

Expansion du pin d'Alep Rôle des processus allélopathiques dans la dynamique successionnelle

par Gilles BONIN, Anne BOUSQUET-MELOU, Benjamin LELONG,
Sébastien VOIRIOT, Solène NOZAY et Catherine FERNANDEZ

L'allélopathie est un processus permettant à une plante d'agir sur une autre plante en libérant des composés chimiques dans son environnement. En milieu méditerranéen, de nombreuses espèces présentent des propriétés allélopathiques. Qu'en est-il pour le pin d'Alep, essence forestière expansionniste ? Peut-on distinguer la part des processus de compétition et celle des processus allélopathiques dans la dynamique de l'espèce ? C'est ce que propose d'évaluer cet article.

Le pin d'Alep est une essence méditerranéenne, largement présente sur tout le pourtour du bassin occidental de la Méditerranée (NAHAL, 1962, QUEZEL, 1980 ; 2000). La présence ancienne de cette essence forestière dans le Sud-Est français est d'ailleurs signalée par Pons (1992) dans *Forêt Méditerranéenne*. Cependant, le développement de l'espèce s'est vraisemblablement concrétisé avec l'ouverture des paysages sous le règne de Louis XIV (confirmé par des documents trouvés au cours des travaux du programme "chêne pubescent" de la DGRST¹). A la fin du XIX^e siècle, le pin d'Alep occupait 36 000 hectares, 105 000 au début du XX^e siècle et 213 000 en 1990 (QUEZEL et BARBERO, 1992). Depuis 1975, la progression des surfaces est de l'ordre de 37% (THOMAS, 2005). Les estimations des forestiers permettent de dire qu'elle sera l'essence résineuse la plus importante en 2035 dans toute la zone Nord de la Méditerranée (THOMAS, 2005). Cette prévision est d'autant plus probable qu'elle serait favorisée par le changement climatique annoncé.

Deux facteurs sont principalement évoqués pour expliquer ce développement considérable :

- d'une part la stratégie expansionniste de cette essence généraliste, typique du modèle expansionniste (BARBERO *et al.*, 1990) : fructification précoce, forte production de graines et fort pouvoir de dispersion ;
- d'autre part, l'adaptabilité de cette essence forestière à la colonisation des terres agricoles abandonnées et des territoires incendiés (ABBAS *et al.*, 1985). La déprise agricole amorcée depuis le début du XX^e siècle, l'établissement de la Politique agricole commune (PAC) et la fréquence accrue des incendies de forêts ont largement contribué à l'explosion de cette dynamique populationnelle.

Ces facteurs évoqués sont certainement essentiels dans cette dynamique. Cependant, un facteur supplémentaire est à prendre en compte :

1 - Direction générale de la recherche scientifique et technique

la capacité du pin d'Alep à agir sur les autres espèces par des processus allélopathiques.

Les « processus allélopathiques » sont connus depuis l'Antiquité, mais c'est en 1937 que Molish crée le terme « d'allélopathie » en évoquant toute action nuisible ou bénéfique, directe ou indirecte d'une plante (incluant les micro-organismes) sur une autre plante, à travers la production de composés chimiques qui sont libérés dans l'environnement (*in* RICE, 1984)

Ces processus ont été mis en évidence, entre autres, chez le Romarin par Deleuil à l'université de Provence, au début des années 1960 dans le cadre d'études sur les garrigues méditerranéennes. Ce chercheur avait pu démontrer que les macérations de feuilles de romarin inhibaient la germination de certaines espèces « thérophytes » intervenant ainsi sur la composition floristique des groupements végétaux des garrigues méditerranéennes. Depuis, il a été possible, avec des techniques d'analyses chimiques plus élaborées, d'aller plus loin dans le cadre de cet exemple en précisant les composés hydrosolubles impliqués et leur période d'action au cours du cycle phénologique. Dans le domaine forestier, TIMBAL *et al.* (1990) ont démontré l'action de la molinie (*Molinia coe-*

rulea Moench) sur l'état mycorhizien de semis de chênes rouges (*Quercus rubra* L.)

Il convient de rappeler que la production de composés secondaires par les végétaux est déterminée par des facteurs génétiques et/ou biochimiques, mais aussi par des facteurs externes liés à l'environnement de la plante. Une fois produits, ces métabolites secondaires (ou allélochimiques) sont libérés par quatre voies principales : les pluviollessivats, les exsudats racinaires, la volatilisation et la décomposition de la litière. Ces composés secondaires peuvent avoir différentes actions sur les animaux et les végétaux, parfois temporaires, parfois permanentes.

