



HAL
open science

Restaurer et améliorer la résilience des forêts méditerranéennes : tester de nouvelles pratiques

Bernard Prévosto, J. Gavinet, M. Audouard, J.M. Lopez, F. Guerra, C. Travaglini

► **To cite this version:**

Bernard Prévosto, J. Gavinet, M. Audouard, J.M. Lopez, F. Guerra, et al.. Restaurer et améliorer la résilience des forêts méditerranéennes : tester de nouvelles pratiques. irstea. 2017, pp.44. hal-02606449

HAL Id: hal-02606449

<https://hal.inrae.fr/hal-02606449>

Submitted on 16 May 2020

HAL is a multi-disciplinary open access archive for the deposit and dissemination of scientific research documents, whether they are published or not. The documents may come from teaching and research institutions in France or abroad, or from public or private research centers.

L'archive ouverte pluridisciplinaire **HAL**, est destinée au dépôt et à la diffusion de documents scientifiques de niveau recherche, publiés ou non, émanant des établissements d'enseignement et de recherche français ou étrangers, des laboratoires publics ou privés.

Région Provence-Alpes-Côte d'Azur



Restaurer et améliorer la résilience des forêts méditerranéennes : tester de nouvelles pratiques



SEPTEMBRE 2017

**B. Prévosto, J. Gavinet, M. Audouard,
J.M. Lopez, R. Estève, F. Guerra, C.
Travaglini**

Irstea, Unité de recherche RECOVER
équipe Ecosystèmes Méditerranéens et
Risques
3275 route de Cézanne CS 40061
13 182 Aix-en-Provence cedex 5



Région
Provence
Alpes
Côte d'Azur

Résumé

De nombreuses formations végétales en Région méditerranéennes ont subi une dynamique régressive suite à un ou plusieurs incendies. Il y a donc nécessité de développer des méthodes permettant une restauration de l'écosystème lorsque celui-ci est fortement dégradé ou une amélioration de sa résilience. L'objectif de l'étude est de tester de nouvelles pratiques de restauration se fondant sur l'introduction d'espèces feuillues selon les principes suivants : intervenir ponctuellement sur des zones identifiées comme les plus favorables sur le plan stationnel, tester la technique du semis qui est simple et peu coûteuse à mettre en place par rapport à la plantation, identifier les micro-habitats les plus favorables à la croissance et à la survie des plants et l'influence de l'ouverture de la strate haute (éclaircie), analyser le rôle des végétations naturelles en place.

L'effet fortement négatif des peuplements denses de pin d'Alep sur la survie et la croissance de la plupart des espèces feuillues plaide pour la réalisation d'éclaircies dans ces peuplements. Dans les conditions de fertilité favorables et en présence de strate arbustive modérée, des éclaircies fortes donnent de bons résultats sur la survie et la croissance de la régénération naturelle ou introduite au moins au cours des premières années. Dans les autres situations, des éclaircies intermédiaires sont plutôt à recommander. Dans les milieux découverts et particulièrement dans des conditions stationnelles difficiles ou suite à des dégradations (incendie par exemple), le couvert arbustif est facilitateur pour l'installation du plant feuillu en atténuant les risques de photo-inhibition, en tamponnant les extrêmes climatiques et même en limitant la prédation par les herbivores.

L'introduction de feuillus méditerranéens, capables de rejeter de souche après perturbation, est un moyen d'augmenter la diversité et la résilience des peuplements résineux monospécifiques ou des formations ouvertes suite à un passage du feu. Les résultats de nos expérimentations, pour les premières années, montrent que les feuillus sempervirents, sclérophylles, formant des arbustes ou de petits arbres sont mieux adaptés aux conditions environnementales des milieux découverts caractérisés par un microclimat difficile (températures et déficit de pression de vapeur élevés en saison estivale) et un excès de radiations lumineuses. C'est par exemple le cas du chêne vert et de l'arbousier. En revanche, les espèces arborées, décidues et malacophylles (comme le frêne à fleurs et le sorbier) bénéficient d'un couvert forestier qui régule les variations climatiques et qui apporte de l'ombrage.

Utiliser la technique de semis de glands pour les chênes est une pratique très ancienne qui a été largement délaissée au profit de la plantation. Nous faisons le point sur cette technique en la revisitant à la lumière de nos expérimentations de terrain et de celles conduites dans le nord de l'Espagne. Nous décrivons les bénéfices et les inconvénients du semis par rapport à la plantation. Puis, les principes de base de la récolte, du tri et de la conservation des glands sont exposés. Après avoir rappelé les conditions d'installation sur le terrain, nous analysons ensuite la réussite du semis en fonction des conditions de prédation par la faune sauvage et des moyens mis en œuvre pour s'en prémunir. Enfin, nous précisons l'influence des milieux sur la réussite du semis et le rôle joué par la végétation ou les objets « nurse ».

Etant donné leur coût et les conditions de réussite souvent aléatoires, les opérations d'introduction active de feuillus devraient être ciblées dans les conditions les plus favorables, c'est-à-dire sur des sols relativement profonds comme sur des anciennes terrasses de culture ou des fonds de vallon et en l'absence de végétation très compétitrice.

Contenu

1-Problématique et objectifs	5
1-1 Pourquoi tester de nouvelles pratiques ?	5
1-2 Les objectifs	5
1-3 Structure du document	6
2- Semer les chênes méditerranéens (Quercus ilex, Quercus pubescens) : pourquoi, comment et avec quelle réussite ?	7
2-1 Semer ou planter ?.....	7
2-2 Récolter et conserver les glands	9
2-3 Installer sur le terrain.....	11
2-4 Protéger les glands de la prédation.....	13
2-5 Choisir les habitats pour le semis	15
2-7 Conclusion : une technique ancestrale à revisiter.....	18
3- Expérimentations sur le développement des plantules de chêne selon les couverts et les espèces	19
3-1 Rôle du couvert arbustif sur le développement des chênes : comparaison entre deux sites de fertilité contrastée	19
3-1-1 Sites d'étude et expérimentations	19
3-1-2 Résultats sur l'émergence, la survie et la croissance	19
3-2 Influence de la strate basse sur le microclimat et le développement des plantules de chêne	21
3-2-1 Site d'étude, expérimentation et mesures.....	22
3-2-2 Résultats	23
3-3 Interactions entre les semis et les strates de végétation.....	27
3-3-1 Interactions avec un couvert arbustif et arboré	27
3-3-2 Interactions avec différentes espèces d'arbuste	27
3-4 Conclusions	28
4-Installer des feuillus méditerranéens pour augmenter la résilience et diversifier les peuplements résineux : rôle du couvert forestier et influence de l'espèce.....	29
4-1 La problématique : pourquoi installer des feuillus ?	29
4-2- L'expérimentation.....	30

4-2-1 Les différentes espèces feuillues introduites.....	30
4-2-2 Utilisation d'un gradient de couvert.....	30
4-2-3 Les mesures.....	31
4-3 Les résultats.....	32
4-3-1 Survie : les couverts denses défavorables	32
4-3-2 Croissance : un contraste entre croissance en diamètre et croissance en hauteur	33
4-3-3 Paramètres écophysologiques : les stress lumineux et hydrique.....	33
4-3-4 Paramètres microclimatiques : des milieux ouverts vers les milieux fermés.....	34
4-4-Discussion & conclusion.....	35
4-4-1 Une influence forte de l'ouverture du couvert sur la croissance et la survie	35
4-4-2 La performance des plants dépend de l'espèce	36
4-4-3 Quels enseignements pour la restauration ?	37
5- Conclusions techniques	38
Bibliographie.....	40

1-Problématique et objectifs

1-1 Pourquoi tester de nouvelles pratiques ?

De nombreuses formations végétales en Région méditerranéennes ont subi une dynamique régressive suite à un ou plusieurs incendies (Vallejo et al. 2006). Celle –ci se caractérise par le passage d'un état initial boisé (pinède, chênaie) vers un état arbustif le plus souvent appauvri en essences forestières et dégradé (couverture végétale incomplète) alors que la zone méditerranéenne présente une diversité ligneuse remarquable (Quézel et al., 1999). Les terres marginales à l'abandon et colonisées progressivement par les arbres ou les arbustes aboutissent aussi à des formations ouvertes présentant souvent une faible diversité d'essences (fruticées, pinèdes ouvertes par exemple).

Historiquement la restauration de ces terrains s'est fondée sur des plantations « en plein » et monospécifiques (Gómez-Aparicio, 2009a). En raison de nombreux échecs (stations à trop faibles potentialités, sécheresses, feux récurrents) et du coût, ces opérations ont été abandonnées. Actuellement la politique est celle du « laisser faire » se fondant uniquement sur la restauration « naturelle » de l'écosystème. Celle-ci est cependant insuffisante ou trop lente lorsque le système est trop dégradé et nécessite une action de restauration.

Il y a donc nécessité de développer des méthodes permettant une restauration de l'écosystème lorsque celui-ci est fortement dégradé ou une amélioration de sa résilience (c'est-à-dire sa capacité à surmonter de futures perturbations) en cas de dégradation moins accentuée (Prévosto et Ripert, 2011) comme c'est le cas pour les terres abandonnées et recolonisées par de la végétation ligneuse.

1-2 Les objectifs

L'objectif de l'étude est de tester de nouvelles pratiques de restauration se fondant sur l'introduction d'espèces feuillues en utilisant les principes suivants :

- intervenir ponctuellement sur des zones identifiées comme les plus favorables sur le plan stationnel (ex anciennes terrasses) pour remplacer les plantations « en plein » par des plantations ponctuelles créant des îlots de biodiversité. Nous avons privilégié la technique du semis qui est simple et peu coûteuse à mettre en place.
- tester sur la zone à restaurer l'influence des micro-habitats et identifier ceux les plus favorables à la croissance et à la survie des plants,
- analyser le rôle des végétations naturelles en place et déterminer celles qui sont les plus facilitatrices pour l'installation des feuillus : par exemple les buissons habituellement éradiqués lors des reboisements peuvent fournir un abri efficace pour le plant (Gómez-Aparicio, 2009b), ou les pinèdes spontanées plus ou moins ouvertes.

Pour réaliser ces pratiques nous avons privilégié comme essences objectifs les chênes blanc et vert (*Quercus pubescens* et *Quercus ilex*) et nous avons utilisé des expérimentations de semis de chêne dans des milieux variés : sous pinède ou en milieu découvert, en présence ou en absence d'arbustes. Nous avons également exploré l'utilisation d'autres feuillus méditerranéens.

1-3 Structure du document

Nous avons divisé le document en trois parties.

Dans la première partie, nous présentons la technique du semis de chêne méditerranéen à partir d'une analyse de la littérature et utilisant aussi les résultats de précédentes expérimentations mises en place en Région PACA.

Cette partie a fait l'objet d'un article publié dans la revue Forêt Méditerranéenne en 2015 (t36, n°1). A partir de cet article et sur la base d'une collaboration avec l'Espagne (Université de Valladolid), nous avons élaboré une plaquette de vulgarisation sur cette technique du semis. Cette plaquette, destinée aux gestionnaires et propriétaires forestiers, a été produite en plusieurs langues (Français, Espagnol, Anglais) afin que sa diffusion soit plus large que le simple cadre régional.

Dans une seconde partie, nous présentons les résultats de deux expérimentations testant la réussite de semis dans des conditions variées de couvert forestier. Nous avons testé en particulier l'influence de l'ouverture de la strate haute à pin d'Alep ainsi que l'influence du couvert de la strate basse sur le développement (survie, croissance) de semis de chêne blanc et vert. Dans une première expérience, nous analysons le développement des deux chênes sur deux sites contrastés en termes de fertilité (une station peu fertile et une autre plus productive) en fonction de la couverture arbustive. Ces résultats ont fait l'objet d'une publication dans la revue Forest Ecology and Management (Gavinet et al., 2016). Dans une seconde expérimentation, l'influence du type de couvert (arboré/arbustif) et la nature de l'espèce sur l'émergence et le développement des chênes sont analysées. La présentation de cette expérimentation, ses résultats et leur interprétation, ont été exposés dans la thèse de J. Gavinet intitulée « Installation d'espèces feuillues en forêt de pin d'Alep : interactions avec les strates arborées et arbustives » soutenue en Décembre 2016, à l'Université d'Aix-Marseille.

Dans une troisième partie, nous élargissons les résultats précédents sur le chêne à d'autres feuillus plus rarement utilisés en foresterie méditerranéenne comme le frêne à fleurs, le cormier, l'arbousier ou le pistachier térébinthe. Nous montrons, sur la base d'expérimentations de terrain, comment ces feuillus peuvent être utilisés sous différents types de couvert, des plus fermés au plein découvert. Ces résultats ont été publiés dans un article de la revue Forêt Méditerranéenne (Prévosto et al., 2016a).

Enfin nous présentons dans une brève partie finale, les principales conclusions techniques de ce travail.

2- Semer les chênes méditerranéens (*Quercus ilex*, *Quercus pubescens*) : pourquoi, comment et avec quelle réussite ?

Il existe quelques 500 espèces de chênes dans le monde qui peuplent une grande diversité de milieux plus particulièrement en Amérique du Nord, Europe et Ouest de l'Asie. Les gestionnaires privilégient la régénération naturelle pour renouveler les peuplements mais utilisent aussi la régénération artificielle notamment pour la restauration de peuplements dégradés ou d'afforestations de terres agricoles. Déjà durant la période romaine, des agronomes tels que Cato, Varro ou Columella recommandaient la technique du semis direct pour la régénération de la *Glandaria silva*. Cette méthode a d'ailleurs été très largement utilisée en Europe méditerranéenne pour la régénération artificielle des chênes jusqu'au début du 20^{ème} siècle. Ainsi, dans son traité de sylviculture sur le chêne vert de 1879, Regimbeau notait que « de tous les procédés de repeuplements le semis est le plus naturel, le plus simple, le plus économique, le plus sûr et conséquemment le plus pratique ». Par la suite elle a été remplacée largement par la plantation. Actuellement, on constate un certain regain d'intérêt pour le semis direct pratiqué dans des habitats variés à travers le monde : forêts alluviales dans le sud-est des Etats-Unis (Allen et al., 2004 ; Dey et al., 2007), forêts des pentes de l'Himalaya (Thadani, 2008), forêts du nord de l'Europe (Madsen et Löf, 2005) ou système sylvo-pastoral du sud de l'Espagne (Leiva et al., 2013) pour ne citer que quelques exemples.

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

2-1 Semer ou planter ?

