existence of three primary strategies in plants and its relevance to ecological and evolutionary theory. *American Naturalist*. 3: 1169-1194.
- Grongroft, A., Petersen, A., and Miehlich, G., 2003. Edaphical diversity and biodiversity in mutual dependency project, ID: 01 LC 0024; BIOTA AFRICA So2.
- Grubb, P.J., 1977. The maintenance of species-richness in plant communities: The importance of the regeneration niche. *Biological Review*. 52:107-145.
- Guignabert, A., Delerue, F. Gonzalez, M. Augusto, L., and Bakker, M.R., 2018. Effects of Management Practices and Topography on Ectomycorrhizal Fungi of Maritime Pine during Seedling Recruitment. *Forests*. 9: 1-17.
- Guijas, C., Montenegro-Burke, J. R., Domingo-Almenara, X., Palermo, A., Warth, B., and Hermann, G., 2018. METLIN: A Technology Platform for Identifying Knowns and Unknowns. *Analytical Chemistry*. 90: 3156-3164.
- Hacskeylo, E., and Snow, G., 1959. Relation of soil nutrients and light to prevalence of mycorrhizae on pine seedlings. Station Paper NE-125. Upper Darby, PA: U.S. Department of Agriculture, Forest Service, Northeastern Forest Experiment Station. 13 p.
- Hadas, A., and Russo, D., 1974. Water uptake by seeds as affected by water stress, capillary conductivity, and seedsoil water contact. I. Experimental study. *Agronomy Journal of Forest Research*. 66: 643-647.
- Halabi, A.E., Mitri, G. and Jazi, M., 2014. Monitoring post-fire forest regeneration of *Pinus brutia* in North Lebanon. *Imprensa da Universidade de Coimbra*. Chapter 2: Fire Ecology, *Advances in Forest Fire research*. 564-567.
- Hardegree, S.P., and Emmerich, W.E., 1990. Effect of polyethylene glycol exclusion on the water potential of solution saturated filter paper. *Plant Physiology*. 92: 462-466.
- Haroutunian, G., Chojnacky, C.D., El Riachy, R., and Chojnacky, C.C., 2017. Reducing reforestation costs in Lebanon: Adaptive field trials. *Forests*. 8: 169.
- Harper, J.L., 1977. *Population biology of plants*. London, Academic Press.
- Harrington, T.B., and Edwards, M.B., 1999. Understory vegetation, resource availability, and litterfall responses to pine thinning and woody vegetation control in longleaf pine plantations. *Canadian Journal of Forest Research*. 29: 1055-1064.
- Hartmann, T., 2007. From waste products to ecochemicals: Fifty years research of plant secondary metabolism. *Phytochemistry*. 68: 2831-2846.

- Hashoum, H., Santonja, M., Gauquelin, T., Saatkamp, A., Gavinet, J., Fernandez, C., and Bousquet-Mélou, A., 2017. Biotic interactions in a Mediterranean oak forest: role of allelopathy along phenological development of woody species. *European Journal of Forest Research*. 136: 699-710.
- Herranz, J.M., Ferrandis, P., Copete, M.A., and Martinez-Duro, 2006. Effect of allelopathic compounds produced by *Cistus ladanifer* on germination of 20 Mediterranean taxa. *Plant Ecology*. 184: 259-272.
- Heydari, M., Omidipour, R., Abedi, M., and Baskin, C., 2017. Effects of fire disturbance on alpha and beta diversity and on beta diversity components of soil seed banks and above ground vegetation. *Plant Ecology and Evolution*. 150(3): 247-256.
- Hicke, J.A., and Jenkins, J.C., 2008. Mapping lodgepole pine stand structure susceptibility to mountain pine beetle attack across the western United States. *Forest Ecology and Management*. 255: 1536-1547.
- Hilton, J. R., 1984. The influence of temperature and moisture status on the photoinhibition of seed germination in *Bromus sterilis* L. by the far-red absorbing form of phytochrome. *New Phytologist*. 97: 369-374.
- Holmgren, M., Scheffer, M. and Huston, M.A., 1997. The Interplay of Facilitation and Competition in Plant Communities. *Ecology*. 78: 1966-1975.
- Holzappel, C., Tielbörger, K., Pavag, H.A., Nigel, J., and Sternbeug, H., 2006. Annual plant-shrub interactions along an aridity gradient. *Basic and Applied Ecology*. 7: 268-279.
- Howes, F. N., 2001. *Vegetable Gums and Resins*, Faber, 188 pp.
- Huxley, A., Griffiths, M., and Levy, M., 1992. *The New RHS Dictionary of Gardening*. MacMillan Press, London. ISBN: 0333770188. 3000 p.
- Inderjit, N.A., and Callaway, R.M., 2003. Experimental designs for the study of allelopathy. *Plant and soil*. 256: 1-11.
- Inderjit, N.A., and Duke, S.O., 2003. Ecophysiological aspects of allelopathy. *Planta*. 217: 529-539.
- Inderjit, Wardle, D., Karban, R., and Callaway, R.M., 2011. The ecosystem and evolutionary contexts of allelopathy. *Trends in Ecology & Evolution*. 26: 655-662.
- Ingestad, T., 1979. Mineral nutrient requirements of *Pinus silvestris* and *Picea abies* seedlings. *Physiologia Plantarum*. 45: 373-380.
- ISO, 2005. ISO 10390:2005(fr), Qualité du sol, détermination du pH., <https://www.iso.org/obp/ui/#iso:std:iso:10390:ed-2:v1:fr>
- Itoh, A., 1995. Effects of forest floor environment on germination and seedling establishment of two Bornean rainforest emergent species. *Journal of Tropical Ecology*. 11: 517-527.
- Izhaki, I., Henig-Sever, N., and Ne'eman, G., 2000. Soil seed banks in Mediterranean Aleppo pine forests: the effect of heat, cover and ash on seedling emergence. *Journal of Ecology*. 88: 667-675.
- Jäärats, A., Sims, A. and Seemen, H. 2012. The effect of soil scarification on natural regeneration in forest microsites in Estonia. *Baltic Forestry*. 18: 133-143.
- Jafari, M., Biniaz, M., Janfaza, E., Nematollahi, J., and Karimpour Reyhan, M., 2009. Relationship between Soil Characteristics and Vegetation Types in Damghan. *Desert*. 17: 129-135.
- Jaja, N., 2016. *Understanding the Texture of Your Soil for Agricultural Productivity*. Publication CSES-162P. Virginia State University.
- Jamagne M., Bétrémieux R., Bégon J.C., and Mori A., 1977. Quelques données sur la variabilité dans le milieu naturel de la réserve en eau des sols. *Bulletin Technique d'Information*. 324-325: 627-641.