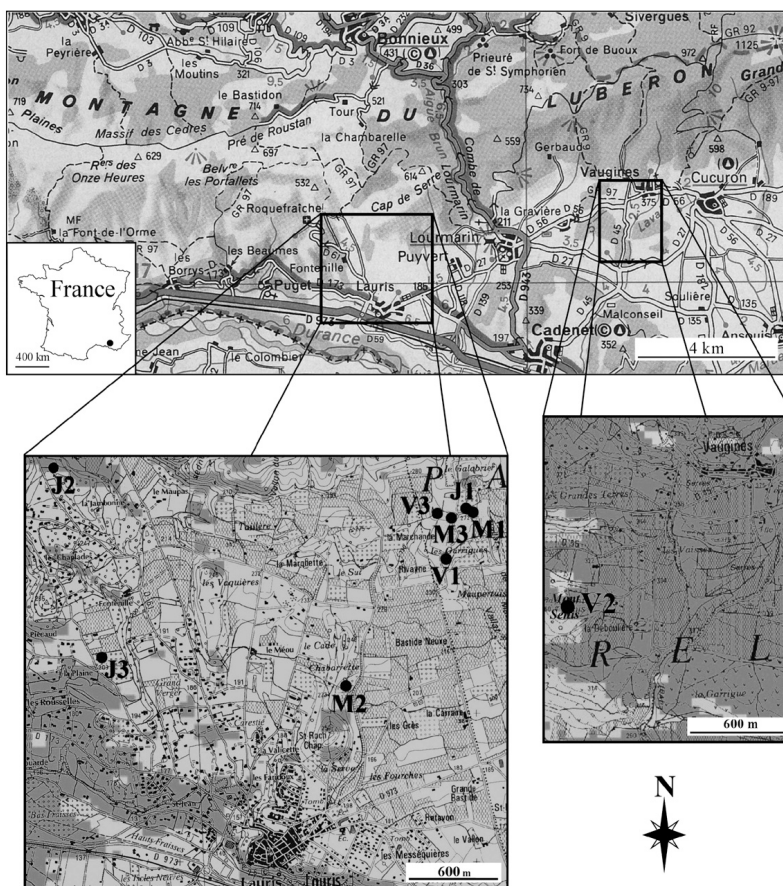
Toutes les essences forestières expansionnistes n'ont pas de propriétés allélopathiques démontrées, bien qu'elles puissent produire des métabolites secondaires. En milieu méditerranéen, de nombreuses espèces présentent des propriétés allélopathiques comme le thym (*Thymus vulgaris* L.), le Romarin (*Rosmarinus officinalis* L.), ou certains cistes (ROBLES *et al.*, 1999 ; pour *Cistus albidus* L.). De même, un certain nombre d'essences forestières et plus particulièrement des conifères présentent aussi cette propriété (PELLISSIER *et al.*, 1989).

Dans le cas du pin d'Alep et dans le contexte que nous avons rappelé, il est particulièrement intéressant de mieux comprendre les mécanismes expliquant sa dynamique. En effet, il est nécessaire, actuellement, que les études portant sur la dynamique végétale fasse la distinction entre les processus de compétition pour les ressources nutritives et/ou la lumière, et les processus allélopathiques (KOBAYASHI 2004). Notre objectif est d'évaluer la part des processus allélopathiques dans la dynamique successionale post déprise agricole.

Une première série d'expérimentations développées dans le cadre de deux MASTER Recherche avait pour but de répondre à plusieurs interrogations :

- le pin d'Alep a-t-il des propriétés allélopathiques ?
- ces propriétés peuvent-elles agir sur le pin d'Alep lui-même ? En effet, la faible régénération du pin d'Alep sous son propre couvert (ACHERAR, 1981) suggère qu'il présente des potentialités auto-toxique. Ce phénomène a d'ailleurs déjà été démontré chez plusieurs espèces méditerranéennes (e. g. *Thymus vulgaris*, *Cistus albidus*, *Cistus ladaniferus* ; ROBLES, 1999 ; ALIAS *et al.*, 2006).

Fig. 1 :
Localisation des différentes stations du Luberon représentant les trois stades successionnels utilisés (J1 à J3 : stade de colonisation ; M1 à M3 : stade de stabilisation ; V1 à V3 : stade de maturité).



Propriétés allélopathiques

Protocole expérimental

Pour répondre à la première question, nous avons mis en place un protocole expérimental « in vitro », habituellement utilisé pour la mise en évidence des potentialités allélopathiques. Ces bio-essais consistent à mesurer la germination et la croissance d'espèces « cibles » mises en contact avec des allélochimiques du pin d'Alep.

Le matériel végétal (aiguilles et racines) a été prélevé dans des pinèdes d'âges variables de la région de Lauris (Vaucluse – Sud-Lubéron). Ces pinèdes, situées sur d'anciennes parcelles cultivées, correspondent à trois stades successionnels différents : un stade de colonisation, un stade d'homogénéisation et un stade de maturité de la pinède (Cf. Fig. 1).

Au sein de chaque station, les prélèvements ont été effectués sur cinq individus. Les macérations d'aiguilles et de racine ont été réalisées selon un protocole bien défini (SOUTO, 1994 ; YU *et al.*, 2003) de manière à obtenir des solutions à 10 ; 5 ; 2,5 %. Ces solutions contiennent un grand nombre de composés secondaires (terpènes et phénols) susceptibles d'intervenir dans ces processus allélopathiques (FERNANDEZ *et al.*, 2006).