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

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

Tableau 1. Comparaison entre le semis et la plantation

	Semis	Plantation
Installation	<ul style="list-style-type: none"> -Cout faible en général (si graines facilement disponibles). -Date du semis plus flexible. -Mise en place très facile. 	<ul style="list-style-type: none"> -Méthode plus coûteuse : production du plant, transport, plantation... -Fenêtre temporelle plus étroite. -Mise en place plus difficile en particulier sur les sols superficiels à forte pierrosité.
Survie et croissance	<ul style="list-style-type: none"> -Survie initiale plus faible : sensibilité forte de la plantule aux risques biotiques (prédation, compétition) et abiotiques (stress hydrique, températures extrêmes...). -Plantules survivantes plus adaptées aux conditions environnementales. -Développement optimal du système racinaire. -Croissance initiale plus faible en général (compétition par la végétation en particulier). 	<ul style="list-style-type: none"> -Survie plus forte : meilleure résistance et résilience du plant qui possède de plus grandes réserves. -Crise de transplantation. -Moins bon développement du système racinaire (pivot). -Croissance plus rapide.
Risques sanitaires	<ul style="list-style-type: none"> -Prédation des glands par les petits rongeurs. -Prédation des glands par les sangliers. -Problèmes phytosanitaires réduits. 	<ul style="list-style-type: none"> -Pas de dégâts par ce type de prédation. -Un tel risque n'existe pas mais les sangliers attirés par le substrat de plantation peuvent déchausser les plants. -Transmission possible de maladies durant l'élevage en pépinière (par exemple <i>Phytophthora</i>).



Photos 1. La plantation nécessite des travaux importants et une organisation rigoureuse (a). Le semis au contraire est une opération plus légère et plus souple (b).

2-2 Récolter et conserver les glands

Où récolter les glands ?

La fructification des chênes est très variable d'un individu à l'autre et dans le temps avec la présence de pics de production de glands certaines années. L'observation de la fructification des chênes adultes en fin d'été permet de voir s'il s'agit d'une « bonne » ou d'une « mauvaise année » pour la récolte.

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

- choisir des semenciers géographiquement proches du site à ensemençer et dans des situations écologiques similaires en particulier pour l'altitude, la géologie (roche calcaire ou acide) et les conditions d'alimentation en eau (par exemple en évitant les fonds de vallon ou ripisylves !),

- récolter sur plusieurs sites si possible et sur plusieurs arbres dans chaque site : cela permet d'assurer une diversification génétique des semences,

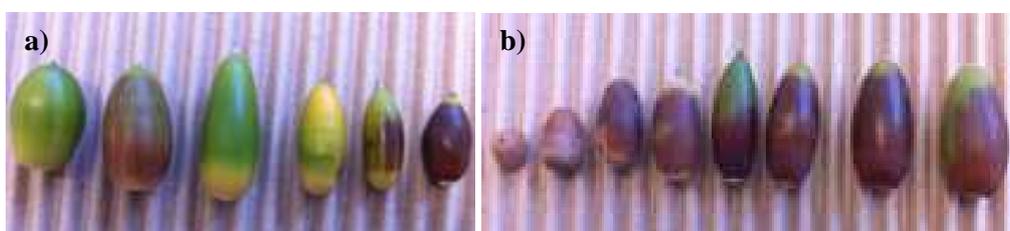
- prendre des glands sains et mûrs, les plus gros possibles sur des arbres bien conformés et vigoureux.

Quand et comment récolter ?

Les glands sont récoltés entre Octobre et Novembre. Une méthode adaptée est de les récolter sur l'arbre quand les glands sont mûrs juste avant leur chute (ils se détachent alors facilement de leur cupule) soit par prélèvement direct, soit en gaulant les arbres (**Photos 2**) et en recueillant les glands sur une bâche ou à terre. En effet, plus les glands ont séjourné sur le sol et plus ils sont susceptibles d'être parasités ou endommagés. Une récolte plus tardive de glands au sol déjà germés est possible selon les années et les sites. Dans ce cas le gland doit être ramassé lorsque la racicule n'est pas trop longue (<5mm) car celle-ci peut être cassée lors de la manipulation. Les chênes produisent des glands dont la forme peut être assez contrastée entre les arbres et leurs dimensions sont très variables même pour un seul individu (**Photos 3**). Dans tous les cas il faut éviter les glands les plus petits, qui contiennent peu de réserves et sont moins favorables à la germination et au développement initial de la plantule. La masse du gland est reconnu comme un facteur important de succès de la germination et de la croissance initiale du semis (Pérez-Ramos et al., 2010). En fait, la plupart des études confirment un vieux dicton espagnol. La semence utilisée pour le semis doit suivre la règle des trois P: « Parda » (brune), « Pesada » (lourde), « Plana » (pleine).



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



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

Trier et conserver les glands

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

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



Photos 4. a) L'opération de flottage permet de trier les glands sains (qui coulent) de ceux percés (qui flottent). b) Glands à différents stades de germination. Il faut éviter de manipuler les glands dont la racicule est trop longue. Photos 4 a) J. Gavinet 4b) C. Ripert.

2-3 Installer sur le terrain

Quand semer ?

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

Chêne pubescent ou chêne vert ?

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

L'enfouissement des glands

Les glands semés sur le sol ou sous la litière ont très peu de chance d'échapper à la prédation et l'émergence est également réduite. L'enfouissement est toujours conseillé car il permet de restreindre la prédation (même si celle-ci peut demeurer très élevée selon les sites) d'améliorer la germination et l'émergence en limitant les risques de dessiccation (Gómez, 2004). L'enfouissement recommandé est généralement de 4-5cm. Les enfouissements plus profonds sont moins favorables à l'émergence qui se produit plus tardivement mais limitent la prédation ce qui au final peut être bénéfique. Par exemple Vuillemin (1980) sur des expérimentations de semis de chêne vert et chêne blanc dans les Alpes-Maritimes obtient, lorsque les glands sont enfouis à 5cm, une germination à 5 mois de seulement 4% en raison de la prédation par les petits rongeurs contre 32 % pour un enfouissement à 10 cm. Lors d'opérations de reboisement par semis aux Etats-Unis, Allen et al (2004) soulignent la possibilité de placer les glands profondément (10-15 cm) malgré une germination plus réduite lorsque les rongeurs sont abondants ou lorsque le sol peut geler ou se dessécher en surface.

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



***Photo 5.** Glands consommés malgré la protection : les cages introduites à trop faible profondeur ont été tirées en surface par les rongeurs qui ont consommé une partie des glands à travers la grille. Photo C. Ripert*

Travailler ou non le sol ?

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



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

6a) Photo C. Ripert 6b) Photo J. Reque

2-4 Protéger les glands de la prédation

Prédation par les rongeurs et options de protection

L'impact de la prédation des glands par les petits rongeurs est toujours extrêmement fort dans toutes les études. Leverkus et al (2013) dans le sud-est de l'Espagne observent des prédatons de 90% des glands par les rongeurs et de 4% par les sangliers (*Sus scrofa*). De même Vuillemin (1980) note que seulement 4% des glands enfouis sans protection contre les rongeurs réussissent à germer. Les mulots (*Apodemus sylvaticus*) sont les principaux prédateurs dans les forêts du sud de la France d'après les piégeages effectuées dans des chênaies (Orsini, 1979). Lorsque les ressources alimentaires sont faibles (années où les glandées sont peu importantes par exemple, fin de l'hiver) la pression de prédation est maximale. Orsini (1979) dans une expérimentation conduite dans une garrigue du Var note que des placettes contenant 120 glands sur 1 m² peuvent être pillées en une seule nuit (**Photo 7**). L'auteur note aussi une préférence alimentaire des rongeurs pour les glands de chêne pubescent, puis de chêne vert et enfin de chêne kermès (*Quercus coccifera*). Cependant une étude conduite en Catalogne (Sunyer et al., 2014) montre que les mulots préfèrent les glands fraîchement tombés. Ainsi, préfèrent-ils d'abord le chêne blanc au chêne vert, puis le contraire. La pression de prédation s'exerce donc de façon similaire sur les deux espèces sur l'ensemble de la saison. Rappelons qu'en dehors de ce rôle de prédation, les rongeurs contribuent aussi à la dissémination des glands en établissant des caches alimentaires. Par exemple, dans la Sierra Nevada (Espagne), Gómez et al (2008) étudiant le devenir de 3 200 glands de chêne vert notent que 99% des glands sont soit consommés (pour 66%) soit dispersés (33%). Pour les glands dispersés, seuls 7,4 % sont enfouis dans des caches, avec toujours 1 seul gland par cache, le reste étant consommé. Au final, seulement 1,3% des 3200 glands sont encore vivants au printemps suivant.



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

Protéger les semences contre les rongeurs nécessite la pose d'une protection mécanique. En effet, l'efficacité des répulsifs chimiques testés est controversée dans la littérature : par exemple les répulsifs à base de capsaïcine (composant actif du piment) sont notés efficaces pour certains auteurs (Willoughby et al., 2011) mais sans effets pour d'autres (Lerverkus et al., 2013). Une technique simple, rapide et fiable consiste à faire un trou (= potet) de 5 cm de profondeur et de 15 cm de côté. Quelques glands (par exemple 3) sont mis dans le potet puis recouverts de terre. Une grille métallique pour protéger les glands des petits rongeurs, est alors posée et recouverte à son tour d'un peu de terre (dans nos essais nous utilisons une grille de 10×10 cm de maille 0,6 cm). Afin de faciliter l'oxydation des grilles métalliques dans le temps, celles-ci peuvent être préalablement mises à tremper dans une solution d'acide chlorhydrique dilué pendant 24h. Il convient de poser aussi une protection autour du futur plant pour prévenir des dommages par les herbivores (**Photos 8**). Evidemment ce dispositif ne permet pas d'assurer une protection contre le sanglier qui peut consommer sans problème les glands.

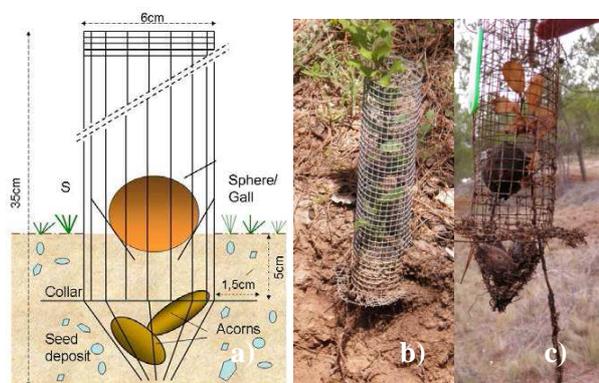


Photos 8. Les différentes étapes de l'installation du semis : a) un potet est ouvert (5 cm de profondeur) et quelques glands sont déposés, b) les glands sont recouverts d'un peu de terre et une grille métallique est placée comme protection contre les petits rongeurs c) la grille est recouverte de terre, d) une protection contre les herbivores est mise en place autour du potet..

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

Prédation par les sangliers et options de protection

La prédation par les sangliers est devenue un problème récurrent avec l'explosion des populations au cours des deux dernières décennies. La prédation s'effectue sur les glands mais aussi sur les jeunes plantules particulièrement lorsque le gland est encore présent (Gómez et Hódar, 2008). Dans des expérimentations conduites à St-Mitre-les-Remparts, sur un total de 210 points de semis installés en automne, 99% ont été prédatés par les sangliers au cours de l'hiver. Il faut noter que la présence forte de sangliers limite l'abondance et donc la prédation des petits rongeurs (Muñoz et al, 2009). Mais pour le forestier ce n'est qu'un mal pour un autre ! En effet, la protection contre le sanglier nécessite la pose de clôtures électriques ou mécaniques qui ont fait la preuve de leur efficacité (voir par exemple Balleux et Van Lerberghe, 2001) mais qui requièrent un entretien régulier et un investissement lourd. On peut signaler que des dispositifs de protection individuelle sont en cours d'élaboration pour faire face à ce problème. Reque et Martin (2015) proposent un nouveau type de protection individuelle contre les rongeurs, herbivores et les sangliers qu'ils ont testé dans le nord de l'Espagne (province de Castille-et-León). Celui-ci se compose d'un cylindre, formé d'une grille métallique de maille 6 mm (diamètre du fil 0,6 mm), se terminant par un cône renversé destiné à recevoir les glands (**Photos 9**, <http://cytuva.funge.uva.es/es/ficha/show/id/358>). Le dispositif est conçu pour permettre un développement racinaire normal du plant. A la jonction du cylindre et du cône, une collerette assure la stabilité du dispositif et empêche les petits rongeurs de forer à la verticale. Une sphère biodégradable (les auteurs utilisent une galle de chêne) placée dans le cylindre empêche l'accès aux glands par le dessus. Les sangliers peuvent bousculer la protection mais, ne pouvant consommer les glands, ils ne poursuivent pas leur action. Le cylindre assure aussi une protection du plant contre les herbivores. Dans leur essai en milieu naturel dans des pinèdes à pin d'Alep éclaircies, les auteurs ont ainsi noté que seulement 9% des protections ont été endommagées par les sangliers sans que ceux-ci ne puissent accéder aux glands. Les auteurs ont par ailleurs noté un taux de survie comparable (>70%) la première année à celui des plants installés en conteneur et avec protection.



Photos 9. Dispositif de protection individuelle pour les semis conçu par Reque et Martine (2015). a) schéma du dispositif b) plant de chêne vert de 2,5 ans c) plant de chêne de 1 an (le grillage qui n'a pas été traité dans ce cas là, commence à s'oxyder). Photos J. Reque (voir aussi : http://www.oepm.es/pdf/ES/0000/000/02/38/34/ES-2383420_B1.pdf).