- Javad, M., Mehdi, H., and Prévosto, B., 2017. Effects of vegetation patterns and environmental factors on woody regeneration in semi-arid oak-dominated forests of western Iran. *Journal of Arid Land*. 9(3): 368-378.
- Jensen, T. S., 1988. Variability of Norway spruce (*Picea abies* L.) needles; performance of spruce sawflies (*Gilpinia hercyniae* Htg.). *Oecologia*. 77: 313-320.
- Jiao-jun, Z., Takeshi, M., Feng-quin, L. and Yutaka, G., 2003. Effect of gap size created by thinning on seedling emergency, survival and establishment in a coastal pine forest. *Forest Ecology and Management*. 182: 339-354.
- Jiménez, E. M., F. H., Moreno, M. C., Peñuela, S., Patiño, and J. Lloyd, 2009. Fine root dynamics for forests on contrasting soils in the Colombian Amazon, *Biogeosciences*. 6: 2809–2827.
- Juez, L., 2007. Estrategia reproductora, dispersión de semilla y análisis de la regeneración natural del pino negral (*Pinus pinaster* Aiton) en la Meseta Castellana (Coca, Segovia). E.T.S.Ingenierías Agrarias. Universidad de Valladolid (inédito).
- Just, T., 1947. Geology and Plant Distribution. *Ecological Monographs*. 17(2): 127-137.
- Kainulainen, P., Holopainen, T., and Holopainen, J.K., 2003. Decomposition of secondary compounds from needle litter of Scots pine grown under elevated CO₂ and O₃. *Global Change Biology*. 9: 295-304.
- Karlsson, C., 2000. Effects of release cutting and soil scarification on natural regeneration in *Pinus sylvestris* shelterwoods. PhD Thesis. Department of Forest Management and Products. Swedish University of Agricultural Sciences, Uppsala. ISBN 91-576-5633-9.
- Karlsson, C., and Örlander, G., 2000. Soil scarification shortly before a rich seed fall improves seedling establishment in seed tree stands of *Pinus sylvestris*. *Scandinavian Journal of Forest Research*. 15: 256-266.
- Kaur, H., Inderjit, and Kaushik, S., 2005. Cellular evidence of allelopathic interference of benzoic acid to mustard (*Brassica juncea* L.) seedling growth. *Plant Physiology and Biochemistry*. 43: 77-81.
- Kawai, T., and Tokeshi, M., 2007. Testing the facilitation-competition paradigm under the stress-gradient hypothesis: decoupling multiple stress factors. *Proceedings of the Royal Society B*. 274: 2503-2508.
- Kawar, N., Nemer, N., Abou Fakhr Hammad, E., Masri, T. and Tohme, H., 2000. Identification and Study of Insect Species in the *Pinus pinea* Forests in Lebanon. Final Report, National Council for Scientific Research, Lebanon.
- Keddy, P.A., 1992. Assembly and response rules: two goals for predictive community ecology. *Vegetation Science*. 3: 157-164.
- Khaldi, A., 2009. Etude de la croissance et des productions du Pin pignon (*Pinus pinea* L.) en relation avec les facteurs écologiques, sylvicoles et génétiques en Tunisie. Thèse de doctorat. Université Carthage.
- Kira, T., and Shidei, T., 1967. Primary production and turnover of organic matter in different forest ecosystems of the western Pacific. *Japanese Journal of Ecology*. 17(2): 70-87.
- Ko, W., Sparrow, D., and Weisberg, J., 2011. Land-use legacy of historical tree harvesting for charcoal production in a semi-arid woodland. *Forest Ecology and Management*. 261: 1283-1292.
- Koerner, G., Bowderst, J., and Scranton, H., 1997. Instrumentation for monitoring field performance of the Cincinnati GCL test plots. *Geotextiles and Geomembranes*. 15(4-6): 341-365.

- Kruse, M., Strandberg, M., and Strandberg, B., 2000. Ecological effect of allelopathic plants a review. National Environmental Research Institute, Silkeborg, Denmark. 66p.
- Kuiters, A.T., and Sarink, H.M., 1986. Leaching of phenolic compounds from leaf and needle litter of several deciduous and coniferous trees. *Soil Biology and Biochemistry*. 18: 475-480.
- Kuiters, A.T., 1990. Role of phenolic substances from decomposing forest litter in plant-soil interactions. *Acta Botanica Neerlandica*. 39: 329-348.
- Kunstler, G., Curt, T., Bouchaud, M., and Lepart, J., 2006. Indirect facilitation and competition in tree species colonization of sub-Mediterranean grasslands. *Journal of Vegetation Science*. 17: 379-388.
- Lacoste, A., and Salanon, R., 1978. *Eléments de biogéographie et d'écologie*, Paris.
- Landhäuser, S.M., 2009. Impact of slash removal, drag scarification, and mounding on lodgepole pinecone distribution and seedling regeneration after cut-to-length harvesting on high elevation sites. *Forest Ecology and Management*. 258: 43-49.
- Landry, P., 1989. A revised synopsis of the pines 3. The parasol pine (*Pinus*, section *Pinea*). *Phytologia*. 66: 477-481.
- Le Tacon, F., Oswald, H., Perrin, R., Picard, J.F., and Vincent, J.P., 1976. Les Causes de l'échec de la régénération naturelle du Hêtre à la suite de la fâinée de 1974. *Revue forestière française*. 28: 427-446.
- Le Tacon, F., 1980. Influence des oiseaux et des rongeurs sur la régénération naturelle du Hêtre. *Revue forestière française*. 32: 457-460.
- Lelieveld, J., Hadjinicolaou, P., Kostopoulou, E., Chenoweth, J., Giannakopoulos, C., Hannides, C., Lange, M.A., El Maayar, M., Tanarthe, M., Tyrlis, E., and Xoplaki, E., 2012. Climate change and impacts in the eastern Mediterranean and the Middle East. *Climate Change*. 114: 667-687.
- LeMaitre, D.C., 1998. Pines in Cultivation: a global view. In: *Ecology and Biogeography of Pinus* ed. by D.M. Richardson and P.W. Rundel. Cambridge: Cambridge University Press. 527 p.
- Lesieur, V., Yart, A., Guilbon, S., Lorme, P., Auger-Rosenberg, M-A. and Roques, A., 2014. The invasive *Leptoglossus* seed bug, a threat for commercial seed crops, but for conifer diversity? *Biological invasions*. 16: 1833-1849.
- Levine, J.M., 1999. Indirect Facilitation: Evidence and Predictions from a Riparian Community. *Ecology*. 80: 1762-1769.
- Lévy, G., Frochot, H., and Becker, M., 1990. Installation des peuplements de Chêne et facteurs du milieu. *Revue forestière française*. 42: 240-245.
- Lim, T.K., 2012. Edible Medicinal and Non-Medicinal Plants. Volume 4. Fruits, Springer Business Media, Dordrecht, The Netherlands. <https://doi.org/10.1007/978-94-007-1764-0>
- Linares, J.C., Camarero, J.J., and Carreira, J.A., 2009. Plastic responses of *Abies pinsapo* xylogenesis to drought and competition. *Tree Physiology*. 29: 1525-1536.
- Linares, C., Carreira, A., and Ochoa, V., 2011. Human impacts drive forest structure and diversity. Insights from Mediterranean mountain forest dominated by *Abies pinsapo* (Boiss). *European Journal of Forest Research*. 130: 533-542.
- Lincoln, M.C., Will, R.E., Morris, L.A., Carter, E.A., Markewitz, D., Britt, J.R., Cazell, B., and Ford, V., 2007. Soil change and loblolly pine (*Pinus taeda*) seedling growth following site preparation tillage in the Upper Coastal Plain of the southeastern United States. *Forest Ecology and Management*. 242: 558-568.
- Lipshitz, N., and Lev-Yadun, S., 1986. Cambial activity of evergreen and seasonal dimorphics around the Mediterranean. *IAWA Bull*. 7:145-153.