Les bio-essais ont été réalisés sur deux espèces « cibles » : la laitue (*Lactuca sativa* L.) traditionnellement utilisée pour sa grande sensibilité aux allélochimiques et un

lin (*Linum strictum* L.) car cette espèce est présente dans les stations correspondant aux premiers stades de la colonisation par le pin d'Alep. Elle peut donc servir de bioindicateur local. Les paramètres pris en compte sont : la germination et la taille des plantules à cinq jours (longueur de la radicule et de l'hypocotyle).

Résultats

Pour chacune des deux espèces cibles, les résultats montrent un effet allélopathique du pin d'Alep variable en fonction de la concentration des macérations d'aiguilles et de racines.

Chez la laitue, la germination (99% en moyenne) n'est pas influencée par les macérations que ce soit d'aiguilles ou de racines. Par contre, en ce qui concerne la croissance de cette espèce, quelle que soit la classe d'âge des arbres fournissant les aiguilles, les macérations ont un effet positif sur l'allongement de la radicule (Cf. Fig. 2a). Les macérations de racines des pins les plus âgés inhibent la croissance et provoquent des nécroses des radicules. Pour la concentration la plus faible, on observe une stimulation de la croissance (Cf. Fig. 2b). Pour l'allongement de l'hypocotyle, les macérations d'aiguilles ne jouent pas de rôle déterminant, alors que les macérations de racines de pin (toutes doses considérées) ont un effet positif (Cf. Fig. 2b).

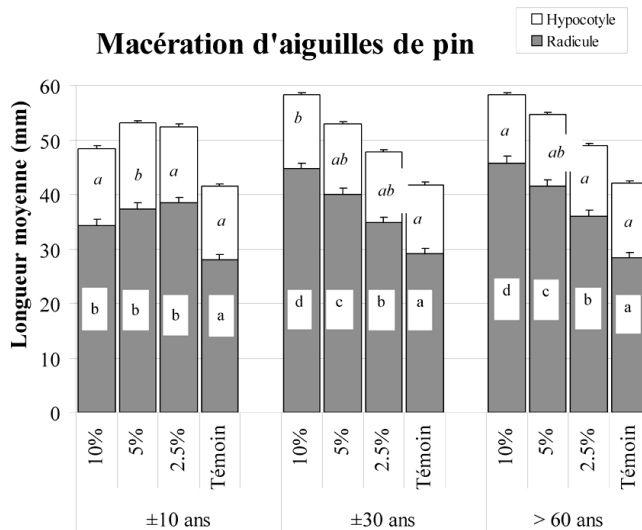
Pour le lin, le taux de germination atteint 68% pour les témoins, mais reste très infé-

Fig. 2a et 2b (ci-dessous) :

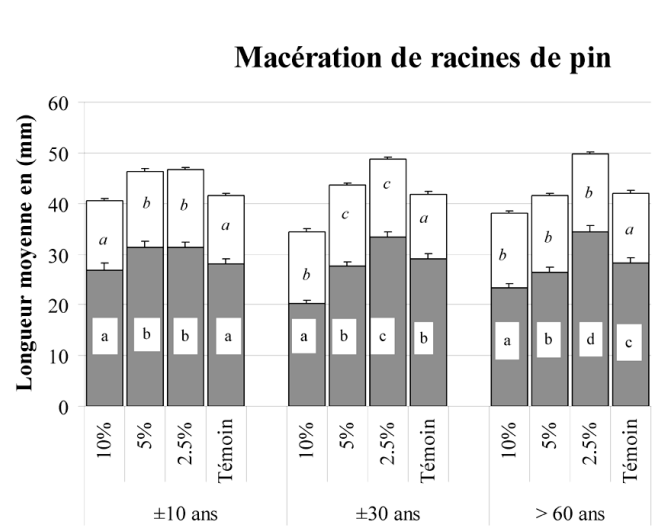
Longueur moyenne de la radicule et de l'hypocotyle (et intervalle de confiance à 95 %) de *Lactuca sativa* en fonction des trois facteurs étudiés : âge ; tissu ; dose.

Les résultats des tests post-ANOVA (Tukey) sont également présentés. Les valeurs qui ne diffèrent pas, au seuil de 0,05, sont notées avec la même lettre.

2a



2b



rieur pour les macérations racinaires et encore plus pour les macérations foliaires (en particulier pour les aiguilles de jeunes pins) (Cf. Fig. 3). Selon l'âge des arbres et les concentrations des macérations, les effets varient, pouvant être, soit positifs, soit négatifs. On observe parfois un effet en « cloche », c'est-à-dire une inhibition à forte dose et une facilitation à faible dose de la croissance de l'espèce cible (REIGOSA *et al.*, 1999). Cependant il faut noter un effet inhibiteur prononcé pour les macérations à 10 % d'aiguilles de jeunes pins (Cf. Fig. 4).