2-5 Choisir les habitats pour le semis

L'influence du milieu sur la réussite du semis

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

et les fruticées. Les formations herbacées et les formations dénudées sont très défavorables. Les chênaies sont aussi des milieux peu favorables ce qui est en accord avec l'absence de régénération naturelle pérenne dans ces forêts (Prévosto et al., 2013). Le rôle positif des pinèdes se traduit par une plus forte survie des plantules ce que confirment plusieurs études (Gómez et Hódar, 2008 ; Puerta-Piñero et al, 2007). Cependant, dans ces formations la structure du peuplement et la végétation au sol jouent un grand rôle. Les peuplements fermés sont défavorables à la survie et à la croissance, en particulier celles du chêne blanc moins tolérant à l'ombre. Dans une expérimentation dans laquelle des semis de glands ont été installés sous des couverts de pin plus ou moins ouverts (surface terrière de 30, 20 ou 10 m²/ha), les résultats montrent que les couverts fermés sont toujours défavorables à la survie et à la croissance (**Figure 1a**). Les couverts clairs sont plus favorables car la disponibilité en lumière y est plus forte mais, lorsque c'est le cas, le développement d'un tapis de graminées peut être un élément très pénalisant (**Figure 1b**). Dans des expérimentations de semis de glands avec protection dans le nord de l'Espagne, Manrique et Reque (2014) ont trouvé dès la seconde année un taux de survie des plantules plus fort dans les pinèdes éclaircies que dans les milieux ouverts (respectivement 60% et 30%). Alors que la mortalité durant la seconde saison sèche fut à peu près nulle sous pin, en plein découvert plus d'un tiers des plantules n'a pas survécu.



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

Photos C. Ripert

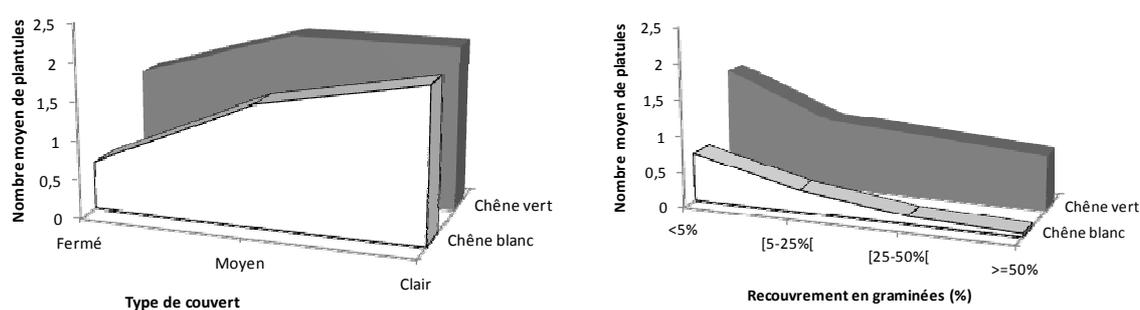


Figure 1. Nombre moyen de plantules vivantes par point de semis de 3 glands sous pinède à pin d'Alep a) en fonction du couvert de la canopée (St-Mitre, survie à 6 ans) et b) en fonction du recouvrement en graminées (Barbantane, survie à 3 ans).

L'effet « nurse » buisson

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

Il est utile, en particulier dans les zones les plus sèches, d'installer les glands sous ou en périphérie de buissons (**Photos 11**) plutôt qu'en plein découvert (Gómez-Aparicio et al., 2004). Le couvert du buisson limite l'ensoleillement et le dessèchement et favorise la survie. On privilégiera pour les mêmes raisons une installation au nord du buisson. La prédation des glands par les petits rongeurs est plus importante sous buisson qu'en zone découverte (d'où la nécessité d'une protection) mais l'effet est bénéfique sur la survie (Smit et al., 2008). Les buissons offrent aussi une protection contre l'herbivorie. Dans les chênaies du centre de l'Espagne parcourus par les cerfs (*Cervus elaphus*) et les sangliers, Perea et Gil (2014) observent ainsi que la survie de jeunes plantules de chêne est toujours améliorée sous couvert d'un buisson. Ils notent que les buissons avec une défense mécanique (dans leur étude les épines de la ronce) offrent une protection plus efficace contre le sanglier. Par contre, les buissons avec une défense chimique (le romarin non consommé en raison des composés aromatiques qu'il contient) protègent mieux des herbivores.



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

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

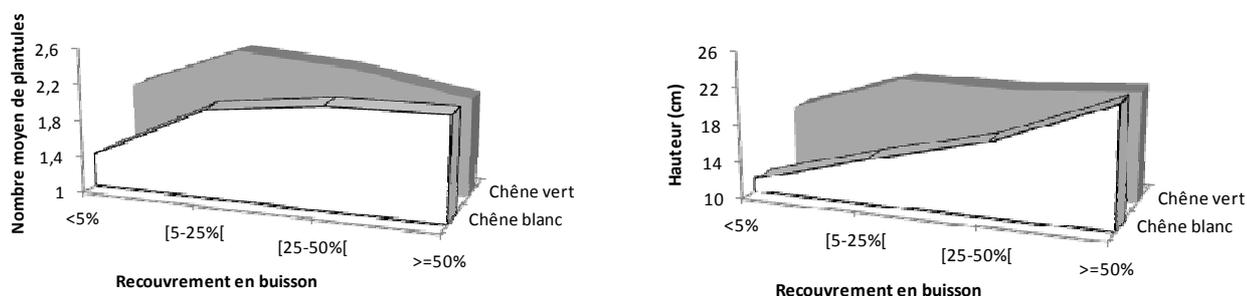


Figure 2. Influence du recouvrement par les buissons sur des semis installés dans des pinèdes claires (St-Mitre-les-Remparts, 13) a) sur la survie à 7 ans mesurée par le nombre moyen de plantules vivantes par point de semis de 3 glands et b) sur la croissance en hauteur

Les objets « nurse »

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



Photos 12. a) Installation à la tarière mécanique dans une pinède éclaircie en laissant les rémanents sur le sol b) Plant de chêne vert issu de semis muni d'une protection et se développant dans les branchages. Photos J. Reque

2-7 Conclusion : une technique ancestrale à revisiter

Le semis permet une installation des chênes simple et peu coûteuse connue depuis l'antiquité en région méditerranéenne. Une attention particulière doit être portée à la protection contre la prédation car la semence puis la jeune plantule sont des stades très vulnérables. Les types de végétation offrent des conditions de réussite contrastées et au sein de ces types, les effets microhabitats sont particulièrement importants pour le développement du semis. Ainsi, en milieu ouvert, l'abri par la végétation en place (et notamment les buissons) en atténuant les conditions climatiques extrêmes, améliore la survie des plantules lorsque celles-ci sont placées dans des conditions environnementales difficiles (plein éclaircissement, milieu sec par exemple). Cette fonction d'abri, qui peut être assurée par des objets (par exemple les branchages), reste encore à mieux préciser en fonction des types de végétation (ou d'objets) en particulier pour ses effets sur les ressources en lumière, en eau et sur la prédation.

Dans les milieux forestiers, les pinèdes (naturelles ou issues de reboisements) sont des habitats favorables à la pratique du semis lorsque la canopée est suffisamment ouverte alors que les peuplements denses doivent être éclaircis.

Le semis de glands est donc une pratique ancestrale qui, une fois revisitée à la lumière de nos connaissances et de nos techniques actuelles, peut être un outil précieux pour le gestionnaire. Cette technique peut s'appliquer à la restauration des terrains dégradés, à la diversification des peuplements résineux et donc contribuer à augmenter dans le futur la résilience de nos écosystèmes.

3- Expérimentations sur le développement des plantules de chêne selon les couverts et les espèces

3-1 Rôle du couvert arbustif sur le développement des chênes : comparaison entre deux sites de fertilité contrastée

3-1-1 Sites d'étude et expérimentations

Nous avons utilisé deux sites d'étude dans le département 13. Le premier est localisé à Barbentane (Barbentane ; 43°5'N- 4°4'W), sur une pente orientée nord et à 105 m d'altitude. La température moyenne est de 14°C et la pluviométrie est de 689 mm (1961–1996, Avignon, Météo-France). La végétation est constituée par un peuplement de pin d'Alep (environ 90 ans) avec une strate arbustive hétérogène constituée principalement par *Quercus coccifera*, *Quercus ilex* et *Buxus sempervirens* alors que la végétation herbacée est dominée par *Brachypodium retusum*. Le sol est calcaire, superficiel et pierreux avec une profondeur moyenne de 15 cm. Le peuplement initial de pin a été éclairci en 2003 à une surface terrière de 12 m²/ha et une densité de 210 arbres/ha. Différents traitements de la végétation et du sol ont été appliqués en 2005 afin de stimuler la régénération du pin. (cf Prévosto & Ripert, 2008). Ces traitements (broyage, crochetage, brûlage dirigé), mis en œuvre au sein de 4 blocs de 34 × 82m avec 10 placettes de 14 × 14m par bloc, ont entraîné le développement d'une végétation arbustive et herbacée variable.

Le second site est localisé à Saint-Mitre-les-Remparts (St Mitre, 43°4'N; 5°0'W) à 80 km du premier site à une altitude de 130 m. La température moyenne est de 14.5°C et la pluviométrie est de 550 mm (1961–2010, Istres Météo France). La végétation est dominée par le pin d'Alep (60 ans environ) qui a colonisé d'anciennes terrasses de culture. La végétation arbustive est composée de *Quercus coccifera*, *Quercus ilex* et *Cistus albidus* alors que la végétation herbacée est très peu développée. Le sol est calcaire, très peu pierreux, présente une profondeur moyenne de 40 cm ce qui indique une fertilité supérieure au site précédent. Le peuplement a été éclairci en 2006 selon plusieurs modalités mais nous n'avons considéré ici que les peuplements éclaircis à 10 m²/ha de surface terrière constitués par 4 placettes de 25 × 25 m.

Des semis de glands ont été réalisés en 2005 à Barbentane et en 2007 à St Mitre en utilisant la même technique (cf description dans la partie précédente) c'est-à-dire en disposant 3 glands de chêne blanc ou de chêne vert dans un trou recouvert de terre et protégé des rongeurs par une grille métallique. Les glands ont été récoltés l'automne précédent leur installation sur plusieurs semenciers et sites situés dans des conditions écologiques comparables aux sites d'introduction. A Barbentane, 400 points de semis (un point de semis étant constitué de 3 glands de chêne blanc ou de chêne vert) ont été réalisés et 208 points à St Mitre. Les sites de St Mitre et Barbentane ont été clôturés pour éviter des dégâts par les sangliers et gros herbivores.

Après l'émergence des chênes puis 3 ans après introduction, la survie, les dimensions des plantules de chêne ont été notées ainsi que le recouvrement en arbuste et en herbacées (selon les classes de Braun-Blanquet).

3-1-2 Résultats sur l'émergence, la survie et la croissance

L'émergence à Barbentane est plus faible qu'à St Mitre (68% et 88%), elle est négativement affectée par le recouvrement en herbe alors que la végétation arbustive n'influe pas.

La survie à 3 ans est plus faible à Barbentane (29%) qu'à St Mitre (79%). De plus à Barbentane, le chêne vert survit mieux que le chêne blanc (40% et 19% respectivement) et la survie est plus forte avec le recouvrement arbustif et

plus faible avec l'augmentation de la couverture herbacée (Tableau 2). En revanche, à St Mitre on ne note aucune influence de l'espèce de chêne ni du recouvrement en arbustes ou herbacées.

Tableau 2 : Influence de l'espèce de chêne (Sp), du recouvrement en arbustes (Shrub) et herbacées (grass) sur la survie pour les deux sites selon les modèles de Cox.

	Barbentane				St Mitre		
	Df	χ^2	p-value		Df	χ^2	p-value
Sp	1	81.25	<0.001	Sp	1	0.02	0.88
Buisson	1	55.13	<0.001	Buisson	1	1.74	0.18
Herbe	1	18.39	<0.001	Sp × Buisson	1	0.89	0.2
Sp × Buisson	1	0.02	0.88				
Sp × Herbe	1	0.78	0.38				

La croissance en diamètre des semis reste faible pour les deux chênes et les deux sites (environ 3mm pour la diamètre à la base de la tige). A Barbentane on note un effet négatif des arbustes et des herbacées sur le diamètre pour les deux espèces alors qu'à St Mitre le diamètre du chêne vert est plus élevé que celui du chêne blanc et lui seul est négativement influencé par le recouvrement en buisson (Figure 3).

Pour la hauteur, on observe une hauteur plus forte à St Mitre qu'à Barbentane (14cm et 11cm respectivement). Sur le seul site de St Mitre on note un effet positif de la couverture arbustive sur la hauteur.

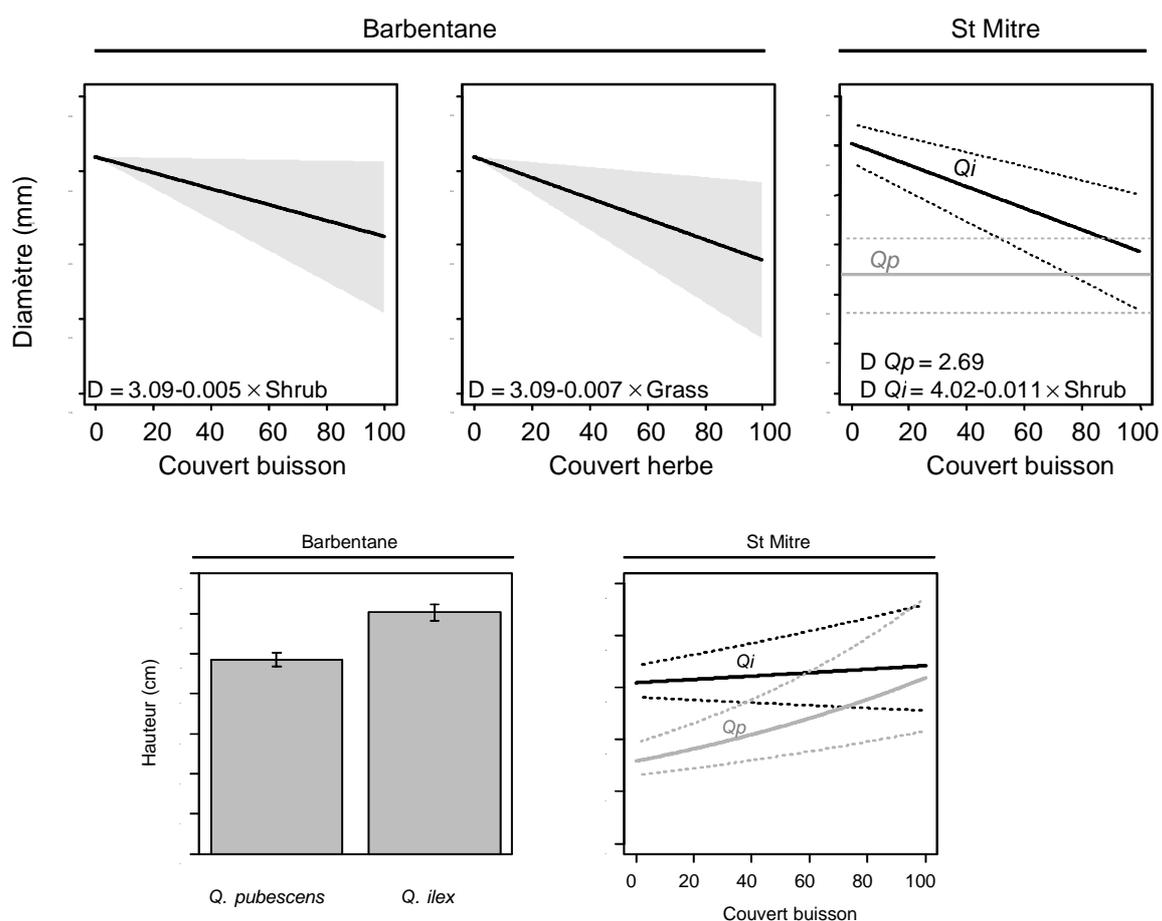


Figure 3. Influence sur le diamètre (graphes du haut) et sur la hauteur (graphes du bas) du couvert en buisson et en herbe pour les 2 sites et pour les 2 espèces (Qi=chêne vert, Qp=chêne pubescent). Résultats issus de modèles linéaires mixtes