- Liu, B., Daryanto, S., Wang, L., Li, Y., Liu, Q., Zhao, C., and Wang, Z., 2017. Excessive accumulation of chinese fir litter inhibits its own seedling emergence and early growth. A greenhouse perspective. *Forests*. 8: 341-351.
- Lloret, F., Casanovas, C., and Penuelas, J., 1999. Seedling survival of Mediterranean shrubland species in relation to root:-shoot ratio, seed size and water and nitrogen use. *Functional Ecology*. 13: 210-216.
- Llusia, J., and Penuelas, J., 2000. Seasonal patterns of terpene content and emission from seven Mediterranean woody species in field conditions. *American Journal of Botany*. 87: 133-140.
- Logan, K.T., 1973. Growth of tree seedlings as affected by light intensity. V. White ash, beech, eastern hemlock, and general conclusions. Department of the Environment. Canadian Forestry Service. Publication n° 1323, 1973. 12 p.
- Loisel, R., 1976. Place et rôle des espèces du genre *Pinus* dans la végétation du sud-est méditerranéen français. *Ecologia Mediterranea*. 10: 131-152.
- Lookingbill, T.R., and Zavala, M.A., 2000. Spatial pattern of *Quercus ilex* and *Quercus pubescens* recruitment in *Pinus halepensis* dominated woodlands. *J Veg Sci* 11:607–612.
- López-Barrera, F., and González-Espinosa, M., 2001. Influence of litter on emergence and early growth of *Quercus rugosa*: a laboratory study. *New Forests*. 21: 59-70.
- Lortie, C.J., Brooker, R.W., Choler, P., Kikvidze, Z., Michalet, R., Pugnaire, F.I. and Callaway, R.M., 2004. Rethinking plant community theory. *Oikos*. 107: 433-438.
- Lososova, Z., Chytrý, M., Cimalova, S., Kropac, Z., Otypcova, Z., Pysek, P., and Tichý, L., 2004. Weed vegetation of arable land in central Europe: gradients of diversity and species composition. *Journal of Vegetation Science*. 15: 415-422.
- Lucas-Borja, M. E., del Cerro Barja, A., Ramón López Serrano, F., Abellán, M., and Garcia Morote, F., 2008. Ordenación histórica y nueva propuesta para la gestión forestal del M.U.P. nº 106 "los Palancares y Agregados" (Cuenca). Cuadernos de la Sociedad Española de Ciencias Forestales, ISSN 1575-2410, Nº. 27, 2008 (Ejemplar dedicado a: Actas de la Reunión sobre Ordenación por Rodales). 49-54.
- Lucas-Borja, M.E., Silva-Santos, P., Fonseca, T., Tíscar, P.A., López-Serrano, F.R., Andrés-Abellán, M., MartínezGarcía, E., and del Cerro-Barja, A., 2010. Modelling Spanish black pine postdispersal seed predation in Centraleastern Spain. *Forest Systems*. 19: 393-403.
- Lucas-Borja, M., Fonseca, T., Parresol, B., and Santos, P., 2011. Modelling Spanish black pine seedling emergence: Establishing management strategies for endangered forest areas. *Fuel and Energy Abstracts*. 262: 195-202.
- Lucas-Borja, M.E., Fonseca, T., Louzada, J., Silva Santos, P., Martínez-García, E., and Abellán, M., 2012. Natural regeneration of Spanish black pine [*Pinus nigra* Arn. ssp.salzmannii (Dunal) Franco] at contrasting altitudes in a Mediterranean mountain area. *Ecological Research*. 27: 913-921.
- Lucas-Borja, M., 2014. Climate change and forest natural regeneration in Mediterranean mountain areas. *Forest Research*. 3: 2.
- Luethy-Krause, B., Pfenninger, I., and Landolt, W., 1990. Effects of ozone on organic acids in needles of Norway spruce and Scots pine. *Trees*. 4: 198-204.
- Lutze M.T., Campbell R.G. and Fagg, P.C., 1999. Development of silviculture in the native state forests of Victoria. *Australian Forestry*. 62: 236–244.
- Madrigal, J., Souto- García, J., Calama, R., and Guijarro, M., 2019. Resistance of *Pinus pinea* L. bark to fire. *International Journal of Wildland Fire*. 28: 342-353.
- Madsen, P., and Larsen, J.B., 1997. Natural regeneration of beech (*Fagus sylvatica* L.) with respect to canopy density, soil moisture and soil carbon content. *Forest Ecology and Management*. 97: 95-105.

- Madsen, P., and Larsen, J.B., 1997. Natural regeneration of beech. *Fagus sylvatica* L. with respect to canopy density, soil moisture and soil carbon content. *Forest Ecology and Management*. 97: 95–105.
- Maestre, F.T., Cortina, J., Bautista, S., Bellot, J., and Vallejo, R., 2003. Small-scale environmental heterogeneity and spatiotemporal dynamics of seedling establishment in a semiarid degraded ecosystem. *Ecosystems*. 6: 630-643.
- Maestre, F.T., Valladares, F. and 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.
- Magini, E., 1955. Sulle condizioni di germinazione del pine d'Aleppo e del pino domestico. *L'Italia Forestale e Montana*. 10: 106-124.
- Mahajan, M., and Fatima, S., 2017. Frequency, abundance and density of plant species by list count quadrat method. *Epitome: International Journal of Multidisciplinary Research*. 3(7): 1-8.
- Mäkinen, H., and Isomäki, A., 2004. Thinning intensity and growth of Norway spruce stands in Finland. *Forestry*. 77: 349-364.
- Malik, Z.A., and Bhatt, B., 2016. Regeneration status of tree species and survival of their seedlings in Kedarnath Wildlife Sanctuary and its adjoining areas in Western Himalaya, India. *Tropical Ecology*. 57: 677-690.
- Mallik, A.U., 2003. Conifer regeneration problems in boreal and temperate forests with ericaceous understory: role of disturbance, seedbed limitation, and keystone species change. *Critical Reviews in Plant Science*. 22: 341- 366.
- Manso González, R., Calama Sainz, R., Garriga García, E., and Pardos Mínguez, M.. 2009. Modelización de la dispersión primaria en *Pinus pinea* L. Una primera aproximación. In: 5º Congreso Forestal Español. Mesa 2. Ávila, septiembre 2009.
- Manso, R., Pardos, M., Keyes, C.R., and Calama, R., 2012. Modelling the spatio-temporal pattern of primary dispersal in stone pine (*Pinus pinea* L.) stands in the Northern Plateau (Spain). *Ecology Modeling*. 226: 11-21.
- Manso, R., Fortin, M., Calama, R., and Pardos, M. 2013. Modelling seed germination in forest tree species through survival analysis. The *Pinus pinea* L. case study. *Forest Ecology and Management*. 289: 9–21.
- Manso, R., Pardos, M., and Calama R, 2014. Climatic factors control rodent seed predation in *Pinus pinea* L. stands in Central Spain. *Annals of Forest Science*. 71: 873-883.
- Marcuzzo, S. B., Araujo, M., M., and Longhi, S. J., 2013. Structure and environmental relations of floristic groups in tropical deciduous forest fragment. *Revista Árvore*. 37: 275-287.
- Marx, D.H., 1969. The influence of ectotrophic mycorrhizal fungi on the resistance of pine roots to pathogenic infections. I. Antagonism of mycorrhizal fungi to root pathogenic fungi and soil bacteria. *Phytopathology*. 59: 53-163.
- Marx, D.H., and Bryan, W.C., 1971. Influence of ectomycorrhizae on survival and growth of aseptic seedlings of loblolly pine at high temperature. *Forest Science*. 17: 37-41.
- Marx, D.H., 1973. Growth of ectomycorrhizal and nonmycorrhizal shortleaf pine seedlings in soil with *Phytophthora cinnamomi*. *Phytopathology*. 63: 18-23.
- Masetti, C. and Mencuccini, M. 1991. Régénération naturelle du pin pignon (*Pinus pinea* L.) dans la Pineta Granducale di Alberese (Parco Naturale della Maremma, Toscana, Italie). *Ecol. Mediterr*. 17: 103-118.
- Masetti, C., and Mencuccini, M., 1991. Régénération naturelle du pin pignon (*Pinus pinea* L.) dans la Pineta Granducale di Alberese (Parco Naturale della Maremma, Toscana, Italie). *Ecologia Mediterranea*. 17: 103-118.