Discussion

Ces résultats démontrent des propriétés allélopathiques chez le pin d'Alep même si celles-ci sont nuancées selon l'espèce cible, les doses utilisées et l'origine des macérations. Les potentialités allélopathiques observées sont plus marquées au niveau des premiers stades de la succession secondaire post-déprise agricole, c'est-à-dire dans un scénario dynamique concernant des jeunes pins. Comme les effets inhibiteurs sont variables selon les espèces cibles, la libération d'allélochimiques accompagnant la colonisation par le pin va participer à la transformation de la composition de la pelouse initiale au même titre que d'autres effets liés à sa présence (ombre par exemple).

La présence de champignons dans les bio-essais avec les macérations foliaires permet de supposer que les pluviollessivats contiennent des molécules capables de favoriser le

développement de ces champignons. Il a d'ailleurs été montré que le pin d'Alep possède des mycorhizes (HONRUBIA, 2000) et que les allélochimiques peuvent faciliter la colonisation des racines par les champignons mycorhiziens. L'influence des allélochimiques sur les mycorhizes de *Picea abies* (PELISSIER *et al.*, 1989) confirme le rôle de ces substances sur « l'environnement » racinaire.

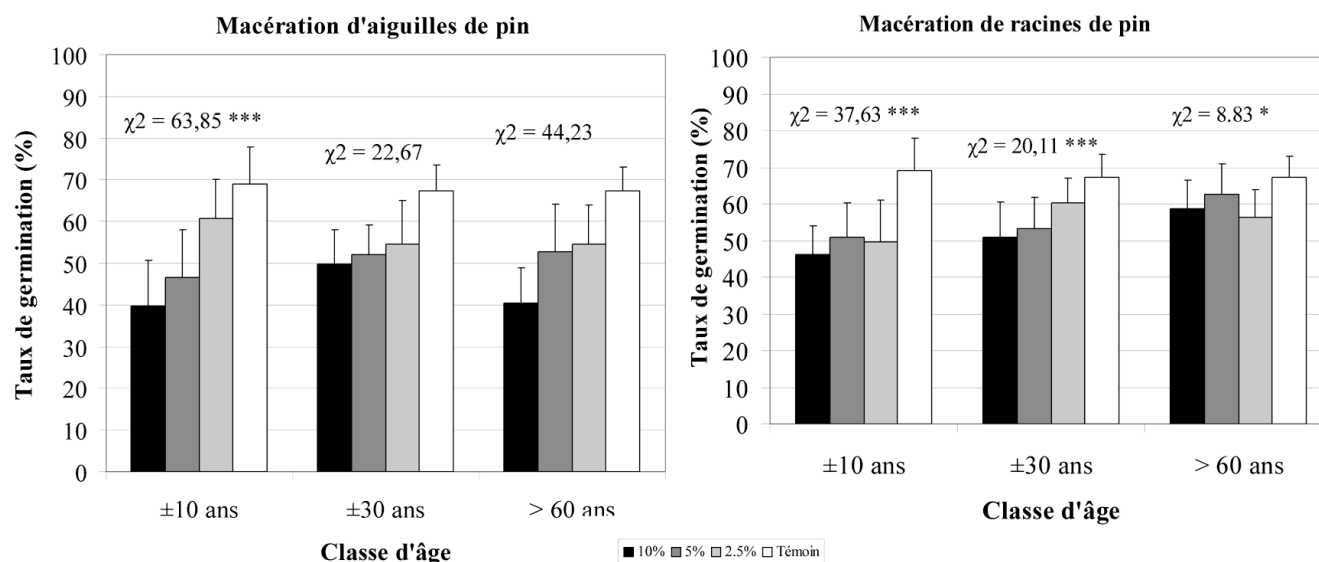
Le mécanisme d'autotoxicité

Expérimentation

Pour répondre à cette question, nous avons repris le processus expérimental déjà présenté, mais en prenant comme espèce cible le pin lui-même et en tenant compte de facteurs environnementaux tels que le sol, la litière et la lumière.

Les bio-essais ont été conduits sur différents types de sols provenant de friches en voie de colonisation par le pin d'Alep (naturel, sol stérile, sol naturel avec litière) que ce soit en lumière naturelle ou atténuée (simulation d'un couvert arboré). Au total, cinq facteurs ont donc été testés dans ces bio-essais : le facteur stade successional (stade de colonisation et stade de maturité), le facteur organe (aiguilles et racines), le facteur dose (2,5 ; 10%), le facteur sol ainsi que le facteur lumière. Les paramètres pris en compte sont : la germination et la taille des plantules à dix jours (longueur de la racine et de l'hypocotyle).