Nos résultats montrent que la végétation au sol influence la survie des chênes mais uniquement dans le site le moins fertile (Barbentane) et avec des effets contrastés selon sa nature : soit positifs (avec les arbustes), soit négatifs (les herbacées qui sont ici des graminées). L'effet positif des buissons est lié à l'amélioration du stress climatique, c'est-à-dire à l'atténuation des valeurs extrêmes de température et à la réduction de la photo-inhibition par l'ombrage (Gomez-Aparicio et al., 2005). Un effet indirect, par la suppression des herbacées au sol, très compétitives est également possible et a été noté dans de précédentes études (Caldeira et al., 2014 ; Cuesta et al., 2010 ; Kunstler et al., 2006). En effet, l'herbacée dominante dans notre étude est le brachypode rameux qui a été montré particulièrement efficace pour concurrencer les semis ligneux notamment en eau (Amat et al., 2014 ; Casas and Ninot, 2007 ; Maestre et al., 2004). Cependant, dans notre étude le couvert en arbuste n'est que faiblement relié au couvert en graminées, ce qui laisse penser que ce facteur est relativement peu influent.

En revanche, on note que dans les conditions plus favorables de St Mitre, la végétation arbustive n'influe pas ou très peu sur la survie. Ce résultat est cohérent avec celui de Muhamed et al (2013) qui montre, dans le sud-ouest de la France, que le buisson a un effet positif plus marqué dans un site sec par rapport à un site plus humide.

Ces résultats confortent donc la théorie du « gradient de stress » (Bertness et Callaway, 1994) qui stipule que les interactions positives entre une végétation cible (ici nos chênes) et une végétation d'accompagnement (ici les arbustes) s'accroissent lorsque les conditions environnementales sont plus stressantes comme les conditions méditerranéennes. Dans ces conditions, la végétation arbustive est facilitatrice et non compétitrice.

Il faut toutefois noter que l'effet du buisson sur la croissance est plus contrasté. En effet, un effet négatif est constaté à St Mitre sur le diamètre du chêne vert alors qu'un effet positif est noté pour la croissance en hauteur pour les deux espèces de chêne (mais pas d'effet à Barbentane). Le chêne blanc est moins tolérant au stress que le chêne vert et son devenir sur les sites de l'étage méso-méditerranéen avec les sols les moins épais (comme à Barbentane) est compromis. Si il bénéficie dans ces conditions de l'abri d'un buisson qui améliore sa survie, l'impact sur la croissance est par contre moins net.

3-2 Influence de la strate basse sur le microclimat et le développement des plantules de chêne

Le contrôle du sous-bois par des moyens mécaniques ou par conservation d'une canopée arborée est un objectif fréquent en forêt tempérée (Ammer et al. 2011) mais d'autres études suggèrent qu'en milieu méditerranéen les arbustes de sous-bois clair peuvent faciliter l'installation de plantules (cf partie précédente). On peut cependant s'attendre à ce que l'effet des arbustes soit plus positif en découvert qu'en sous-bois, où la strate arborée modifie déjà les facteurs environnementaux (Muhamed et al. 2013; Martín-Alcón et al. 2015).

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

Dans cette partie, nous nous intéresserons à i) comparer l'effet de la présence d'un arbuste sur l'installation de plantules de chêne en découvert et en sous-bois, ii) examiner l'effet de différentes espèces d'arbustes et iii) étudier les mécanismes d'interaction entre arbustes et plantules par modification des principaux facteurs environnementaux, en cherchant à les relier à des caractéristiques morphologiques de l'arbuste.

Le dispositif expérimental

Le site expérimental se situe sur la commune de Saint-Mitre-les-Remparts dans les Bouches-du-Rhône, site précédemment présenté. On trouve sur le site des garrigues plus ou moins fermées, en cours de colonisation par de jeunes pin d'Alep, et des pinèdes denses de pin d'Alep d'environ 60 ans, dont une partie a été éclaircie à 10-20m²/ha en 2007 et colonisée par des arbustes.

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

En forêt, les glands ont été directement semés en février 2013 en l'absence d'arbustes ou à proximité d'arbustes de 4 espèces différentes : chêne kermès (*Quercus coccifera*), ciste (*Cistus albidus*), romarin (*Rosmarinus officinalis*) et filaire (*Phyllirea angustifolia*), à raison de 40 points de semis par type d'arbuste. À chaque point de semis, 2 glands de chaque espèce ont été disposés dans un potet creusé manuellement (environ 10cm x 10 cm et 4-5cm de profondeur), recouverts d'une couche de terre puis d'une grille métallique pour les protéger de la prédation par les rongeurs et enfin d'une couche supplémentaire de terre. Un manchon en plastique a ensuite été installé afin de protéger les plantules des herbivores. Une autre partie des glands a été mise à germer dans un substrat organique. Les plantules ont été sélectionnées en Mai 2013 puis plantées en découvert en l'absence d'arbuste ou à proximité d'arbustes. En plus des espèces arbustives testées en forêt, l'effet de l'ajonc de provence (*Ulex parviflorus*) et de jeunes pins d'Alep (*Pinus halepensis*) a été pris en compte en découvert. Un plant de chêne vert et un plant de chêne blanc ont été plantés côte à côte à raison de 20 à 40 points de plantation par type de couvert arbustif. Les plantules ont été protégées par un manchon en grillage. Les plants et points de semis ont été installés à chaque fois en bordure nord de l'arbuste (Castro et al. 2004; Gómez-Aparicio et al. 2004).

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

La mesure des facteurs environnementaux

La transmission de lumière par les arbustes en découvert a été mesurée à l'aide d'un ceptomètre (AccuPAR LP-80, Decagon). Une mesure de PAR était prise au-dessus (lumière incidente) puis immédiatement après en-dessous de l'arbuste. La lumière transmise est le ratio de la lumière sous arbustes / lumière incidente. Les mesures ont été réalisées par une journée de Juillet 2013 sans nuages, avec deux sessions de mesure. Aucune différence n'ayant été révélée entre les 2 sessions de mesure, la valeur retenue est la moyenne des deux. En découvert, la lumière a été mesurée sous les 4 types d'arbustes présents (*Cistus albidus*, *Rosmarinus officinalis*, *Ulex parviflorus*, *Quercus coccifera*) et sous jeunes pins d'Alep. En forêt, la transmission de lumière a été mesurée sous *Cistus albidus* et *Quercus coccifera*, à l'aide de capteurs PAR reliés à une centrale d'acquisition Campbell. Des capteurs étaient placés sur des perches d'environ 2m de haut (lumière transmise par la canopée arborée) et d'autres au même endroit placés au niveau du sol, sous arbuste. La transmission de lumière par les arbustes est calculée par rapport à la lumière incidente transmise par la canopée. Les capteurs enregistraient le PAR toutes les minutes pendant 24h. La teneur en eau dans les couches superficielles du sol (0-10cm) a été mesurée à l'aide d'une sonde TDR portable Wet2 en forêt et en découvert, sous 2 type d'arbuste (*Quercus coccifera*, *Cistus albidus*) et hors de l'influence d'arbuste. De mai à octobre 2013, la teneur en eau était mesurée une fois par mois en 15 emplacement par condition de couvert arboré et arbustif, avec 2 mesures par emplacement. La teneur en eau à 30cm de profondeur a

été mesurée à l'aide de sondes TDR EC-5 (Decagon) reliées à une centrale d'acquisition Campbell. La teneur en eau était enregistrée toutes les 2 heures à partir d'Avril 2013 par 24 sondes en forêt et 12 en découvert, dont la moitié sous arbuste de *Quercus coccifera*. Les données sont présentées pour l'année 2013.

La température et l'humidité de l'air ont été mesurées à l'aide de capteurs ibuttons (Maxims integrated) à 30cm du sol, abrités de la pluie et du rayonnement direct. Les mesures ont été réalisées en été 2015 à raison d'un enregistrement par heure par 24 capteurs en forêt et 12 en découvert, dont la moitié sous influence d'un arbuste.

3-2-2 Résultats

La survie des plantules de chêne est haute avec en moyenne 87% de survie et est similaire pour les deux espèces. La présence d'arbustes n'influence pas la survie que ce soit en forêt ou en découvert. La survie est plus élevée en forêt sans arbustes qu'en découvert sans arbustes (Figure).

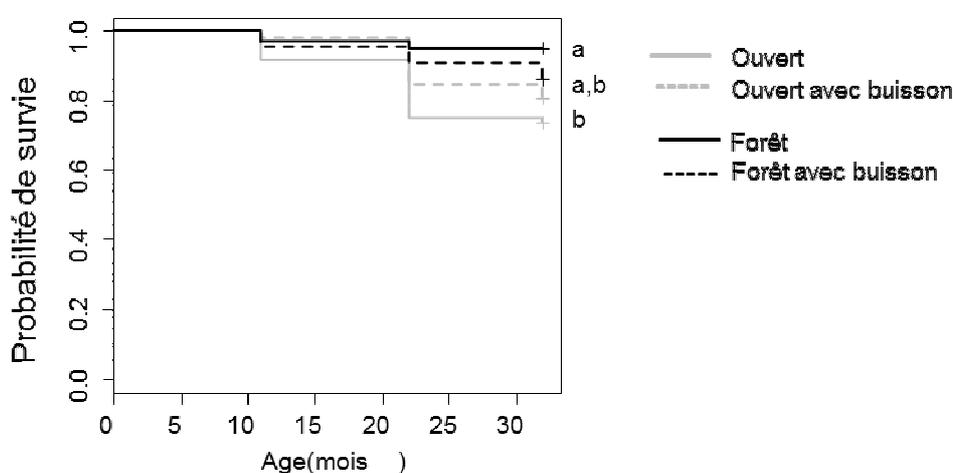


Figure 4 : Survie des plantules en fonction du couvert arboré et arbustif (les 2 espèces de chêne sont confondues puisqu'aucun effet espèce n'est détecté)

La croissance est similaire entre les deux espèces de chêne, que ce soit en hauteur ou en diamètre. La présence d'arbuste entraîne une diminution du diamètre des plantules, de manière plus marquée en découvert qu'en forêt. La hauteur augmente en présence d'arbustes en forêt mais pas en découvert (Figure).

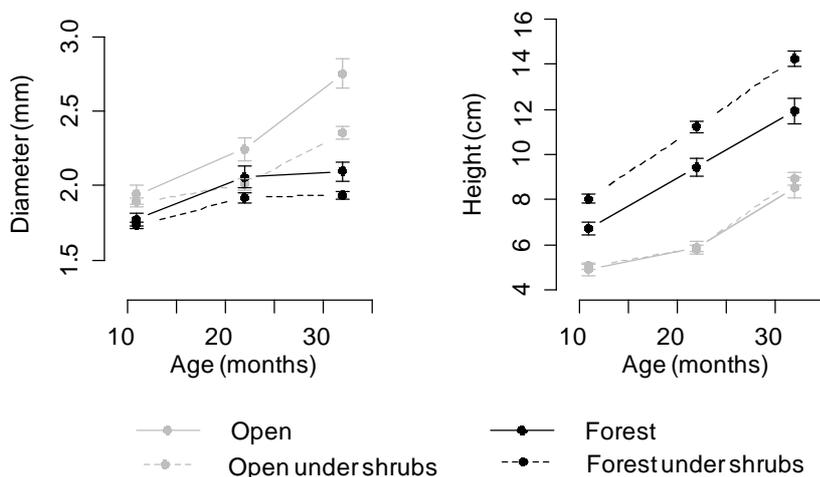


Figure 5 : Croissance en diamètre et hauteur des plantules en fonction du couvert arboré et arbustif (les 2 espèces de chêne sont confondues puisqu'aucun effet espèce n'est détecté)

Dans le détail, on découvre l'absence d'effet de la présence d'arbuste sur la hauteur provient d'un effet positif (Ajonc de Provence), négatif (Ciste blanc) ou neutre des différentes espèces d'arbustes. Concernant les autres paramètres, les différentes espèces d'arbustes ont un effet qui va dans le même sens mais d'intensité différente. Ainsi, le chêne kermès, le ciste et le pin d'Alep provoquent une réduction du diamètre en découvert et les autres espèces entraînent une valeur intermédiaire. De même en forêt, seul le chêne kermès provoque une réduction significative du diamètre et le ciste blanc une augmentation de la hauteur (Figure).