- Masri, T., 1997. Annahar Newspaper, 25/8/1997.
- Masri, T., 1999. Annahar Newspaper, 10/11/1999.
- Matney, D.T., and Hodges, D.J., 1991. Evaluating regeneration success. In: Duryea, M.L., Dougherty, P.M. (Eds.), Forest Regeneration Manual. Kluwer Academic, Dordrecht.
- Mattson, S., Bergsten, U., 2003. Pinus contorta in northern Sweden as affected by soil scarification. *New Forests*. 26: 217-231.
- Mayer, A.M., and Poljakoff-Mayber, A., 1989. The germination of seeds, 4th. (Ed.). Oxford, U.K., Pergamon Press.
- Mayhead, G.J., 1973. Some drag coefficients for British forest trees derived from wind tunnel studies. *Agricultural and Forest Meteorology*. 12: 123-130.
- Mazliak, P., 1982. *Physiologie Végétale: Croissance et Développement*. Hermann, Paris. ISBN 10 : 2705659439 / ISBN 13 : 9782705659431. 465.
- McClougherty, C. A., Pastor, J., Aber, J. D., and Melillo, J. M., 1985. Forest litter decomposition in relation to soil nitrogen dynamics and litter quality. *Ecology*. 66: 266-275.
- McDonald, P.M., 1986. Grasses in young conifer plantations. Hindrance and help. *Northwest Sciences*. 60: 271-278.
- Mediavilla, S., and 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.
- Meiners, S.J., Cadotte, M.W., Fridley, J.D., and Pickett, S.T.A., 2014. Is successional research nearing its climax? New approaches for understanding dynamic communities. *Functional Ecology*. 29: 154-164.
- Mekideche, S., Brakchi-Ouakour, L., and Kadik, L., 2018. Impact des perturbations anthropiques sur la diversité végétale de la subéraie de Chréa, au nord de l'Algérie.
- Michalet, R., Brooker, R.W., Cavieres, L.A., Kikvidze, Z., Lortie, C.J., Pugnaire, F.I., Valiente-Banuet, A. and 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.
- Mikesell, M.W., 1969. The deforestation of Mount Lebanon. *Geographical Review*. 59: 1-28.
- Mirov, N. T., 1967. The genus *pinus*. Ronald Press. New york. 610 p.
- MoA and FAO, 2000. Agriculture statistics project in Lebanon.
- MoA, 1996. Ministry of Agriculture-Lebanon. 1996. Biological Diversity of Lebanon - Country Study Report. UNEP, Project GF/6105-92-72. Publication No. 9. 255p.
- MoE, 2000. Lebanon's First National Communication Under the United Nations Framework Convention on climate change. Final report. Land use change and Forestry. (<http://www.moe.gov.lb/Climate1/index.html>)
- MoE, 2014. Ministry of Environment, Republic of Lebanon, 2014. The Reforestation Initiative of the Ministry of Environment Lebanon.
- MoE, 2014. Safeguarding and restoring Lebanon's woodland resources project. Technical report. Ministry of Environment. Beirut, Lebanon. December 2014.
- MoE, Republic of Lebanon, Ministry of Environment. 2014. The Reforestation Initiative of the Ministry of Environment Lebanon.
- MoE/UNDP/GEF, 2015. National Greenhouse Gas Inventory Report and Mitigation Analysis for the Land Use, Land-Use Change and Forestry Sector in Lebanon. Beirut, Lebanon.
- Mondal, P.C.K., Sankar, K., and Qureshi, Q., 2012. Food habits of golden jackal (*Canis aureus*) and striped hyena (*Hyaena hyaena*) in Sariska tiger reserve, western India. *World Journal of Zoology*. 7: 106-112.

- Monier, E., and Wafaa, A., 2003. Soil-vegetation relationships in a coastal desert plain of southern Sinai, Egypt. *Journal of Arid Environments*. 55: 607-628.
- Monnet, 1924. Une mission forestière en Syrie. *Revue des Eaux et Forêts*. Tome 42, pp. 445-454.
- Monnier, Y., Vila, B., Montes, N., and Bousquet-Mélou, A., 2011. Fertilization and allelopathy modify *Pinus halepensis* saplings crown acclimation to shade. *Trees*. 25: 497-507.
- Montero, G., Candela, J.A., Gutiérrez, M., Pavón, J., Ortega, C., Garcia, C.G. and Canellas, I., 1998. Manual de claras para repoblaciones de *Pinus pinea* L. Editado por EGMASA y Junta de Andalucía. 1998.
- Montero, G., Calama, R., and Ruiz-Peinado, R., 2008. Selvicultura de *Pinus pinea* L. In: Serrada R, Montero G, Reque JA (eds). Compendio de Selvicultura Aplicada en España. INIA-Ministerio de Educación y Ciencia. Madrid, Spain 1178 pp.
- Moreno-Fernández, D., Cañellas, I., Calama, R., Gordo, J., and Sánchez-González, M., 2013. Thinning increases cone production of stone pine (*Pinus pinea* L.) stands in the Northern Plateau (Spain). *Annals of Forest Science*. 70: 761-768.
- Moriondo, F., 1951. La ruggine curvatrice dei germogli sul pino domestico. *L'Italia Forestale e Montana*. 6: 314-17.
- Moulopoulos, C., 1962. Special Applied Silviculture. Aristotle University of Thessaloniki. 632. (In Greek).
- Mousain, D., 1975. Effets de deux facteurs édaphiques (teneur en phosphore et qualité de la matière organique des sols) sur l'établissement de la symbiose ectomycorhizienne du Pin maritime (*Pinus pinaster* Soland. in Ait.). *Revue d'Ecologie et Biologie du Sol*. 12 : 239-259.
- Moussouris, Y. and Regato, P., 1999. Forest Harvest: An Overview of Non Timber Forest Products in the Mediterranean Region.
- Mouterde, P., 1970. Nouvelle Flore du Liban et de la Syrie, 3 tomes Atlas, Dar El Machriq, Beirut.
- Muscolo, A., Sidari, M., Mallamaci, C., and Attinà, E., 2007. Changes in germination and glyoxylate and respiratory enzymes of *Pinus pinea* seeds under various abiotic stresses. *Journal of Plant Interactions*. 2: 273-279.
- Mutke, S., Gordo, J., Climent, J., and Gil, L., 2003. Shoot growth and phenology modelling of grafted Stone pine (*Pinus pinea* L.) in inner Spain. *Annals of Forest Science*. 60: 527-537.
- Mutke, S., Gordo, J., and Gil, L., 2005. Variability of Mediterranean Stone pine cone production: Yield loss as response to climate change. *Agricultural and Forest Meteorology*. 132: 263-272.
- Mutke, S., Calama, R., González-Martinez, S., Montero, G., Gordo, J., Bono, D., and Gil, L., 2012. Mediterranean stone pine: botany and horticulture. *Horticultural Reviews*. 39: 153-202.
- Mutke, J., Jacobs, R., Meyer, K., Henning, T., and Weigend, M., 2014. *Frontier in Genetics*. 5: 351.
- Mutke, S., Calama, R., Gordo, J., Nicolas, J.L., Herrero, N., and Roques, A., 2015. Pérdida del rendimiento en piñón blanco de *Pinus pinea* en fábrica - *Leptoglossus* y la seca de la piña. Conference: III Reunión Científica de Sanidad Forestal, SECF GT Sanidad Forestal. Madrid 7-8 oct.
- Myers N., 1990. The biodiversity challenge: expanded hotspot analysis. *The Environmentalist*. 10: 243-256.