Fig. 3 (ci-dessous) :
Taux moyen de germination de *Linum strictum* (et intervalle de confiance à 95 %) en fonction des trois facteurs étudiés : âge ; tissu ; dose. Les résultats des comparaisons des fréquences de germination à l'aide du test du Khi-2 sont également présentés :
*Khi-2<0,005
***Khi-2<0,001



Résultats

Croissance. Concernant la croissance des plantules, la taille maximale observée après 6 jours de croissance n'excède pas 6 cm. L'ACM² permet d'observer que le facteur bloc et le facteur lumière n'ont pas d'effet significatif sur la croissance (coefficient de corrélation : 0,017 et 0,0014 respectivement) ; le facteur dose a un effet significatif avec des hypocotyles et des radicules plus courtes avec la dose à 10%. Les tailles moyennes et grandes sont observées sans macération. Suite à l'ACM, les ANOVAS³ à plusieurs facteurs montrent que les macérations de pins engendrent une réduction de la taille des hypocotyles à partir de la dose 2,5% et cela quel que soit le type de sol étudié (ANOVA multifacteurs, effet dose, $F = 11.90$, $p < 0.001$). L'effet dose est également significatif sur la taille des radicules avec des tailles significativement plus faibles avec la plus forte concentration (10%) (ANOVA multifacteurs, effet dose, $F = 5.10$, $p < 0.05$). Les analyses des interactions montrent que la taille des hypocotyles et des radicules est plus faible sur sol stérile. L'effet du sol est particulièrement marqué pour les radicules (ANOVA multifacteurs, effet du sol, $F = 2.58$, $p < 0.05$). L'effet du stade successional est également significatif, les macérations des pins les plus âgés inhibent la croissance des plantules de manière plus marquée. En effet, quel que soit le type de sol, la taille des hypocotyles est fortement limitée avec les macérations à

10% d'aiguilles et de racines de vieux pins (ANOVA, $3.90 < F < 6.80$, $p < 0.05$). Pour le stade successional de colonisation, seules les macérations de racines ont un effet inhibiteur sur la taille des hypocotyles et des radicules, ceci uniquement sur sol stérile (ANOVA, $3.12 < F < 6.80$, $p < 0.05$).

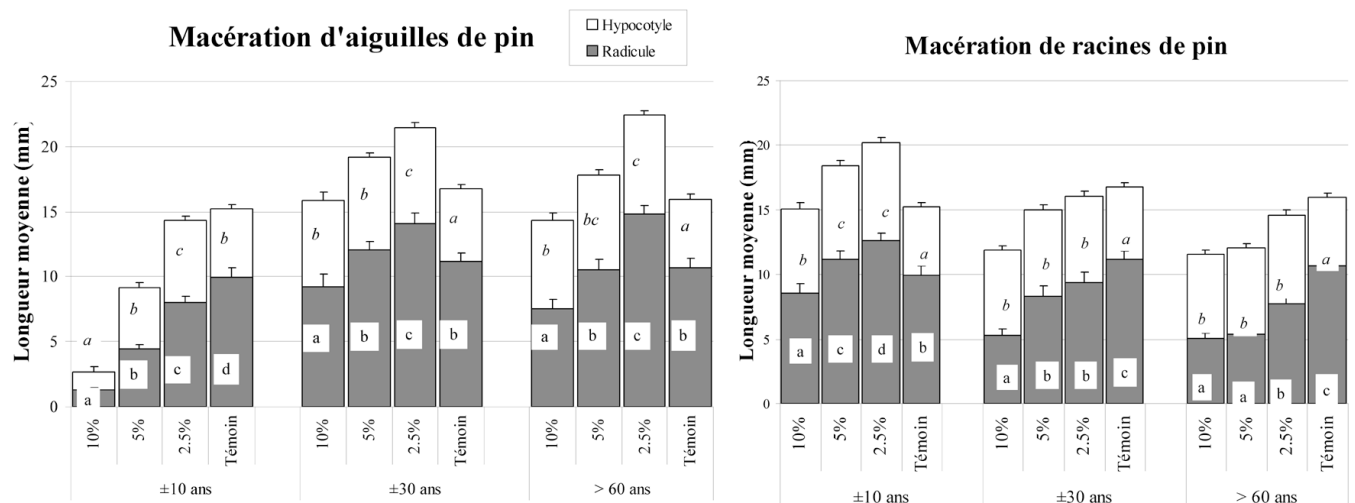
Les taux de germinations varient en fonction des facteurs étudiés. La lumière n'a pas d'effet sur le taux de germination alors que les effets les plus marqués sont observés avec la dose : la germination diminue très sensiblement avec des macérations à 10% et avec le sol : cette diminution de germination est plus marquée sur sol stérile que sur sol naturel. Enfin, les macérations obtenues avec des aiguilles de jeunes pins sont plus inhibitrices que celles obtenues avec des aiguilles de pins âgés. De plus, des taux de germination plus faibles sont observés en présence de litière, que ce soit pour le témoin ou les autres traitements. La litière limite donc significativement la germination des graines de pin en particulier dans les stades de maturité. Enfin les coefficients de vélocité de germination ont été les plus faibles avec des macérations à 10%.

Concernant la croissance, les analyses statistiques permettent d'observer que le facteur lumière n'a pas d'effet significatif sur la croissance ; le facteur dose a un effet significatif avec des hypocotyles et des radicules plus courtes avec la dose à 10%. Les autres facteurs ont également des effets variables mais moins tranchés.