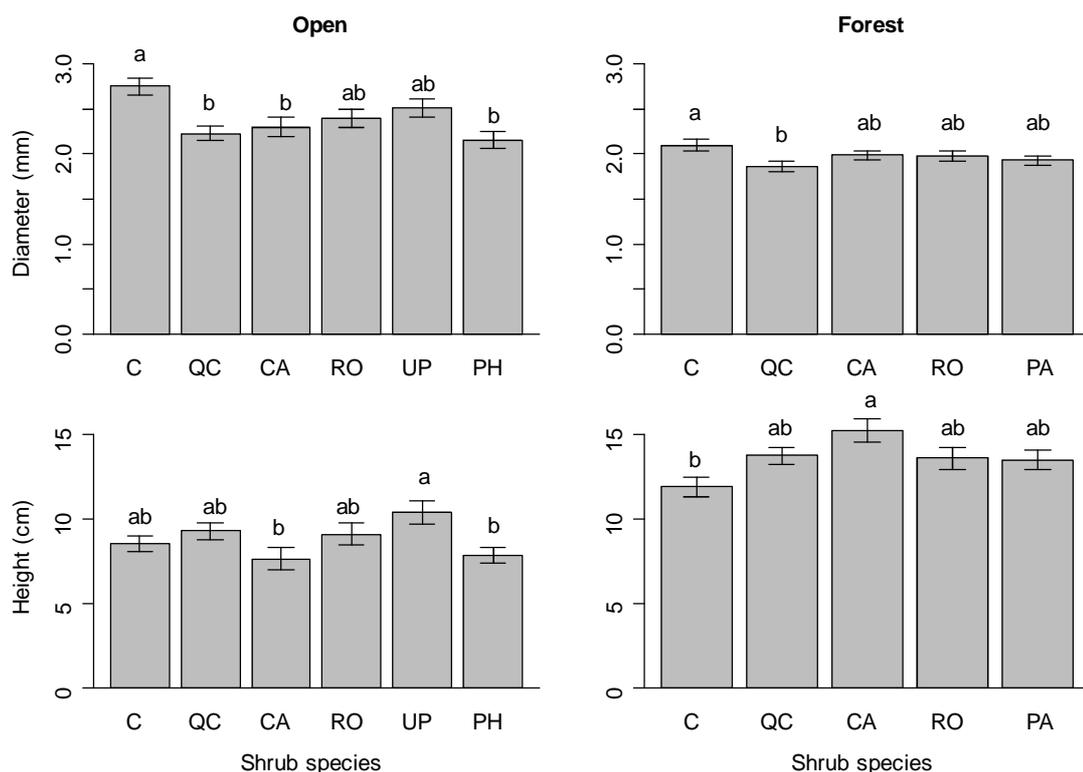


Figure 6 : Diamètre et hauteur des plantules en fonction de l'espèce d'arbuste. C=Contrôle (sans arbuste), QC=*Quercus coccifera*, CA=*Cistus albidus*, RO=*Rosmarinus officinalis*, UP=*Ulex parviflorus*, PH=*Pinus halepensis*, PA=*Phyllirea angustifolia*.

Les deux espèces présentent des biomasses aériennes similaires ($1.0 \pm 0.1g$) mais le chêne blanc possède une biomasse totale plus importante du fait d'une plus forte biomasse racinaire que le chêne vert ($2.1 \pm 0.2g$ contre 1.1

$\pm 0.1g$). La biomasse des 2 chênes est affectée de la même manière par la présence d'un couvert arboré et arbustif. La présence d'un couvert arboré diminue la biomasse de feuilles, tiges et racines et donc la biomasse totale. La présence d'un couvert arbustif de chêne kermès diminue uniquement la biomasse foliaire et n'affecte pas la biomasse totale (Figure). Le ratio de la biomasse racinaire / aérienne est plus élevé en découvert qu'en forêt mais n'est pas affecté par la présence d'arbuste de chêne kermès. Enfin, la présence d'un couvert arboré et arbustif augmente la surface spécifique foliaire des deux espèces de chêne.

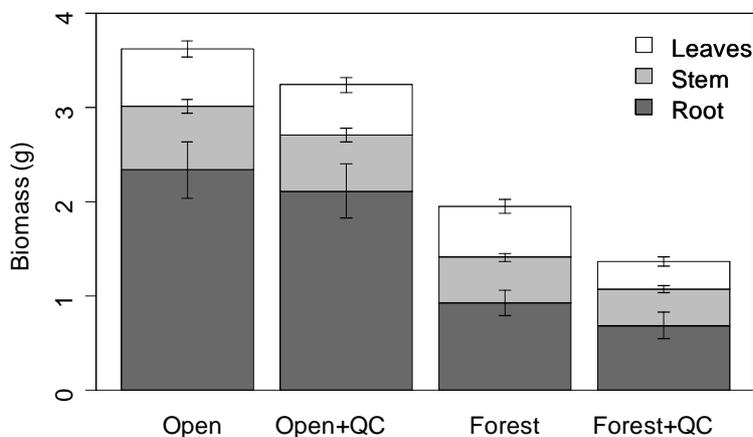


Figure 7 : Biomasse des plantules de chêne (feuilles, tige, racines) en fonction du couvert arbustif et arboré ; Open=ouvert, Open +QC=ouvert avec kermès, Forest=Forêt, Forest + QC=Forêt avec kermès

Liens avec la morphologie des chênes

Aucune relation n'a été trouvée entre les dimensions en hauteur et diamètre des plantules de chênes et les dimensions en hauteur et largeur des arbustes à proximité. De la même manière, en découvert, la morphologie des arbustes n'est pas reliée à leur interception de lumière. Par exemple, les jeunes pins d'Alep sont plus hauts et plus larges que les arbustes mais interceptent moins de lumière du fait d'un feuillage moins dense. Enfin, la même espèce d'arbuste peut avoir une morphologie radicalement différente en forêt et en découvert. Par exemple, le ciste est beaucoup plus haut et plus large en forêt qu'en découvert, à l'inverse du romarin qui est beaucoup plus petit en forêt.

Effet de l'arbuste sur le microclimat

La transmission moyenne de lumière dans le PAR par les arbustes est en moyenne de $27.2 \pm 1.0\%$ en découvert. En forêt, la strate arborée transmet $21.0 \pm 1.8\%$ de la lumière incidente et la strate arbustive transmet $33.8 \pm 2.8\%$ de la lumière disponible en sous-bois. La lumière disponible sous arbuste en forêt représente donc $7.0 \pm 0.8\%$ de la lumière en plein découvert. La lumière transmise sous arbuste en découvert varie en fonction de l'espèce ($F=43.2$, $p<0.001$), de 38% pour le ciste blanc et le pin d'Alep à 23% pour les autres espèces (Figure). En forêt par contre, aucune différence n'est notée entre la transmission sous ciste blanc et sous chêne kermès ($F=0.02$, $p=0.9$). En se centrant sur ces 2 espèces, la transmission de lumière par le ciste ne change donc pas entre le découvert et la forêt, mais celle du kermès augmente (effet interactif du couvert forestier et de l'espèce d'arbuste, $F=8.2$, $p=0.005$).

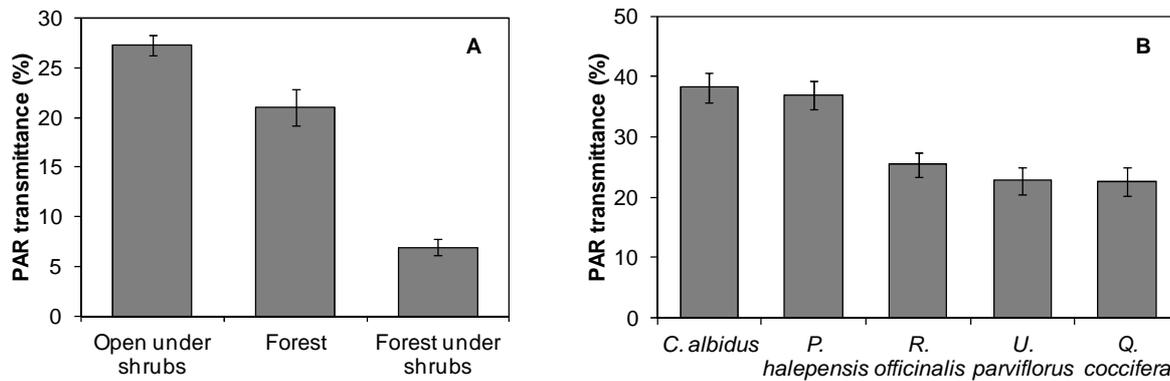


Figure 8 : Transmission de lumière dans le PAR A) par le couvert arboré et arbustif en découvert et en sous-bois, B) par les différentes espèces d'arbuste en découvert.

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

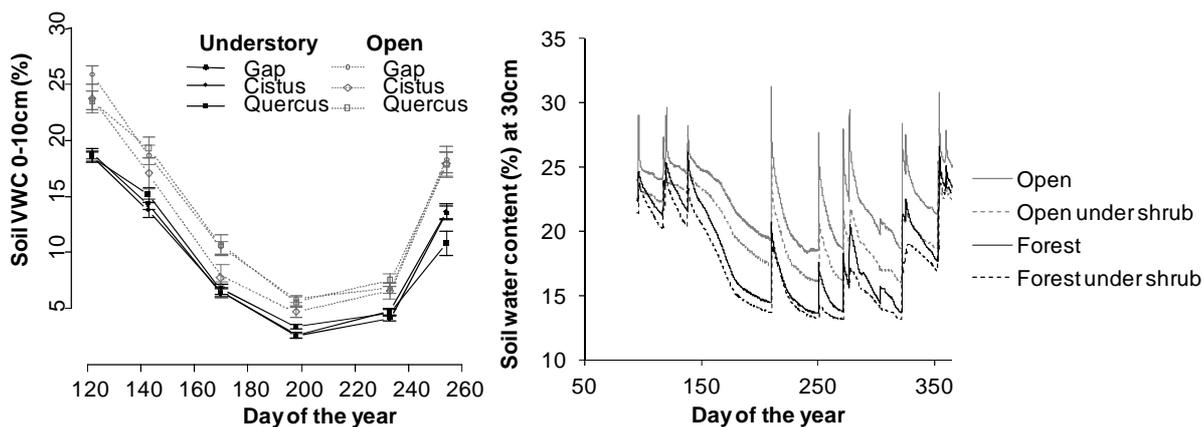


Figure 9 : Teneur en eau du sol en fonction de la présence d'arbustes et de couvert arboré. Données de l'année 2013 issues de mesures ponctuelles (0-10cm) ou de 6 sondes permanentes (30cm) par traitement.

La présence d'un arbuste diminue la température et la demande évaporative (Figure 9), là encore de manière plus marquée en découvert qu'en forêt.

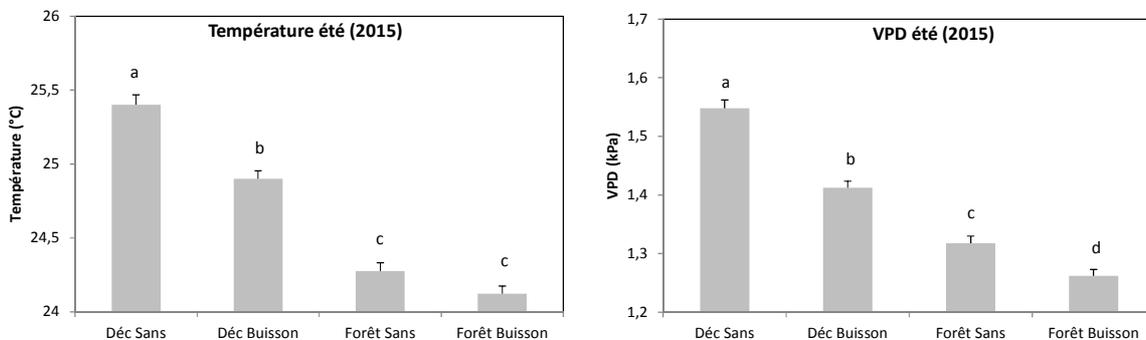


Figure 10. Température et VPD en été en fonction de la présence d'arbustes et de couvert arboré.

3-3 Interactions entre les semis et les strates de végétation

3-3-1 Interactions avec un couvert arbustif et arboré

La présence d'arbuste n'a pas amélioré la survie des plantules de chêne. Ces résultats vont à l'encontre de l'effet nurse des arbustes fréquemment mis en avant en Méditerranée (e.g. Castro et al. 2004; Gómez-Aparicio et al. 2004). Cependant, les études de terrain en milieux découverts montrent que l'abri arbustif n'est pas nécessairement favorable au développement des plantules. Ainsi Badano et al (2009) montrent au Mexique que les plantules de chêne (*Q. castanea*) bénéficiant d'un arbuste nurse (*Mimosa Luisana* ou *Senecio* sp) ne survivent pas mieux que celles en découvert sauf en cas d'irrigation. De façon similaire, Leiva et al (2015) trouvent que les semis de chêne vert (dehesas, SO Espagne) ne présentent pas une survie plus forte sous buisson (*Cistus salvifolius* ou *Myrtus communis*) qu'en découvert lors des années sèches, un effet facilitateur n'étant noté que lors d'années à pluviométrie normale. En effet, en climat Méditerranéen les conditions climatiques sont très variables à la fois spatialement et temporellement, ce qui a des conséquences importantes pour les interactions entre espèces (e.g. Gavinet et al. in prep, Soliveres et al. 2010). Notre site expérimental présente des sols relativement profonds et la première année d'installation des chênes a été marquée par des épisodes pluvieux fréquents en été visibles par des pics d'humidité du sol (Figure). Dans ces conditions relativement favorables, la survie a été bonne quelles que soient les conditions de couvert arboré et arbustif. L'effet facilitateur sur la survie a ainsi pu être gommé et seules les interactions négatives pour la croissance dominant alors.

La présence d'arbuste a entraîné des effets négatifs, par baisse des ressources lumineuses (en forêt) et hydriques, mais aussi des effets positifs par réduction de la demande évaporative ainsi que des températures et irradiances extrêmes (en découvert). Ces effets négatifs et positifs semblent s'équilibrer pour la survie (voire pencher en faveur d'un effet positif en plein découvert) mais les effets négatifs de compétition pour les ressources dominant en ce qui concerne la croissance. Les effets de la présence d'arbuste sur les paramètres environnementaux sont plus marqués en découvert qu'en forêt et s'accompagnent d'un effet plus fort sur la survie (tendance positive en découvert uniquement), sur la croissance (compétition pour le diamètre et la biomasse plus forte en découvert) et les paramètres morphologiques (augmentation de la surface spécifique foliaire plus forte en découvert). L'effet du couvert arboré est plus marqué que celui du couvert arbustif, à la fois sur les variables environnementales et sur les performances des chênes, mais l'effet des deux types de couvert vont dans le même sens. La densité du couvert végétal global, arboré + arbustif, détermine alors l'intensité des interactions.