- Nadelhoffer, K.J., Norby, R., Fitter, A. and Jackson, R. 2000. The potential effects of nitrogen deposition on fine-root production in forest ecosystems. *New Phytologist*. 147: 131-139.
- Nambiar, E.K.S., and Sands, R., 1993. Competition for water and nutrients in forests. *Canadian Journal of Forest Research*. 23: 1955-1968.
- Neary, D.G., Klopatek, C.C., DeBano, L.F., and Follitt, P.F., 1999. Fire effects on belowground sustainability: a review and synthesis. *Forest Ecology and Management*. 122: 51-71.
- Nektarios, P.A., Economou, G., and Avgoulas, C., 2005. Allelopathic effects of *Pinus halepensis* needles on turfgrasses and biosensor plants. *Hortscience*. 40: 246-250.
- Nemer, N. 2001. Progress report on the dead trees and the dying pine lateral and terminal shoots of *Pinus pinea* in Bzebdin and Hasbaya-Bekaa. Submitted to the Rural Development and Natural Resources Directorate at the Ministry of Agriculture, Lebanon.
- Nemer, N. 2009. Report on field visit to pine forests in Bkassine and suburbs. Municipality of Bkassine (Kaza Jezzine).
- Nemer, N. 2014. Progress Report on the pine forest of Ras El Metn. Faculty of Agricultural and Food Sciences. Holy Spirit University of Kaslik.
- Nemer, N., 2015. Report on insect pests associated with conelet losses and their management in *Pinus pinea* forests in Lebanon. TCP/LEB/3501BABY, Affiliation: FAO.
- Ni, J., 2002. Plant functional types and climate along a precipitation gradient in temperate grasslands, north-east China and south-east Mongolia. Laboratory of Quantitative Vegetation Ecology, Institute of Botany, Chinese Academy of Sciences, Xiangshan Nanxincun 20, 100093, Beijing, China.
- Nilsson, U., Orlander, G., And Karlsson, M., 2006. Establishing mixed forests in Sweden by combining planting and natural regeneration: effects of shelterwoods and scarification. *Forest Ecology and Management*. 237: 301-311.
- Noh, N.J., Son, Y., Lee, S.K., Seo, K.W., Heo, S.J., Yi, M.J., Park, P.S., Kim, R.H., Son, Y.M., and Lee, K.H., 2010. *Science China Life Sciences*. 53: 822-830.
- Noumi, Z., 2015. Effects of exotic and endogenous shrubs on understory vegetation and soil nutrients in the south of Tunisia. *J. Arid Land* 7, 481-487.
- Nyman, B., 1961. Effect of red and far red irradiation on the germination process in seeds of *Pinus sylvestris*. *Nature*. 191: 1219-1220.
- Nyman, B., 1963. Studies on the germination in seeds of Scots pine (*Pinus sylvestris* L.) with special reference to the light factor. *Studia Forestalia Suecica*. 2: 1-159.
- O'Brien, M. J., O'Hara, K. L., Erbilgin, N., and Wood, D. L., 2007. Overstory and shrub effects on natural regeneration processes in native *Pinus radiata* stands. *Forest Ecology and Management*. 240: 178-185.
- Olsen, A.A., Odham, G., and Lindeberg, G., 1971. Aromatic substances in leaves of *Populus tremula* as inhibitors of mycorrhizal fungi. *Physiologia Plantarum*. 25: 122-129.
- Ordóñez, J., and Retana, J., 2004. Early reduction of post-fire recruitment of *Pinus nigra* by post-dispersal seed predation in different time-since-fire habitats. *Ecography*. 27: 449-458.
- Ormeno, E., Fernandez, C., and Mévy, J. P., 2007. Plant coexistence alters terpene emission and content of Mediterranean species. *Phytochemistry* 68: 840-852.
- Ortiz O., Ojeda G., Espelta J.M., and Alcaniz J.M., 2012. Improving substrate fertility to enhance growth and reproductive ability of a *Pinus halepensis* Mill. afforestation in a restored limestone quarry. *New Forests*. 43: 365-381.

- Owens, J.N., and Blake, M.D., 1986. Production de semences forestières. Petawawa National Forestry Institute, Canadian Forest Service, Information Report. PI-X653F. 177p.
- Owens, J.N., and Molder, M., 1984. The reproductive cycle of lodgepole pine. Province of British Columbia, Ministry of Forests, Inf. Serv. Br., Victoria. 29p.
- Owens, J.N., Baldet, P., Héois, B., and Ginisty, C. 2006. Reproduction sexuée des conifères et production de semences en vergers à graines. 570p.
- Padilla, F.M., and Pugnaire, F.I., 2007. Rooting depth and soil moisture control Mediterranean woody seedling survival during drought. *Funct Ecol.* 2007; 21: 489–495.
- Palmer, W., 1993. Putting Things in Even Better Order: The Advantages of Canonical Correspondence Analysis. *Ecology*, Vol. 74, No. 8 (Dec., 1993), pp. 2215-2230.
- Paluch, J., 2005. The influence of the spatial pattern on forest floor vegetation and silver fir (*Abies alba* Mill.) regeneration in uneven-aged forest. *Forest Ecology and Management.* 205: 283-98.
- Pandey, S.K., and Shukla, R.P., 2001. Regeneration strategy and plant diversity in degraded Sal forests. *Current Science* 81:95–102.
- Pardos, M., Del Castillo, J.R., Canellas, I., and Montero, G., 2005. Ecophysiology of natural regeneration of forest stands in Spain. *Investigacion Agraria: Recursos y Sistemas Forestales.* 14: 434-445.
- Pardos, M., Montes, F., Aranda, I., and Canellas, I. 2007. Influence of environmental conditions on germinant survival and diversity of Scots pine (*Pinus sylvestris* L.) in central Spain. *European Journal of Forest Research.* 126: 37-47.
- Pardos, M., and Calama, R., 2017. Responses of *Pinus pinea* seedlings to moderate drought and shade: is the provenance a differential factor? *Photosynthetica.* 56: 786-798.
- Pasqualini, V., Robles, C., Garzino, S., Greff, S., Bousquet-Mélou, A., and Bonin, G., 2003. Phenolic compounds content in *Pinus halepensis* Mill. needles: a bioindicator of air pollution. *Chemosphere.* 52: 239-248.
- Pausas, J.G., Bladé, C., Valdecantos, A., and Seva, J.P., 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.
- Pavari, A., 1931. Sulla vegetazione del pino marittimo e del pino domestico nei terreni calcarei. *L'Alpe.* 18: 541-550.
- Pavari, A., 1954. *Pino domestico.* *Monti e Boschi.* 5: 543-547.
- Pellissier, F., and Trosset, L., 1992. Les Difficultés de régénération naturelle des pessières subalpines : prédation des graines au sol et blocages dus à l'humus. *Annales des Sciences forestières.* 49 : 383-388.
- Peng, W., Song, T., Zeng, F., Wang, K., Du, H., and Lu, S., 2012. Relationships between woody plants and environmental factors in karst mixed evergreen-deciduous broadleaf forest, southwest China. *Journal of Food, Agriculture and Environment.* 10: 890–896.
- Perea, R., and 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.
- Pereira S., Prieto, A., Calama, R., AND Diaz-Balteiro, L., 2015. Optimal management in *Pinus pinea* L. stands combining silvicultural schedules for timber and cone production. *Silva Fennica.* 49: 1-16.
- Perez-Moreno, J., and 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.