2 - ACM : analyse des correspondances multiples
3 - ANOVA (ANALYSIS OF VARIANCE) : analyse de variance paramétrique. Cette analyse multifactorielle consiste à tester si les différences de variation dans chaque échantillon (suivant une loi normale) s'écartent de manière significative de la valeur 0.
Fobs : variable observée de SNEDECOR, calculée par l'analyse de variance de échantillons et permettant d'établir la fiabilité du résultat par comparaison avec une table de références (Table des valeurs théoriques de F, dites de SNEDECOR).

Fig. 4 : Longueur moyenne de l'hypocotyle et de la radicule (et intervalle de confiance à 95 %) de *Linum strictum* en fonction des trois facteurs étudiés : âge ; tissu ; dose.

Les résultats des tests post-ANOVA (Tukey) sont également présentés. Les valeurs qui ne diffèrent pas, au seuil de 0,05, sont notées avec la même lettre.



Discussion

Les bio-essais réalisés dans cette expérience ont globalement mis en évidence un effet significatif des macérats racinaires et foliaires sur les germinations des graines de pins et sur la croissance des plantules. Il y a donc bien une autotoxicité chez le pin d'Alep, autotoxicité moins marquée cependant, que dans le cas du thym ou des cistes. La dose la plus concentrée (10%) a un effet inhibiteur incontestable entraînant une inhibition de la croissance de la racine et de l'hypocotyle. Les macérations d'aiguilles de pin présentent des effets autotoxiques plus marqués que les macérations racinaires, en particulier chez les jeunes pins. Donc la compétition intra-spécifique est surtout marquée dans les jeunes peuplements. Les effets inhibiteurs les plus forts sont apparus avec le sol stérile ce qui veut dire qu'en situation naturelle il existe des mécanismes « tampon » liés aux micro-organismes du sol ou à la litière. Cependant, il faut rappeler que la litière s'est avérée négative pour les germinations. Choesin et Boerner (1991) ont souligné ces mécanismes sur *Brassica napus* L. et *Medicago sativa* L.

Parmi les facteurs testés, la lumière n'a pas eu d'effet significatif. Ceci est en accord avec les résultats de Broncano *et al.* (1998) travaillant sur la régénération du pin d'Alep bien que cette espèce soit considérée comme héliophile par certains auteurs (ABBAS, 1986). Donc les effets inhibiteurs semblent bien liés aux allélochimiques.

Conclusion

En conclusion de ces travaux, on est amené à faire un certain nombre de remarques. Les expérimentations *in vitro* peuvent laisser le lecteur perplexe car elles ne reproduisent pas les conditions du terrain. Bien que les travaux en « allélopathie » utilisent encore cette démarche *in vitro*, elle est complétée par une étude en microcosmes et *in situ*, actuellement en cours, pour étayer ces premiers résultats. La comparaison entre ces scénarios permettra de mesurer également la part des composants du sol dans ces mécanismes. Sinkkonen (2007) souligne l'interférence entre les paramètres du sol, les effets des autotoxines et les effets liés à la compétition pour les ressources. Ce type de travaux est beaucoup plus aisé à mener

lorsque l'on utilise des plantes herbacées ou arbustives à croissance rapide. Pour des arbres, les phénomènes sont plus difficiles à mettre en évidence.

Le suivi de la variation des composés allélochimiques au cours d'un cycle annuel, n'a pas pu vraiment être pris en compte comme cela avait pu l'être pour le romarin. Il est possible qu'à un certain moment du cycle phénologique, l'impact des allélochimiques soit plus aigu (ce qui est le cas pour le romarin). Les espèces cibles dont la germination est naturellement programmée à cette période critique seront les principales victimes du phénomène, alors que d'autres espèces qui germent à une autre période ne souffriront pas du processus allélopathique. On voit toute l'importance de développer encore les recherches dans ce domaine pour mieux comprendre la dynamique du cortège floristique des peuplements à pin d'Alep.

On peut s'interroger sur le déterminisme des processus allélopathiques souvent considérés dans la littérature scientifique un peu ancienne comme une curiosité de la Nature. Le métabolisme secondaire des végétaux a pour l'essentiel un rôle défensif. Ce processus participe donc aux mécanismes de compétition. Mais lorsqu'il s'intègre au schéma général de la dynamique successionale, il pourrait devenir un élément moteur de cette dynamique. L'objectif des études sur les mécanismes allélopathiques chez le pin d'Alep est de préciser *in situ* leur rôle.