3-3-2 Interactions avec différentes espèces d'arbuste

Les différentes espèces d'arbustes ont montré une capacité compétitrice différente sur les plantules de chêne. En découvert, le pin d'Alep et le ciste blanc ont eu les effets les plus négatifs sur la croissance en diamètre même si ces effets restent limités. Ces deux espèces sont celles qui interceptent le moins de lumière, ce qui indique que l'intensité de la compétition pour la croissance par les arbustes n'est pas liée à une limitation de la ressource lumineuse, comme attendu en forêt tempérée (e.g. Gaudio et al. 2010). Ici, la réduction de la ressource lumineuse et de l'humidité du sol sous arbuste s'accompagne d'une réduction de la demande évaporative ce qui rend la relation entre la lumière et la croissance moins directe. La baisse de l'humidité du sol sous arbuste de chêne kermès n'entraîne pas de modification d'allocation de biomasse racinaire chez les plantules de chêne, ce qui indique un niveau faible de stress hydrique. La compétition pour la ressource en eau est peut-être plus forte avec le ciste et le pin, d'autant plus qu'elle s'accompagne d'une moindre réduction de la demande évaporative. Pérez-Devesa et al. (2008) montrent ainsi un effet négatif de la présence d'arbustes sur des plantules de chêne liège en Espagne, plus fort pour les espèces se reproduisant par graines (« seeders ») comme le ciste et le pin d'Alep que pour les espèces pouvant rejeter de souche (« resprouters ») comme le chêne kermès, qu'ils attribuent à une plus forte compétition pour l'eau. En effet, les « seeders » ont un système racinaire avec des racines traçantes plus nombreuses dans les premières couches de sol, tandis que les « resprouters » vont chercher l'eau plus en profondeur grâce à une racine pivotante importante. La compétition avec les jeunes plantules au système racinaire encore peu développé est alors plus intense avec les « seeders ». Enfin, des interactions allélopathiques peuvent expliquer cet effet négatif plus

marqué du pin d'Alep et du ciste blanc. Des études ont en effet montré une inhibition des espèces voisines par les pluviostivats du pin d'Alep (Fernandez et al. 2008; Fernandez et al. 2013) ou par les exsudats racinaires du ciste blanc (Robles et al. 1999), bien que ces effets n'aient pas été testés sur des plantules de chêne. Gómez-Aparicio et al. (2004) trouvent aussi un effet négatif des espèces de ciste sur l'installation de plusieurs espèces arborées.

Nous n'avons pas trouvé de relation entre les dimensions de l'arbuste (hauteur, largeur) ou son recouvrement et le développement des plantules de chêne, peut-être parce que ces seules caractéristiques ne rendent compte qu'imparfaitement de l'interception des ressources souterraines, mais aussi lumineuses.

L'étude des interactions au niveau de l'espèce reste néanmoins intéressante à approfondir (Bonanomi et al. 2011). Nos résultats montrent en effet que différentes espèces peuvent avoir un effet positif, neutre ou négatif sur un paramètre de performance de plantules comme la hauteur. Une analyse ne distinguant pas les différentes espèces pourrait alors conclure à une absence d'effet de la présence d'arbuste.

3-4 Conclusions

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

4-Installer des feuillus méditerranéens pour augmenter la résilience et diversifier les peuplements résineux : rôle du couvert forestier et influence de l'espèce

4-1 La problématique : pourquoi installer des feuillus ?

En région Méditerranéenne, le changement climatique entraînera non seulement une hausse des températures mais fera aussi peser un risque plus élevé de perturbations majeures sur les écosystèmes forestiers comme les incendies, les sécheresses ou les attaques d'insectes (Kovats et al., 2014). De nouvelles stratégies sylvicoles sont donc nécessaires pour rendre les forêts moins sensibles à ces risques et pour augmenter leur résilience, c'est-à-dire leur permettre de se reconstituer plus facilement après un événement extrême, en particulier l'incendie. Pour répondre à ces enjeux, une sylviculture favorisant le mélange des essences est souvent mise en avant car de nombreux bénéfices, certains avérés d'autres supposés, sont attribués aux forêts mélangées (voir en particulier l'article dans Forêt Méditerranéenne de Prévosto et Ripert, 2011). Ainsi, les forêts mélangées sont plus résistantes aux attaques de ravageurs (Jactel et Brockerhoff, 2007) et plusieurs études montrent qu'elles sont également plus productives (Vila et al., 2007, Ruiz-Benito et al., 2014). Le gain de productivité est généralement expliqué par la complémentarité des niches entre les espèces. Par exemple, dans le cas des systèmes pin-chêne, le pin intercepte l'essentiel de la lumière à l'étage dominant alors que le chêne, essence plus tolérante à l'ombre, peut se développer en sous-étage. Le pin prélèvera aussi ses ressources en eau et en nutriments dans les couches de sol moins profondes que celles utilisées par le chêne. Une exploitation plus efficace et un meilleur partage des ressources expliqueraient donc une croissance supérieure des peuplements mélangés par rapport aux peuplements monospécifiques. En revanche, cet effet bénéfique du mélange est controversé lors d'épisodes de sécheresse : certaines études montrant un effet positif (par ex. de Dios García et al., 2015) et d'autres non (par ex. Jucker et al., 2014). Un autre intérêt majeur d'introduire des feuillus dans les forêts résineuses est d'augmenter leur résilience notamment après feu. Les pins sont en effet éliminés par l'incendie et leur régénération nécessite la présence d'individus reproducteurs à proximité. Le pin d'Alep est certes capable de se régénérer efficacement grâce à ses cônes sérotineux qui libèrent des graines viables après le passage du feu, cependant, même pour cette espèce, cette capacité de reproduction n'opère plus lorsque le feu intervient avant la maturité des peuplements. Des intervalles de feu rapprochés peuvent donc conduire à une disparition prolongée du couvert végétal. En revanche, les feuillus méditerranéens ont tous la capacité de rejeter de souche ce qui permet au système d'être résilient et moins vulnérable à un régime d'incendie plus sévère (Pausas et al., 2004).

L'introduction de feuillus dans les peuplements nécessite de sélectionner des espèces adaptées c'est-à-dire possédant, en plus de cette capacité de rejet, des caractéristiques (ou traits) intéressantes pour le forestier comme la croissance, la capacité à supporter un ombrage ou à résister à de forts déficits hydriques. Malheureusement, pour de nombreuses essences on ne connaît pas nécessairement ces traits et lorsqu'ils sont disponibles dans la littérature ils sont souvent imprécis. Par exemple, la tolérance à la lumière est souvent décrite de manière vague : espèce héliophile ou semi-héliophile ou supportant un certain ombrage etc. Les stades de développement ne sont pas non plus considérés bien que l'on sache que la tolérance à l'ombre d'un jeune plant soit souvent différente de celle d'un arbre adulte. De plus, on ne connaît généralement pas le comportement des essences in situ c'est-à-dire en interaction avec des végétations existantes et soumis à des conditions climatiques fluctuantes.

Pour répondre à cette problématique nous avons développé une expérimentation dans laquelle des espèces ligneuses variées, arborées et arbustives, ont été introduites dans des peuplements de pin d'Alep distribués selon un gradient de couvert allant des peuplements fermés au plein découvert. Le gradient de couvert a été créé par des éclaircies plus ou moins intenses, ces éclaircies modifient d'abord la disponibilité en lumière mais aussi les ressources en eau et le microclimat (Aussenac, 2000). L'objectif global est de diversifier les peuplements et d'améliorer leur résilience, nous cherchons à répondre plus précisément aux trois questions suivantes :

-Quelle est l'influence du couvert forestier sur la survie et croissance des différentes espèces ?

-Quelles sont les espèces les mieux adaptées aux différentes conditions testées et quels sont les traits caractérisant cette adaptation ?

-Comment le microclimat et les ressources (eau, lumière) sont-elles globalement affectées par le traitement du couvert forestier ?

4-2 L'expérimentation

4-2-1 Les différentes espèces feuillues introduites

Nous avons introduit 2 espèces arbustives et 5 espèces arborées.

Les espèces arbustives sont l'arbousier (*Arbutus unedo*) et le pistachier térébinthe (*Pistacia terebinthus*). L'arbousier est décrit comme une plante des sols siliceux (Flore Forestière, Rameau et al., 2008) mais il est présent aussi sur calcaire de façon disséminée. Cette espèce présente un intérêt pour les fruits charnus qu'elle produit et c'est aussi une plante mellifère. Le pistachier térébinthe est commun dans les formations arbustives mais plus discret dans les peuplements de pin d'Alep.

Les espèces arborées ont été choisies pour leur intérêt sylvicole principalement (mais pas uniquement). Il s'agit du chêne vert (*Quercus ilex*), du chêne pubescent (*Quercus pubescens*), du frêne à fleurs (*Fraxinus ornus*), du sorbier domestique (*Sorbus domestica*) et du caroubier (*Ceratonia siliqua*). Les chênes sont des espèces classiques et fréquentes dans les dynamiques de succession qui font évoluer les pinèdes vers les chênaies (Barbéro et al., 1990). En revanche le frêne et le sorbier sont présents de façon disséminée dans le paysage sous forme d'individus (le sorbier) ou de petits groupes d'arbres (le frêne). Le caroubier est une plante très thermophile, qui a été anciennement importée et qui est maintenant naturalisée en quelques points du littoral (Alpes-Maritime, Var, Corse). Il s'agit d'une espèce protégée, inscrite sur la liste II de l'Arrêté du 20 janvier 1982 fixant la liste des espèces végétales protégées sur l'ensemble du territoire. Toutes les espèces mentionnées sont indiquées comme héliophiles (Rameau et al., 2008).

Les graines ont été récoltées localement (Basse Provence calcaire, près de Toulon et de Nice pour le caroubier) soit pour être semées directement sur le terrain (chênes) soit pour produire des plants de 1 an (autres feuillus, pépinière zone des Milles, département 13).

4-2-2 Utilisation d'un gradient de couvert

Le site expérimental se situe sur la commune de Saint-Mitre-les-Remparts près de l'Étang de Berre (département 13) sur un site protégé appartenant au Conservatoire du Littoral et géré par l'Office National des Forêts. La zone climatique est celle du méso-méditerranéen inférieur avec une pluviométrie annuelle de 550 mm (période 1961-2010) et une température moyenne de 14,5°C. La végétation du site est dominée par des peuplements purs de pin d'Alep de 50-60 ans mais comprend aussi des zones ouvertes composées de garrigues et de quelques champs. Les sols sont sur substrat calcaire gréseux (calcarénite), il s'agit d'anciens sols de culture, avec une profondeur moyenne de 40 cm environ et une texture sablo-limoneuse.

Des peuplements de pin d'Alep ont été sélectionnés et éclaircis pour créer un gradient de couvert selon trois traitements (Photos 13) : couvert dense (aucune éclaircie, surface terrière de 30 m²/ha), couvert moyen (éclaircie moyenne, 20 m²/ha) et couvert léger (éclaircie forte, 10 m²/ha). Un traitement en plein découvert, sur des banquettes débroussaillées, complète le gradient.



Photos 13. Placettes expérimentales pour les différents traitements. A) Couvert dense, B) Couvert moyen, C) Couvert léger, D) Découvert. (Photos JM Lopez)

Le dispositif comprend 12 placettes forestières (4 placettes de 25m×25m dans chacun des 3 traitements forestiers) et 4 placettes en découvert (15m×15 m). Les placettes ont été grillagées pour éviter des dégâts par le gibier (sanglier notamment) et les plants protégés individuellement avec un grillage plastique.

En forêt, un semis de glands a été réalisé en Novembre 2007 (cf. Prévosto et al., 2015a pour la méthodologie) en installant dans chaque placettes, 104 potets de 3 glands (la moitié en chêne blanc et la moitié en chêne vert) et 90 plants de 1 an en Novembre 2009 (18 plants pour chacune des 5 espèces). En découvert, chaque placette comprend 20 potets (la moitié en chêne blanc et la moitié en chêne vert) et 100 plants (20 plants/espèce). De plus dans ce dernier traitement, la végétation arbustive a été régulièrement éliminée pour garder un découvert complet et éviter une fermeture du milieu.

4-2-3 Les mesures

Les feuillus ont été suivis annuellement pour mesurer la survie et la croissance (diamètre à la base de la tige et hauteur). Le recouvrement de la végétation arbustive a aussi été mesuré en utilisant les coefficients de recouvrement de Braun-Blanquet.

Nous avons mesuré, en fin de période estivale, deux paramètres écophysologiques : la fluorescence chlorophyllienne et le potentiel de base foliaire sur environ 15 individus/espèce répartis dans les différents traitements. La fluorescence est mesurée l'après-midi sur des feuilles préalablement mises à l'obscurité sur lesquelles on applique un flash lumineux de 3500 micromoles/m²/s pendant 10s à l'aide d'un fluorimètre portable (Pocket Pea, Hansatech Instruments). Cela permet de mesurer les fluorescences maximale (F_m), minimale (F_o) et un taux de variation $F_v/F_m = (F_m - F_o)/F_m$. Le ratio F_v/F_m est un indicateur du statut photosynthétique du plant, il s'abaisse en cas de stress. Le potentiel de base est mesuré le matin avant le lever du soleil en prélevant une feuille (sur 15 individus également) et en mesurant son potentiel à l'aide d'une chambre à pression (PMS Instrument). Le potentiel de base est lié au statut hydrique du plant : il s'abaisse quand le stress hydrique s'accroît.

Les principaux facteurs environnementaux ont été caractérisés (Photos 14). Il s'agit de la lumière dans le domaine du PAR (c'est-à-dire de la lumière utile pour la photosynthèse) à l'aide de 5 capteurs par traitement (SKP 215, Skye

Instruments), de la teneur en eau des sols à -30 cm avec 12 capteurs par traitement (EC-5, Decagon Device) et du microclimat (température et humidité de l'air) au moyen de 3-5 capteurs par traitement (iButton DS 1923). Pour mieux caractériser le microclimat, nous avons utilisé le déficit de pression de vapeur (VPD en anglais) qui traduit la différence entre la quantité d'humidité dans l'air ambiant et la quantité d'humidité que l'air ambiant peut contenir lorsque celui-ci en est saturé. Le VPD se calcule en combinant la température et l'humidité relative, ce paramètre est lié à la capacité de transpiration des plantes et donc à leur croissance.



Photos 14. Mesure des facteurs de l'environnement. A) Capteur de lumière PAR, B) Installation de sondes d'humidité du sol, C) Abri pour sonde de température et humidité de l'air. (Photos JM Lopez et J Gavinet)

4-3 Les résultats.