- Pérula, V.G., Cerrilo, R.M.N., Rebolloo, P.F., and Murillo, G.V., 2003. Postfire Regeneration in *Pinus pinea* L. and *Pinus pinaster* Aiton in Andalusia (Spain). *Environmental Management*. 31: 86-99.
- Peterson, C.J., and Facelli, J.M., 1992. Contrasting germination and seedling growth of *Betula alleghaniensis* and *Rhus typhina* subjected to various amounts and types of plant litter. *American Journal of Botany*. 79: 1209-1216.
- Philipson, J.J., 1997. Predicting cone crop potential in conifers by assessment of developing cone buds and cones. *Forestry*. 70: 87-90.
- Plaza-Álvarez, P.A., Lucas-Borja, M.E., Sagra, J., Moya, D., Fontúrbel, T., and de las Heras, J., 2017. Soil respiration changes after prescribed fires in Spanish black pine (*Pinus nigra* Arn. ssp. *salzmannii*) monospecific and mixed forest stands. *Forests* 8.
- Plieninger, T., Rolo, V., and Moreno, G., 2010. Large-scale patterns of *Quercus ilex*, *Quercus suber*, and *Quercus pyrenaica* regeneration in central-western Spain. *Ecosystems*. 13: 644-660.
- Polunin O., 1969. *Flowers of Europe - A Field Guide*, Oxford University Press.
- Pons, J., and Pausas, J.G., 2006. Oak regeneration in heterogeneous landscapes: the case of fragmented *Quercus suber* forests in the eastern Iberian Peninsula. *For Ecol Manag* 231:196-204.
- Pons, J., and Pausas, J.G., 2007. Acorn dispersal estimated by radio-tracking. *Oecologia* 153:903-911.
- Pontailier, J.Y., 1979. *La Régénération du Hêtre en forêt de Fontainebleau, ses relations avec les conditions hydriques stationnelles*. Thèse de Doctorat de 3^o cycle. Université d'Orsay.
- Poorter, H., Niklas, K.J., Reich, P.B., Oleksyn, J., Poot, P., and Mommer, L., 2012. Biomass allocation to leaves, stems and roots: meta-analyses of interspecific variation and environmental control. *New Phytologist*. 193: 30-50.
- Portères, 1961. *L'ethnobotanique : Place - Objet - Méthode - Philosophie*. *Journal d'agriculture traditionnelle et de botanique appliquée*. 8: 102-109.
- Poupon, H., 1970. *Sur la croissance de quelques espèces de pins dans ses rapports avec le climat du nord de la Tunisie*. Thèse 3^{ème} Cycle. Faculté des Sciences Orsay.
- Pozzera, G., 1959. *Rapporti fra produzione di strobili in Pinus pinea L. ed andamento stagionale*. *L'Italia Forestale e Montana*. 14:196-206.
- Pregitzer, S., Barnes, V., and Lemme, D., 1983. Relationship of topography to soils and vegetation in an upper Michigan ecosystem. *Journal of Soil Science* 47, 117-123.
- Prescott, C.E., 2002. The influence of the forest canopy on nutrient cycling. *Tree physiology*, 22 (15), 11 93- 1200.
- Prévosto, B., Dambrine, E., Moares, C., and Curt, T., 2004. Effects of volcanic ash chemistry and former agricultural use on the soils and vegetation of naturally regenerated woodlands in the Massif Central, France. *Catena* 56: 239-261.
- Prévosto, B., and Ripert, C., 2008. Regeneration of *Pinus halepensis* stands after partial cutting in southern France: Impacts of different ground vegetation, soil and logging slash treatments. *Forest Ecology and Management*. 256: 2058-2064.
- Prévosto, B., Amandier, L., Quesney, T., de Boisgelin, G., and Ripert, C., 2012. Regenerating mature Aleppo pine stands in fire-free conditions: site preparation treatments matter. *Forest Ecology Management*. 282: 70-77.
- Prévosto, B., Gavinet, J., Ripert, C., and Fernandez, C., 2015. Identification of windows of emergence and seedling establishment in a pine Mediterranean forest under controlled disturbances. *Basic and Applied Ecology*. 16: 36-45.

- Prévosto, B., Helluy, M., Gavinet, J., Fernandez, C., and Balandier, P., 2020. Microclimate in Mediterranean pine forests: What is the influence of the shrub layer? *Agricultural and Forest Meteorology*. 282-283: 107856.
- Quézel, P. 1998. Diversité et répartition des sapins sur le pourtour méditerranéen. *Forêt méditerranéenne*. 19: 93-104.
- Quilichini, A., and Debussche, M., 2000. Seed dispersal and germination patterns in a rare Mediterranean island endemic (*Anchusa crispa* Viv., *Boraginaceae*). *Acta Oecologica*. 21: 303-313.
- Raddi, S., Cherubini, P., Lauteri, M., and Magnani, F., 2009. The impact of sea erosion on coastal *Pinus pinea* stands. A diachronic analysis combining tree-rings and ecological markers. 257: 773-781.
- Rahman, I., Khan, N., and Ali, K., 2017. Classification and ordination of understory vegetation using multivariate techniques in the *Pinus wallichiana* forests of Swat Valley, northern Pakistan. *Sci Nat* (2017) 104:24.
- Raitelaityt, K., Rutkauskas, A., Radzijeuskaja, J., Zukauskienė, J., Markovskaja, S., and Paulauskas, A., 2016. The fungal pathogens causing diseases in pines. *Biologija*. 62: 276-283.
- Raventós, J., de Luis, M., Gras, M.J., Cufar, K., Gonzalez-Hidalgo, J.C., Bonet, A., and Sanchez, J.R., 2001. Growth of *Pinus pinea* and *Pinus halepensis* as affected by dryness and marine spray in a semiarid sand dune ecosystem. *Dendrochronologia*. 19: 211-220.
- Reigosa, M.J., Sanchez-Moreiras, A., and Gonzalez, L., 1999. Ecophysiological approach in allelopathy. *Critical Reviews in Plant Science*. 18: 577-608.
- Reigosa, M. J., and Pazos-Malvido, E., 2007. Phytotoxic effects of 21 plant secondary metabolites on *Arabidopsis thaliana* germination and root growth. *Journal of chemical ecology*. 33: 1456-1466.
- Reyes, O., and Casal, M., 2004. Effects of forest fire ash on germination and early growth of four *Pinus* species. *Plant Ecology Former. 'Vegetatio'*. 175: 81-89.
- Reynolds, H. L., and Rajaniemi, T.K., 2007. Plant interactions: Competition. In: *Handbook of functional plant ecology*, 2nd ed., edited by Pugnaire, F.I., and Valladares, F. New York: Marcel Dekker. 157-480.
- Rice, E. L., 1984. *Allelopathy*. 2nd Edition, Academic Press, New York, 422.
- Richardson, D.M., 1998. *Ecology and Biogeography of Pinus* ed. by D.M. Richardson and P.W. Rundel. Cambridge: Cambridge University Press. 527 p.
- Richardson, D.M., and Higgins, S.I., 1998. Pines as Invaders in the Southern Hemisphere. In: *Ecology and Biogeography of Pinus* ed. by D.M. Richardson and P.W. Rundel. Cambridge: Cambridge University Press. 527 p.
- Ricklefs, R.E., and Schuler, D., 1993. *Species diversity in ecological communities. Historical and geographical perspective*. The University of Chicago Press, Chicago & London.
- Rigolot, E., 2004. Predicting postfire mortality of *Pinus halepensis* Mill. and *Pinus*
- Ripert, C., Vennetier, M., 2002. Evaluations des potentialités forestières. *Guide technique du forestier méditerranéen français*, chapitre 2 bis. Cemagref Antony, 61 p.
- Robles, C., Bonin, G., and 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.
- Rojo, A., and Montero, G., 1996. *El pino silvestre en la Sierra de Guadarrama*. MAPA, Madrid. ISBN: 84-491-0203-0.

- 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.
- Roukoz, S., 2005. Final Report - National Consultant Mapping and Remote Sensing TCP/LEB/2903. MOA, Beirut, July 2005.
- Roussel, L., 1969. Le très jeune *Épicéa* et la lumière. *Revue forestière française*. 21: 27-32.
- Roussel, L., 1978. Espèces forestières d'ombre et de lumière. Quelques caractéristiques physiologiques. *Comptes-Rendus des Séances de l'Académie d'Agriculture de France*. 64: 1215-1223.
- Routier, J., 1996. Analysis of *Pinus pinea* Forests in Lebanon. (Project in Forest Management). Faculty of Forestry, Laval University, France.
- Roversi, P. F., Strong, W.B., Caleca, V., Maltese, M., Peverieri, G.S., Marianelli, L., Marziali, L., Strangi, A., 2011. Introduction into Italy of *Gryon pennsylvanicum* (Ashmead), an egg parasitoid of the alien invasive bug *Leptoglossus occidentalis* I Heidemann. *EPPO Bull.* 41: 72-75.
- Ruano, I., Panda, V., and Bravo, F., 2009. How do light and water influence *Pinus pinaster* Ait. germination and early seedling development? *Forest Ecology and Management*. 258: 2647-2653.
- Ruprecht, E., Szabó, A., Enyedi, M.Z., and Dengler, J., 2009. Stepp-like grasslands in Transylvania (Romania): Characterization and influence of management on species diversity and composition. *Tuexenia*, 29: 353–368.
- Sagra, J., Ferrandis, P., Plaza-Álvarez, P.A., Lucas-Borja, M.E., González-Romero, J., Alfaro-Sánchez, R., De las Heras, J., and Moya, D., 2018. Regeneration of *Pinus pinaster* Aiton after prescribed fires: Response to burn timing and biogeographical seed provenance across a climatic gradient. *Science of the Total Environment*. 637-638: 1550-1558.
- Sampietro, D.A., Vattuone, M.A., and Isla, M.I., 2006. Plant growth inhibitors isolated from sugar cane (*Saccharum officinarum*) straw. *Journal of Plant Physiology*. 163: 837-846.
- Sánchez-Gomez, D., Valladares, F., and Zavala, M.A., 2006. Seedling survival responses to irradiance are differentially influenced by low-water availability in four tree species of the Iberian cool temperate-Mediterranean ecotone. *Acta Ecologica*. 30: 322–332.
- Sánchez-Meador, A.J., Moore, M.M., Bakker, J.D., and Parysow, P.F., 2009. 108 years of change in spatial pattern following selective harvest of a *Pinus ponderosa* stand in northern Arizona, USA. *Journal of Vegetation Science* 20: 79-90.
- Sanlaville, P., 1977. Etude géomorphologique de la région littorale du Liban. Thèse de Doctorat. Université Libanaise.
- Santonja, M., Baldy, V., Fernandez, C., Balesdent, J., Gauquelin, T., and Baldy, V., 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.
- Santonja, M., Le Rouzic, B., and Thiebaut, G., 2018. Seasonal dependence and functional implications of macrophyte-phytoplankton allelopathic interactions. *Freshwater Biology*. 63: 1161-1172.
- Santonja, M., Bousquet-Mélou, A., Greff, S., Ormeño, E., and Fernandez, C., 2019. Allelopathic effects of volatile organic compounds from *Pinus halepensis* needles and roots. *Ecology and Evolution*. 9: 8201-8213.
- Sarkissian, A.J., Brook, R.M., Talhouk, S.N., and Hockley, N., 2018. Using stakeholder preferences to select native tree species for reforestation in Lebanon. *New Forests*. 49: 637-647.