L'autotoxicité mérite beaucoup d'attention car elle est un moyen de régulation de la dynamique populationnelle. Dans le cas des cistes (ciste blanc ou ciste ladanifère) le bilan est simple : toute parcelle occupée par des cistes ne pourra renouveler son peuplement qu'après disparition du peuplement en place ou après passage du feu. Dans le cas du pin d'Alep, le processus paraît plus complexe mais il participe à la dynamique d'évolution de la pinède. Sinkkonen souligne la relation entre phénomènes d'autotoxicité, densité du peuplement et production en biomasse. Mais ce théoricien s'appuie sur des exemples et des bioessais concernant des herbacées ou des arbustes. L'autotoxicité du pin d'Alep (selon un scénario valable pour d'autres espèces comme le thym ou les cistes) contribue à limiter dans le temps, la durée de vie de la pinède, c'est-à-dire à favoriser le passage à une autre formation forestière (chênaie verte ou chênaie pubescente). Mais alors, que se passe-t-il lorsque l'on a à faire à une situation où le « climax » est la forêt de

pin d'Alep ? (en Afrique du Nord ou dans quelques zones du midi méditerranéen français par exemple). En examinant le cas des cistaies, on constate qu'au delà de quinze à vingt ans, celles-ci se dégradent d'elles-mêmes et périssent. Le scénario peut-il être du même ordre dans la pinède de pin d'Alep sur un pas de temps beaucoup plus long ou bien y a-t-il d'autres facteurs qui entrent en jeu pour neutraliser sur le long terme, les phénomènes d'autotoxicité ?

Références

- Abbas H., Barbero M., Loisel R., 1984. Réflexion sur le dynamisme actuel de la régénération naturelle du pin d'Alep (*Pinus halepensis* Miller) dans les pinèdes incendiées en Provence calcaire (de 1973 à 1979). *Ecol. Médit.* 10,85-104.
- Abbas H., Barbero M., Loisel R., Quezel P., 1985-1986 – Les forêts de pin d'Alep dans le Sud-Est français. 1^{ère} et 2^e parties. *Forêt Médit.* 7,3-42 et 8,2-45.
- Abbas H., 1986 – Contribution à l'étude de l'aménagement des forêts de pin d'Alep (*Pinus halepensis* Mill.) dans le Sud-Est méditerranéen français. Thèse doct, Univ. Aix-Marseille III. France 254 p.
- Acherar M., Lepart J. et Debussche M., 1984. La colonisation des friches par le pin d'Alep (*Pinus halepensis* Miller) en Languedoc méditerranéen. *Acta Oecologica*, 5 (2) : 179-189.
- Alias J.C., Sosa T., Escudero J.C. et Chaves N. – 2006. Autotoxicity against germination and seedling emergence in *Cistus ladaniferus* L. *Plant and Soil* 282: 327-332.
- Barbero M., Bonin G., Loisel R. et Quézel P., 1990. Changes and disturbances of forest ecosystems caused by human activities in the western part of the mediterranean basin. *Vegetatio*, 87 : 151-173.
- Bong-Seop K., 1992. Effect of pine allelochemicals on selected species in Korea. *Allelopathy : Basic and applied aspects*, Rizvi S.J.H. et Rizvi V. édés., Chapman & Hall publ., London : 204-241.
- Broncano M. J., Riba M. et Retana J., 1998. Seed germination and seedling performance of two Mediterranean tree species, holm oak (*Quercus ilex* L.) and Aleppo pine (*Pinus halepensis* Mill.) : a multifactor experimental approach. *Plant Ecology*, 138 : 17-26.
- Choesin D.N. and Boerner R.E.J. 1991 Allyl isothiocyanate release and the allelopathic potential of *Brassica napus* (brassicaceae). *Am. J. Bot.* 78,1083-1090
- Fernandez C., Lelong B., Vila B., Mevy J-P., Robles C., Greff S., Dupouyet S., and Bousquet-Melou A. – 2006. Potential allelopathic effect of *Pinus halepensis* in the secondary succession : an experimental approach. *Chemoecology*, 16(2): 97-105.
- Honrubia M., 2000. Mycorrhizas in *Pinus halepensis* Miller. *Ecology, Biogeography and Management of Pinus halepensis and P. brutia Forest Ecosystems in the Mediterranean Basin*, Ne'eman G. et Trabaud L. édés., Backhuys publ., Leiden : 191-202.
- Kobayashi K.: 2004. Factors affecting phytotoxic activity of allelochemicals in soils. *Weed Biology and Management*: 4,1-7.
- Molisch H., 1937. *Der Einfluss einer Pflanze auf die andere-Allelopathie*. Fischer publ., Jena.
- Nahal, I., 1962. Le pin d'Alep (*Pinus halepensis* Miller) : étude taxonomique, phytogéographique et sylvicole. *Ann. Ecol. Nation. Eaux et Forêts. Nancy*, 19, 473-686.
- Pellissier F. Et Trosset L.-1989. Effect of phytotoxic solutions on the respiration of mycorrhizal and non mycorrhizal spruce roots *Picea abies* L. *Karst. Ann. Sci. For.*, 46 : 731-733.
- Pons A. : 1992 Les enseignements des données historiques concernant le pin d'Alep. *Forêt Médit.* 13, 155-157.
- Quezel P. 1980 Biogéographie et écologie des conifères méditerranéens. In Pesson P. (ed) Documents d'Ecologie forestière. Gauthier-Villars, Paris pp 201-255.
- Quézel P., 2000. Taxonomy and Biogeography of Mediterranean Pines (*Pinus halepensis* and *P. brutia*). *Ecology, Biogeography and Management of Pinus halepensis and P. brutia Forest Ecosystems in the Mediterranean Basin*, Ne'eman G. et Trabaud L. édés., Backhuys publ., Leiden : 1-12.
- Reigosa M. J., Sanchez-Moreiras A. et Gonzalez L., 1999. Ecophysiological Approach in Allelopathy. *Critical Reviews in Plant Sciences*, 18 (5) : 577-608
- Rice E. L., 1984. *Allelopathy*. Academic Press publ., USA : 421 p.
- Robles C., Bonin G. et Garzino S., 1999. Potentialités autotoxiques et allélopathiques de *Cistus albidus* L. *C.R. Académie des sciences*, 322 : 677-685.
- Sinkkonen A. 2007 Modelling the effect of autotoxicity on density-dependent phytotoxicity. *Journal of theoretical biology*, 244, 218-227.
- Souto X. C., Gonzalez L. et Reigosa M. J., 1994. Comparative analysis of allelopathic effects produced by four forestry species during decomposition process in their soils in Galicia (NW Spain). *Journal of Chemical Ecology*, 20 (11) : 3005-3015.
- Thomas M., 2005. Evolution des formations végétales à pin d'Alep en région Provence-Alpes-Côte