4-3-1 Survie : les couverts denses défavorables

Les résultats pour la survie des plants à 6 ans et des semis de chênes à 8 ans sont présentés Figure 10. On constate que les couverts les plus fermés sont les plus défavorables à la survie à l'exception du frêne à fleurs qui présentent des taux de survie élevés (> 94%) dans tous les types de couvert. Le sorbier et le chêne vert sont ensuite les espèces qui supportent le mieux les couverts fermés avec des taux de survie respectifs de 60% et 52% alors que ces taux sont nettement inférieurs (< 30%) pour les autres feuillus. Le pistachier et le chêne vert montrent une augmentation de la survie avec l'ouverture du couvert alors que pour l'arbousier, le caroubier et le chêne blanc, les survies entre le découvert et les couverts forestiers léger ou moyen sont relativement comparables.

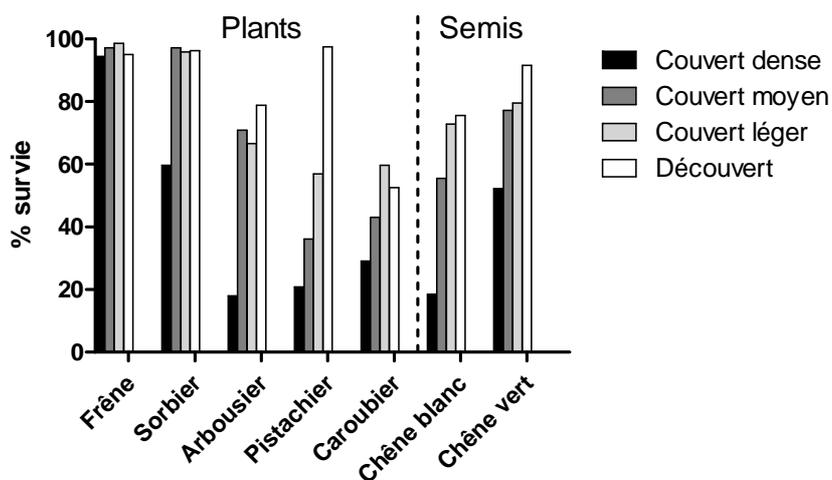


Figure 11. Pourcentage de survie des plants (à 6 ans) et des semis (à 8 ans) pour les différentes espèces en fonction des types de couvert.

4-3-2 Croissance : un contraste entre croissance en diamètre et croissance en hauteur

Les croissances en diamètre et en hauteur réagissent de façon contrastées à la fermeture du couvert (Figure 11). Le diamètre augmente des milieux fermés vers les milieux ouverts pour toutes les espèces. La différence entre le couvert léger et le découvert est particulièrement marqué pour l'arbousier (diamètre passant de 8,6 à 20,6 mm soit $\times 2,4$) et pour le chêne vert ($\times 2$) puis dans une moindre mesure le sorbier et le pistachier ($\times 1,4$ et $\times 1,7$ respectivement). Le caroubier ne montre pas de variations entre les traitements pour le diamètre et pour la hauteur qui restent très faibles. Cela s'explique par le fait que l'espèce a subi des gros dégâts de gel en février 2012 dans tous les traitements entraînant une mortalité de l'espèce et une pénalisation de sa croissance, la plupart des plants ayant survécu étant repartis sous forme de rejets. Le pattern de la croissance en hauteur diffère de celui du diamètre et on distingue trois types de comportement selon les espèces. Le frêne, le sorbier et le chêne blanc présentent une hauteur maximale dans les couverts forestiers moyen ou léger alors que celle-ci est fortement réduite en découvert puisqu'elle est divisée respectivement par 4,4 ; 2,1 et 1,8. En revanche, les hauteurs sont comparables ou supérieures en découvert par rapport au couvert léger pour l'arbousier et le chêne vert. Enfin, on n'observe pas de différences pour le caroubier (mais voir remarque ci-dessus) et le pistachier.

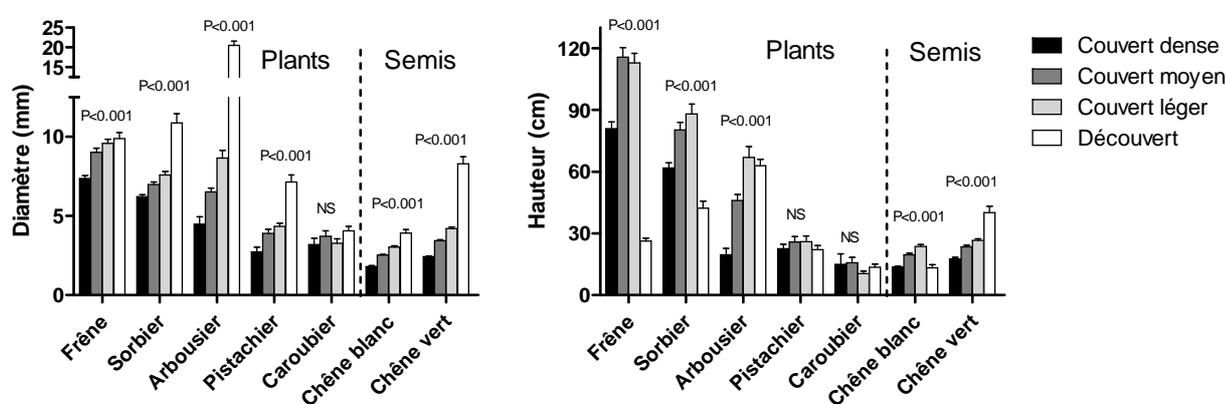


Figure 12. Dimensions (moyenne + erreur type) pour les différentes espèces en fonction des types de couvert : diamètre à la base des tiges (à gauche) et hauteur (à droite). Les valeurs P indiquent des valeurs significativement différentes entre les traitements pour une même espèce (NS=non significatif).

4-3-3 Paramètres écophysologiques : les stress lumineux et hydrique

La mesure de la fluorescence chlorophyllienne permet de déterminer l'efficacité de l'appareil photosynthétique de la plante c'est-à-dire sa capacité à transformer l'énergie lumineuse en énergie chimique. On mesure sur le terrain un indicateur de variation de niveaux de fluorescence (ratio F_v/F_m). De façon schématique, un abaissement de ce ratio traduit un stress de la plante, lié notamment à un excès de radiations lumineuses. Les résultats (Figure 3) montrent un abaissement du ratio F_v/F_m selon le gradient de couvert pour toutes les espèces. On note cependant que deux espèces présentent un ratio particulièrement faible : le frêne (0.63) et le chêne blanc (0.54). Ce résultat traduit le fait que ces espèces présentent un stress marqué en plein découvert lié à une photoinhibition -c'est-à-dire un excès d'éclairement susceptible endommager l'appareil photosynthétique- et aussi probablement à des températures élevées.

Le potentiel foliaire de base mesure quant à lui le stress hydrique de la plante : plus il est négatif et plus la plante subit un stress hydrique. Le stress hydrique le plus intense en période estivale est observé sous couvert dense (Figure 12). La teneur en eau du sol n'est pourtant pas plus basse que dans les autres types de couvert mais la disponibilité en lumière est la plus faible (voir paragraphe suivant). De ce fait, le développement du plant est réduit, en particulier le développement du système racinaire, ce qui limite son approvisionnement en eau et induit donc un

stress hydrique. Le potentiel est en revanche le plus élevé (= le moins négatif) en découvert. En effet, le découvert se caractérise par une absence de consommation en eau par la végétation ligneuse et donc présente une teneur en eau du sol un peu plus forte (voir ci-après).

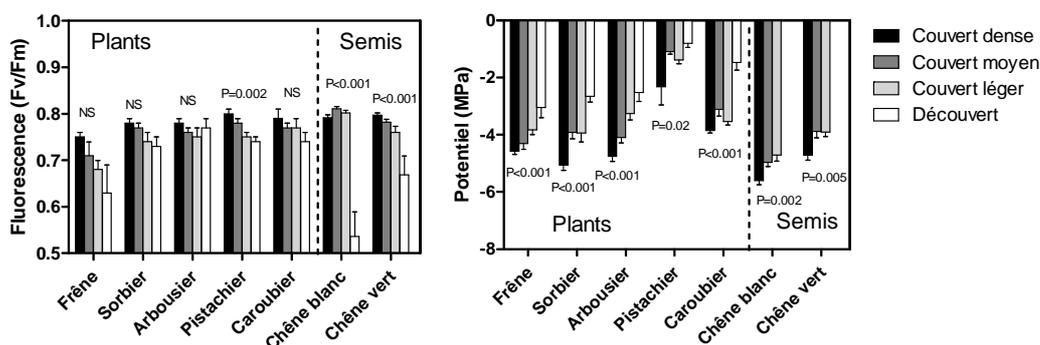


Figure 13. Valeurs (moyenne + erreur type) de deux paramètres écophysologiques mesurés en période estivale : fluorescence (rapport Fv/Fm, à gauche) et potentiel foliaire de base (à droite). Une valeur basse de la fluorescence indique une efficacité moindre de l'appareil photosynthétique et la valeur du potentiel est d'autant plus négative que le plant subit un stress hydrique fort. Les valeurs P indiquent des valeurs significativement différentes entre les traitements pour une même espèce (NS=non significatif).

4-3-4 Paramètres microclimatiques : des milieux ouverts vers les milieux fermés.

Les valeurs de croissance et de paramètres écophysologiques qui sont très variables selon les traitements reflètent des conditions environnementales contrastées. Nous en montrons les valeurs pour la lumière, la température de l'air, le VPD et la teneur en eau du sol mesurées en période estivale (Figure 13). La lumière augmente très logiquement des milieux fermés (10% de lumière transmise par rapport au découvert) vers les milieux totalement ouverts (100%). Lié à ce gradient de lumière, existent un gradient thermique et un gradient de déficit de pression de vapeur. Ce dernier montre que la demande potentielle d'évaporation pour la plante s'accroît fortement avec l'ouverture du milieu. La teneur en eau du sol présente en revanche un profil particulier. Tout d'abord, nous n'observons pas de différences significatives entre les traitements forestiers. Cela peut apparaître surprenant car l'ouverture du peuplement est obtenue en réduisant la densité d'arbres donc en limitant la transpiration et l'interception de la pluie par la canopée. On pourrait donc s'attendre à une augmentation de la teneur en eau du sol. Cependant, dans les peuplements ouverts, les arbres restants (qui sont aussi les plus gros) peuvent transpirer plus et surtout on observe un développement fort de la strate basse qui consomme également la ressource en eau. Ces deux derniers processus semblent donc compenser le gain lié à une transpiration et une interception réduites. Autre observation, la teneur en eau du sol est plus élevée en découvert que dans les peuplements. Le milieu découvert se caractérise en effet par un développement très faible de la végétation (donc une transpiration réduite) et on ne peut pas non plus exclure une réserve en eau du sol plus élevée en découvert qu'en milieu forestier liée à une différence de sol.

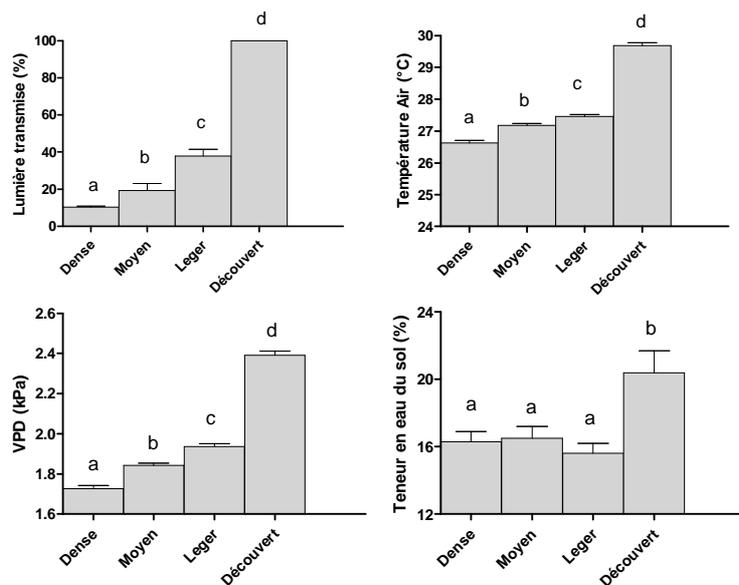


Figure 14. Valeurs moyennes de différents paramètres environnementaux pour la période estivale : lumière transmise dans le domaine du PAR, température de l'air, déficit de pression de vapeur (VPD) et teneur en eau du sol à -30cm. Température et VPD correspondent à la moyenne de l'été 2015 pour des périodes diurnes (7h-18h). Des lettres différentes indiquent des différences significatives ($P < 0.05$) entre les traitements.

4-4 Discussion & conclusion

4-4-1 Une influence forte de l'ouverture du couvert sur la croissance et la survie

Les résultats montrent une influence du couvert sur la survie et la croissance des plants. La survie est toujours la plus faible sous les couverts les plus fermés, à l'exception du frêne qui ne montre pas de différences entre les traitements. En effet, dans les couverts fermés, c'est la ressource en lumière qui est la plus limitante avec seulement 10% de lumière transmise, ce qui limite la croissance des plants et en particulier le développement de leur système souterrain leur permettant d'accéder aux ressources en eau. Les plants sont alors plus vulnérables à la sécheresse estivale et leur survie est diminuée. La combinaison de la sécheresse et de fort ombrage a d'ailleurs été mise en avant comme un facteur pénalisant le développement des plants dans de précédents travaux (Valladares et al., 2005 ; Sánchez-Gómez et al., 2006). Cependant cette constatation n'est pas unanimement partagée dans la littérature. Dans une expérience réalisée dans le sud de l'Espagne, divers feuillus ont été installés sous un gradient de couvert de pin d'Alep similaire au nôtre, mais, à l'inverse de nos résultats, une survie plus forte a été notée dans les couverts denses que dans les couverts légers (Gavinet et al., 2015 ; Granados et al., 2016). Les auteurs attribuent cette meilleure survie dans les conditions d'ombrage les plus intenses à des conditions climatiques plus favorables : températures et déficit de pression de vapeur (VPD) moins élevées. Ces facteurs ne semblent pas jouer dans notre étude : en plein découvert, c'est-à-dire dans les conditions de VPD et de température les plus fortes, la survie reste élevée. Ce résultat s'explique en partie par le fait que la teneur en eau est supérieure en découvert que dans les autres traitements, même en période estivale, favorisant ainsi la survie des plants comme en témoigne les valeurs de potentiel de base plus faibles dans les conditions de plein découvert.