- Sayer, E., 2006. Using experimental manipulation to assess the roles of leaf litter in the functioning of forest ecosystems. *Biological Reviews*. 81: 1-31.
- Sbay, H., 2016 Le pin pignon: une espèce de choix dans le contexte des changements climatiques. Centre de Recherche Forestière. ISBN: 978-9954-38-361-2. p. 74.
- Scheller, R.M., and Mladenoff, D.J., 2002. Understory species patterns and diversity in old-growth and managed northern hardwood forests. *Ecological Applications* 12: 1329-1343.
- Schnelle, F., 1955. *Pflanzenphänologie*. 298 pp., Akad. Verlagsges., Geest and Portig KG, Leipzig.
- Schroter, D., Cramer, W., Leemans, R., Prentice, I.C., Araujo, M.B., Arnell, N.W., Bondeau, A., Bugmann, H., Carter, T.R., Gracia, C.A., VegaLeinert, A.C., Erhard, M., Ewert, F., Glendining, M., House, J.I., Kankaanpaa, S., Klein, R.J.T., Lavorel, S., Lindner, M., Metzger, M.J., Meyer, J., Mitchell, T.D., Reginster, I., Rounsevell, M., Sabate, S., Sitch, S., Smith, B., Smith, J., Smith, P., Sykes, M.T., Thonicke, K., Thuiller, W., Tuck, G., Zaehle, S., and Zierl, B., 2005. Ecosystem service supply and vulnerability to global change in Europe. *Science*. 310: 1333-1337.
- Searcy, K., Wilson, B., and Fownes, J., 2003. Influence of Bedrock and Aspect on Soils and Plant Distribution in the Holyoke Range, Massachusetts. *The Journal of the Torrey Botanical Society*, Vol. 130, No. 3. pp. 158-169.
- Seigue, A., 1985. *La forêt circum méditerranéenne et ses problèmes*. Paris [FRA] : Maisonneuve et Larose. 503 p.
- Serrano-Bernardo, F., Rosúa, J.L., and Díaz-Miguel, M., 2007. Light and temperature effects on seed germination of four native species of Mediterranean high mountains (Spain). *International Journal of Experimental Botany*. 76: 27-38.
- Sfair, J., Bello, F., França, T., Baldauf, C., and Tabarelli, M., 2018. Chronic human disturbance affects plant trait distribution in a seasonally dry tropical forest. *Environmental Research Letters*, Volume 13, Number 2.
- Sfeir, P., 2011. Stone Pine & Pine Nuts Production In Lebanon. Agropine, 2011. http://networks.iamz.ciheam.org/agropine2011/PDFs_ponencias/RT4.Production_in_Lebanon_P.R.Sfeir.pdf
- Shaheen, H., Qureshi, A., and Shinwari, K., 2001. Structural diversity, vegetation dynamics and anthropogenic impact on lesser Himalayan subtropical forests of Bagh district, Kashmir. *Pakistan Journal of Botany*. 43: 1861-1866.
- Sheppard D., Casals P., and Gutierrez E., 2001. Relationship between ring-width variation and soil nutrient availability at the tree scale. *Tree-Ring Research* 57: 105-113.
- Silvertown, J. and Charlesworth, D., 2001. *Introduction to plant population biology*, 4th (Ed.) Oxford, Blackwell.
- Sirois, L., 2000. Spatiotemporal variation in black spruce cone and seed crops along a boreal forest-tree line transect. *Canadian Journal of Forest Research* 30: 900-909.
- Skordilis, A. and Thanos, C.A., 1997. Comparative ecophysiology of seed germination strategies in the Seven Pine species Naturally Growing in Greece. In: Ellis, R.H., Black, M., Murdoch, A.J. and Hong, T.D. (Eds) *Basic and Applied Aspects of Seed Biology*. Dordrecht, Kluwer Academic Publishers, pp. 623-632.
- Smith, D., Larson, B., Kelty, J., and Ashton, P., 1996. *The Practice of Silviculture: Applied Forest Ecology*. John Wiley & Sons, Inc., Hoboken.
- Stein, S.J., and Kimberling, D.N., 2003. Germination, establishment, and mortality of naturally seeded southwestern ponderosa pine. *Western Journal of Applied Forestry* 18: 109-114.

- Stephan, J., 2013. Safeguarding and restoring Lebanon's woodland resources project: socio-economic impact assessment. United Nations Development Programme. 22p.
- Suding, K.N., and Goldberg, D.E., 1999. Variation in the effect of vegetation and litter on recruitment across productivity gradients. *Journal of Ecology*. 87: 436-449.
- Tapias, R., J. Climent, J.A. Pardos, and L. Gil., 2004. Life histories of Mediterranean pines. *Plant Ecology*. 171: 53-68.
- Ter Braak, C.J.F., 1986. Canonical correspondence analysis: a new eigenvector technique for multivariate direct gradient analysis. *Ecology*. 67: 1167-1179.
- ter Braak, C.J.F., and Verdonschot, F.M., 1995. Canonical correspondence analysis and related multivariate methods in aquatic ecology. *Aquatic Sciences* September 1995, Volume 57, Issue 3, pp 255-289.
- Ter Braak, C.J.F., and Smilauer, P., 1998. CANOCO Reference Manual and User's Guide to Canoco for Windows. Software for Canonical Community Ordination (version 4). Microcomputer Power (Ithaca, NY USA). 352 p.
- Thanos, C.A. and Skordilis, A., 1987. The effects of light, temperature and osmotic stress on the germination of *Pinus halepensis* and *Pinus brutia* seeds. *Seed Science of Technology*. 15: 163-174.
- Theobald, W.F., and Smith, W.H., 1974. Nitrate production in two forest soils and nitrate reduction in pine. *Soil Science Society of America Proceedings*. 38: 668-672.
- Thirgood, H., 1981. *Man and the Mediterranean Forest, a History of Resource Depletion*. Academic Press. 194p.
- Thomas, P.A., and Wein, R.W., 1985. The influence of shelter and the hypothetical effect of fire severity on the postfire establishment of conifers from seed. *Canadian Journal of Forest Research*. 15: 148-155.
- Thompson, K., Grime, and J. P., 1983. A comparative study of germination responses to diurnally fluctuating temperatures. *Journal of applied Ecology*. 20: 141-156.
- Tielbörger, K. and Kadmon, R., 2000. Temporal environmental variation tips the balance between facilitation and interference in desert plants. *Ecology*. 81: 1544-1553.
- Tillberg, E., 1992. Effect of light on abscisic acid content in photosensitive Scots pine (*Pinus sylvestris* L.) seed. *Plant Growth Regulation*. 11: 147-152.
- Tilman, D., 1985. The Resource-Ratio Hypothesis of Plant Succession. *American Naturalist*. 125: 827-852.
- Tirado, R., and Pugnaire, F. I., 2005. Community structure and positive interactions in constraining environments. *Oikos*. 111: 437-444.
- Tirén, L., 1952. On experiments in sowing pine and spruce seed in northern Sweden (In Swedish with English summary). *Medd. F. Statens Skogsforskningsinstitut*. 41: 5-110.
- Tíscar, P., and Linares, J.C., 2011. Structure and regeneration patterns of *Pinus nigra* ssp. *salzmannii* natural forests: a basic knowledge for adaptive management in a climate change scenario. *Forests*. 2: 1013-1030.
- Tohme, G., Zahreddine, G.N., and Neushwander, J., 1975. Quelques nouvelles données sur le statut actuel du loup *Canis lupus pallipes* Sykes, 1831 au Liban. *Mammalia*. 39: 510-513.
- Tohme, G., and Tohme, H., 1983. Quelques nouvelles données sur le statut actuel de l'hyène. *Hyaena hyaena syriaca* Mat., 1900 (Carnivora) au Liban. *Mammalia*. 47: 345-351.
- Tomao, A., Secondi, L., Carrus, G., Corona, P., Portoghesi, L., and Agrimi, M., 2018. Restorative urban forests: Exploring the relationships between forest stand structure, perceived restorativeness and benefits gained by visitors to coastal *Pinus pinea* forests. *Ecological Indicators*. *Ecological Indicators*. 90: 594-605.