Gilles BONIN
Anne BOUSQUET-MELOU
Benjamin LELONG
Sébastien VOIRIOT
Solène NOZAY
Catherine FERNANDEZ
Equipe « Ecologie fonctionnelle »
Institut méditerranéen d'écologie et paléoécologie
UMR CNRS 6116
Service 421 F.S.T.
St-Jérôme 13397
Marseille cedex 20

d'Azur de 1975 à aujourd'hui. *Mémoire de fin d'étude*. Ingénieur des techniques agricoles.

Timbal J., Gelpe J., Garbaye J. 1990. Etude préliminaire sur l'effet dépressif de la molinie (*Molinia caerulea*) sur la croissance et l'état mycorhizien de semis de chênes rouges (*Quercus rubra*). *Ann. Sci. For.* 21 : 643-649.

Yu J. Q., Ye S. F., Zhang M. F. et Hu W. H., 2003. Effects of root exudates and aqueous root extracts of cucumber (*Cucumis sativus*) and allelochemicals, on photosynthesis and antioxidant enzymes in cucumber. *Biochemical Systematics and Ecology*, 31 : 129-139.

Résumé

Les processus allélopathiques sont bien connus dans le cas de certaines espèces végétales depuis de très nombreuses années, mais ils sont toujours présentés comme des phénomènes particuliers et leur rôle dans la dynamique de la végétation est peu pris en compte. L'objet de cet article est de montrer quel peut être leur rôle dans le cas d'espèces ligneuses constituant des éléments majeurs des successions secondaires en région méditerranéenne. Les études présentées (premiers éléments d'un programme de recherche plus ambitieux) confirment les propriétés allélopathiques du pin d'Alep, propriétés qu'il faut nuancer en fonction des stades dynamiques et en fonction des sources d'allochimiques (pluviolissivats ou exsudats racinaires). Enfin la mise en évidence de phénomènes d'autotoxicité amène une réflexion sur les régulations de la dynamique populationnelle de ce pin et sur ses conséquences sur la succession végétale.

Summary

Allelopathic processes are well-known since many years for some plant species. However, they are still presented as particular phenomena and their role in the vegetation dynamic is little take into account. The aim of this article is to show the role of these allelopathic processes for woody plant species which are major elements in secondary successions in the Mediterranean area. This presented study (first results of a more ambitious research program) confirms the allelopathic properties of Aleppo pine; properties which it is necessary to moderate according to the dynamic stages and to the origin of the allelochemicals (leachates or exsudats). Finally, the description of autotoxicity phenomena brings a reflexion on the regulation of populational dynamics of this pine and on its consequences on vegetation dynamic.

Riassunto

**Espansione del pino d'Aleppo
Parte dei processi allelopatici nella dinamica successionale.**

I processi allelopatici, nel caso di certe specie vegetali, sono bene conosciuti da numerosi anni, ma sono stati presentati come fenomeni particolari e la loro parte nella dinamica della vegetazione è poco presa in conto. L'oggetto di questo articolo è di mostrare quale può essere la loro parte nel caso di specie legnose costituendo elementi maggiori di successioni secondari in regione mediterranea. Gli studi presentati (primi elementi di un programma di ricerca più ambizioso) confermano le proprietà allelopatiche del pino d'Aleppo, proprietà che occorre esprimere con garbo in funzione delle fonti d'allelochimica (pluviolisciviazione o essudato) Infine la messa in evidenza di fenomeni di auto tossicità conduce a una riflessione sulle regolazioni della dinamica popolazionale di questo pino e sulle conseguenze sulla successione vegetale.