- Toole, V. K., 1973. Effects of light, temperature and their interactions on the germination of seeds. *Seed Science and Technology*. 1: 339-396.
- Trabaud, L., 1995. Modalités de germination des cistes et des pins méditerranéens et colonisation des sites perturbés. *Revue d'Ecologie (Terre et Vie)*. 50: 3-14.
- Trap, L., 1996. *Pinus pinea*: An edible nut pine of many uses. The Australian New Crops Newsletter. No 6.
- Trosset, L., and Roques, A., 1986. Analyse de la distribution altitudinale des insectes ravageurs de cônes d'épicéa (*Picea abies* Karst.) dans les Alpes françaises du nord. In: Proceedings of the 2nd Conference of the Cone and Seed Insects Working Party, Briançon, France, 3/IX-5/IX 1986 / ed . A . Roques-Ardon . — INRA-CNRF, 1986 . — pp . 83-90.
- Truax, B., Gagnon, D., Fortier, J., Lambert, F., and Pétrin, M.A., 2018. Ecological Factors Affecting White Pine, Red Oak, Bitternut Hickory and Black Walnut Underplanting Success in a Northern Temperate Post-Agricultural Forest. *Forests*. 9: 499-523.
- Tsitsoni, T. 1997. Conditions determining natural regeneration after wildfires in the *Pinus halepensis* (Miller, 1768) forests of Kassandra Peninsula (North Greece). *Forest Ecology and Management*, 92: 199–208.
- Urbietta, I. R., Pérez-Ramos, I. M., Zavala, M. A., Marañón, T., and 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.
- Vaartaja, O., 1950. On factors affecting the initial development of pine. *Oikos*. 2: 89-108.
- Vabre-Durrieu, A., 1956. Le froid et les graines de quelques Abiétacées. *Travaux du Laboratoire Forestier de Toulouse*. 5: 23-29.
- 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.
- Varol O. and Tel Z.A., 2010. Ecological Features of the *Pinus pinea* Forests in the North-West Region of Turkey (Yalova). *Ekoloji*. 19: 95-101.
- Veechi, A., 1980. Les cultures des bois comustibles, les fruits du bouïd. 147p.
- Vendramin, G.G., B., Fady, S.C., González-Martínez, F.S., Hu, I., Scotti, F., Sebastiani, A. Soto and R.J., Petit., 2008. Genetically depauperate but widespread: The case of an emblematic Mediterranean pine. *Evolution* 62: 680-688.
- von Arx, G., Dobbertin, M., and Rebetz, 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.
- Wagner, R.G., Little, K.M., Richardson, B., and McNabb, K., 2006. The role of vegetation management for enhancing productivity of the world's forests. *Forestry*. 79: 57-79.
- Wales, A., 1967. Climate, microclimate, and vegetation relationships on north and south forest boundaries in New Jersey. *William L. Hutcheson Mem. For. Bull.* 2:1-60.
- Wangchuk, K., 2007. Natural Regeneration Ecology of Mixed Conifer Forests in Western Bhutan. Master. University of Natural Resources and Applied Life Sciences, Vienna. 69p.
- Ward, G.A., Smith, T.J., Whelan, K.R.T., and Doyle, T.W., 2006. Regional processes in mangrove ecosystems: spatial scaling relationships, biomass, and turnover rates following catastrophic disturbance. *Hydrobiologia* 569:517–527.
- Ward, J.H., 1963. Hierarchical grouping to optimize an objective function. *Journal of the American Statistical Association*. 58: 236-244.

- Wardle, D.A., Zackrisson, O., and Nilsson, M.C., 1998. The charcoal effect in Boreal forests: mechanisms and ecological consequences. *Oecologia*. 115: 419-426.
- Warming, E., 1909. *The Oecology of Plants*. Clarendon Press, Oxford.
- Wedin, D., and Tilman, D., 1993. Competition among Grasses along a Nitrogen Gradient - Initial Conditions and Mechanisms of Competition. *Ecological Monographs*. 63: 199-229.
- Weiner, J., 1990. Asymmetric Competition in Plant-Populations. *Trends in Ecology and Evolution*. 5: 360-364.
- Weissen, F., 1979. La Régénération naturelle de l'Épicéa en Ardenne. *Bulletin de la Société royale forestière de Belgique*. 86: 115-123.
- Weissen, F., Delecour, F., and Lambot, F., 1983. Facteurs édaphiques et problèmes sylvicoles. Microgley et micropodzol. *Bulletin de la Société royale forestière de Belgique*. 90: 201-208.
- Went, W., 2003. The Effect of Temperature on Plant Growth. *Ann. Rev. Plant Physiol.* 4. 347-362. [10.1146/annurev.pp.04.060153.002023](https://doi.org/10.1146/annurev.pp.04.060153.002023).
- Williams, R.J., Duff, G.A., Bowman, M.J.S., and Cook, G.D., 1996. Variation in the competition and structure of tropical savannas as a function of rainfall and soil texture along a large-scale climatic gradient in the Northern Territory, Australia *Journal of Biogeography*, 23. pp. 747-756.
- Winsa, H., 1995. Effects of seed properties and environment on seedling emergence and early establishment of *Pinus sylvestris* L. after seeding. Dissertation, Swedish University of Agricultural Sciences, Department of Silviculture.
- Xiong, S.J. and Nilsson, C., 1999. The effects of plant litter on vegetation: a meta-analysis. *Journal of Ecology*. 87: 984-994.
- Yli-Vakkuri, P., 1962. Emergence and initial development of tree seedlings on burnt-over forestland. *Acta Forestalia Fennica*. 74: 1-51.
- Yu, M., and Sun, O.J., 2013. Effects of forest patch type and site on herb-layer vegetation in a temperate forest ecosystem. *Forest ecology and management*, 300, 14-20.
- Zhao, N., Yang, Y., and Zhou, X., 2010. Application of geographically weighted regression in estimating the effect of climate and site conditions on vegetation distribution in Haihe Catchment, China. *Plant Ecology*, 209, 349-359.
- Zhao, N., Yang, Y., and Zhou, X., 2010. Application of geographically weighted regression in estimating the effect of climate and site conditions on vegetation distribution in Haihe Catchment, China. *Plant Ecology*. 209: 349-359.