Contrairement à la survie, la croissance en diamètre est favorisée par l'ouverture du couvert, un résultat aussi constaté dans d'autres expérimentations (Granados et al., 2016). En revanche, la hauteur est généralement plus

élevée sous couvert léger qu'en plein découvert sauf pour le chêne vert. Ce sont surtout le frêne et le sorbier qui montrent une très forte baisse de la hauteur en plein découvert par rapport au couvert léger de pin (77% et 52% de réduction respectivement). Ces deux espèces, et en particulier le frêne, semblent sensibles à l'excès de radiations lumineuses et aux fortes températures du découvert, entraînant une photoinhibition et une limitation de leur croissance en hauteur.

4-4-2 La performance des plants dépend de l'espèce

Un des objectifs de l'expérimentation était de mieux connaître le comportement des espèces selon différents types d'habitats et de conditions environnementales. En effet, les feuillus que nous avons utilisé sont décrits dans les bases existantes (par exemple la flore forestière, Rameau et al., 2008) avec des données autécologiques similaires : espèces héliophiles, thermophiles, et résistantes à la sécheresse. Cependant nos résultats montrent des différences marquées (Photos 15). Ainsi le frêne est apparu comme une espèce particulièrement capable de supporter des faibles éclaircissements au moins les premières années alors que sa croissance en hauteur en plein découvert est réduite. Il faut noter que la croissance en hauteur est un descripteur important puisqu'il marque la capacité du plant à s'affranchir de la compétition de la végétation environnante (artificiellement éliminée en plein découvert dans cette étude rappelons-le). Le sorbier et le chêne blanc présentent un profil comparable pour le développement en hauteur mais avec une survie à l'ombre limitée pour le sorbier et encore plus réduite pour le chêne blanc. Nous avons donc identifié un premier groupe constitué par le frêne, le sorbier et le chêne blanc qui sont des espèces feuillues décidues et malacophylles (feuilles larges et souples) dont le développement est favorisé sous des couverts forestiers intermédiaires à légers. Un second groupe se compose des autres espèces qui présentent des feuilles coriaces, qui sont sempervirentes (sauf le pistachier), et se développent sous forme d'arbuste ou d'arbre de faible hauteur. Ces espèces voient leurs performances, survie et croissance surtout en diamètre, s'améliorer avec l'ouverture du couvert. Le caroubier est un cas particulier : cette espèce native de l'Europe du sud (Chypre), du Maghreb, de la Turquie et du Moyen-Orient a été testée car elle est adaptée à la sécheresse et aux températures élevées. Les premières années après plantation, l'arbre s'est développé dans toutes les conditions de couvert mais des gelées particulièrement fortes en février 2012 ont détruit presque la totalité des individus, ceux-ci rejetant ensuite plus ou moins de souche. Cette constatation illustre le fait qu'il convient d'utiliser avec prudence les espèces thermophiles, non natives (en tout cas non présentes dans la zone d'étude) dont on connaît mal les possibilités d'adaptation aux contraintes climatiques locales.



Photos 15. Exemples de développement très contrasté entre le découvert et le milieu forestier : le frêne à fleurs et l'arbousier. A) Frêne de faible hauteur en découvert, B) Frêne sous couvert léger de pin, C) Arbousier en découvert, D) Arbousier sous couvert dense très peu développé. (Photos JM Lopez).

4-4-3 Quels enseignements pour la restauration ?

L'expérimentation a été conçue afin de restaurer ou du moins d'améliorer la résilience et la diversité des formations forestières dégradées par un usage anthropique. Nous avons privilégié l'utilisation de feuillus divers capables de rejeter de souche qui ont été introduits sous un gradient de couvert de pin et en plein découvert. Les résultats, pour les premières années, montrent que les feuillus sempervirents, sclérophylles, formant des arbustes ou de petits arbres sont mieux adaptés aux conditions environnementales des milieux découverts caractérisés par un microclimat difficile (températures et VPD élevés en saison estivale par exemple) et un excès de radiations lumineuses. En revanche, les espèces arborées, décidues et malacophylles bénéficient d'un couvert forestier qui tamponne fortement les extrêmes climatiques du découvert. Dans ce cas, les peuplements formant des couverts denses doivent être éclaircis car la forte réduction de l'éclairement sous couvert fermé réduit considérablement la survie et la croissance des plants. Afin d'éviter un développement trop fort du sous-étage et donc l'accumulation de combustible, l'éclaircie peut être modérée (modalité « couvert moyen » dans cette étude) au prix certes d'une réduction de croissance mais qui reste limitée. Le choix des espèces en fonction des habitats et la possibilité de manipuler ces habitats par des actions de gestion sont donc des éléments clés pour le succès des opérations d'enrichissement ou de restauration des écosystèmes méditerranéens.

5- Conclusions techniques

Eclaircir les peuplements et introduire des feuillus pour augmenter la résilience

L'effet fortement négatif des peuplements denses de pin d'Alep (>30m²/ha) sur la survie et la croissance de la plupart des espèces feuillues plaide pour la réalisation d'éclaircies dans ces peuplements. Cependant, l'intensité optimale de l'éclaircie reste difficile à doser. Dans les conditions de fertilité relativement favorables (notre site d'étude à St Mitre par ex.) et en présence de strate arbustive, des éclaircies fortes (abaissant la surface terrière à 10m²/ha) donnent de bons résultats sur la survie et la croissance des plantules.

En plus de favoriser l'installation d'espèces feuillues, l'éclaircie de pins d'Alep peut améliorer la vigueur et la croissance des arbres restants (e.g. Bréda et al. 1995, Martínez-Vilalta et al. 2011, D'Amato et al. 2013). Des études récentes ont en effet montré un effet positif de l'éclaircie sur le bilan hydrique et la vigueur des houppiers de pin d'Alep (Ungar et al. 2013, Jiménez and Navarro 2016). Les éclaircies trop fortes – ou les coupes rases – peuvent par contre laisser craindre un risque de mortalité plus fort par dessiccation (Matías et al. 2011, Martín-Alcón et al. 2016) ou un blocage de la croissance des espèces décidues par photoinhibition. À Barbentane, les plantules de chêne ont eu des taux de survie très bas sous un couvert de pin d'Alep de 10 m²/ha. On peut donc supposer qu'une éclaircie moins forte aurait pu améliorer la survie des plantules à la fois directement en fournissant un ombrage et indirectement en limitant la prolifération des herbacées. L'ensemble de ces résultats va dans le sens d'une installation des feuillus optimisée sous couvert intermédiaire de pin d'Alep (Gómez-Aparicio et al. 2009). Dans une première approche, nous pouvons considérer qu'une surface terrière de 15-20 m²/ha permet l'installation d'espèces feuillues dans des conditions contrastées du climat méditerranéen (Prévosto et al. 2015b). La densité optimale est plus faible dans le cas d'espèces sclérophylles résistantes à la sécheresse et à la photoinhibition. Les besoins en lumière augmentant avec l'âge des individus, d'autres éclaircies seront peut être nécessaires à terme pour permettre aux espèces feuillues de continuer leur croissance et d'atteindre la maturité (Espelta et al. 1995, Martín-Alcón et al. 2015).

Utiliser la couverture arbustive

Si la strate herbacée apparaît très compétitive, particulièrement si elle est composée d'espèces de graminées pérennes comme le brachypode rameux, en lien avec une forte compétition pour les ressources souterraines, en revanche, la strate arbustive apparaît peu compétitive et peut même améliorer les performances des espèces feuillues en conditions difficiles. En conditions plus favorable et sous couvert plus dense, la suppression du sous-bois peut être envisagée pour éviter la compétition des arbustes. En effet, dans ces conditions, certaines espèces montrent des capacités de compétition très forte et peuvent concurrencer fortement le plant ou le semis (par exemple, la coronille, Prévosto et al. 2016 b). Dans les milieux découverts et particulièrement dans des conditions stationnelles difficiles ou suite à des dégradations (incendie par ex.), l'utilisation du couvert arbustif est un facilitateur pour l'installation du plant feuillu en limitant les risques de photo-inhibition, en tamponnant les extrêmes climatiques et même en pouvant limiter la prédation par les herbivores.

Choisir des feuillus adaptés

Les résultats, pour les premières années de nos expérimentations, montrent que les feuillus sempervirents, sclérophylles, formant des arbustes ou de petits arbres sont mieux adaptés aux conditions environnementales des milieux découverts caractérisés par un microclimat difficile (températures et VPD élevés en saison estivale par exemple) et un excès de radiations lumineuses. C'est le cas du chêne vert par exemple et de l'arbusier. En revanche, les espèces arborées, décidues et malacophylles (comme le frêne à fleurs et le sorbier) bénéficient d'un couvert forestier qui régule les variations climatiques et qui apporte de l'ombrage. Le frêne à fleurs dans nos

expérimentations et dans celles conduites en Espagne (Gaviniet et al., 2015) a montré une très forte capacité à supporter la combinaison ombre et sécheresse.

Utiliser la technique de semis de glands pour les chênes

Le semis permet une installation des chênes simple et peu coûteuse connue depuis l'antiquité en région méditerranéenne. Une attention particulière doit être portée à la protection contre la prédation car la semence puis la jeune plantule sont des stades très vulnérables. Les types de végétation offrent des conditions de réussite contrastées et au sein de ces types, les effets microhabitats sont particulièrement importants pour le développement du semis. Ainsi, en milieu ouvert, l'abri par la végétation en place (et notamment les buissons) en atténuant les conditions climatiques extrêmes, améliore la survie des plantules lorsque celles-ci sont placées dans des conditions environnementales difficiles (plein éclairage, milieu sec par exemple). Cette fonction d'abri, qui peut être assurée par des objets (par exemple les branchages), reste encore à mieux préciser en fonction des types de végétation (ou d'objets) en particulier pour ses effets sur les ressources en lumière, en eau et sur la prédation.

Dans les milieux forestiers, les pinèdes (naturelles ou issues de reboisements) sont des habitats favorables à la pratique du semis lorsque la canopée est suffisamment ouverte alors que les peuplements denses doivent être éclaircis.

Cibler les actions sur les sites productifs

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

Bibliographie

- Allen JA, Keeland BD, Stanturf JA, Clewell AF, Kennedy Jr. HE, 2004. A guide to bottomland hardwood restoration. U.S. Department of Agriculture, Forest Service, Southern Research Station, General Technical Report SRS-40, 132p. <http://www.nwrc.usgs.gov/wdb/pub/diglib/bottomland-hardwood/revised-reforest-prelim.pdf>
- Amat, B., Cortina, J., Zubcoff, J.J., 2014. Community attributes determine facilitation potential in a semi-arid steppe. *Perspect Plant Ecol Evol Syst*.
- Aussenac G., 2000. Interactions between forest stands and microclimate: Ecophysiological aspects and consequences for silviculture. *Annals of Forest Science* 57: 287-301.
- Badano EI, Pérez D, Vergara CH, 2009. Love of nurse plants is not enough for restoring oak forests in a seasonally dry tropical environment. *Restor Ecol* 17:571-576.
- Badano EI, Samour-Nieva OR, Flores J, 2011. Emulating nurse plants to restore oak forests. *Ecol Eng* 37:1244–1248.
- Balleux P, Van Lerberghe P, 2001. Le boisement des terres agricoles. Guide Technique, IDF, 128 p.
- Barbéro M., Quézel P., Loisel R., 1990. Les apports de la phytoécologie dans l'interprétation des changements et perturbations induits par l'homme sur les écosystèmes forestiers méditerranéens. *Forêt Méditerranéenne XXII* : 194-215.
- Bertness, M., Callaway, R., 1994. Positive interactions in communities. *Trends Ecol Evol* 9, 191–193.
- Bocio I, Navarro FB, Ripoll MA, Jiménez MN, De Simón E, 2004. Holm oak (*Quercus rotundifolia* Lam.) and Aleppo pine (*Pinus halepensis* Mill.) response to different soil preparation techniques applied to forestation in abandoned farmland. *Annals of Forest Science*, 2: 171-178.
- Bonanomi G, Incerti G, Mazzoleni S, 2011. Assessing occurrence, specificity, and mechanisms of plant facilitation in terrestrial ecosystems. *Plant Ecol* 212:1777–1790.
- Caldeira, M.C., Ibáñez, I., Nogueira, C., Bugalho, M.N., Lecomte, X., Moreira, A., Pereira, J.S., 2014. Direct and indirect effects of tree canopy facilitation in the recruitment of Mediterranean oaks. *J Appl Ecol* 51, 349–358.
- Casas, C., Ninot, J.M., 2007. Soil water regime through contrasting pasture communities in a Submediterranean landscape. *J Hydrol* 335, 98–108.
- Castro J, Zamora R, Hódar JA, et al (2004) Benefits of Using Shrubs as Nurse Plants for Reforestation in Mediterranean Mountains: A 4-Year Study. *Restor Ecol* 12:352–358. doi: 10.1111/j.1061-2971.2004.0316.x
- Cuesta, B., Villar-Salvador, P., Puértolas, J., Rey Benayas, J.M., Michalet, R., 2010. Facilitation of *Quercus ilex* in Mediterranean shrubland is explained by both direct and indirect interactions mediated by herbs. *J Ecol* 98, 687–696.
- De Dios García J., Pardos M., Calama R., 2015. Interannual variability in competitive effects in mixed and monospecific forests of Mediterranean stone pine. *Forest Ecology and Management* 358: 230-239.
- Dey DC, Jacobs D, McNabb K, Miller G, Baldwin V, Foster G, 2007. Artificial regeneration of major oaks (*Quercus*) species in the Eastern United States. A review of the literature. *Forest Science*, 54: 77-106.

- Fernandez C, Santonja M, Gros R, et al., 2013. Allelochemicals of *Pinus halepensis* as drivers of biodiversity in mediterranean open mosaic habitats during the colonization stage of secondary succession. *J Chem Ecol* 39:298–311.
- Fernandez C, Voiriot S, Mévy J-P, et al., 2008. Regeneration failure of *Pinus halepensis* Mill.: the role of autotoxicity and some abiotic environmental parameters. *For Ecol Manag* 255:2928–2936.
- Gaudio N, Balandier P, Philippe G, et al., 2010. Light-mediated influence of three understorey species (*Calluna vulgaris*, *Pteridium aquilinum*, *Molinia caerulea*) on the growth of *Pinus sylvestris* seedlings. *Eur J For Res* 130:77–89.
- Gavinet J, Prévosto B, Fernandez C., 2016. Introducing resprouters to enhance Mediterranean forest resilience: importance of functional traits to select species according to a gradient of pine density. *J Appl Ecol* 53:1735-1745.
- Gavinet J., Vilagrosa A., Chirino E., Granados M.E., Vallejo R., Prévosto B., 2015. Hardwood seedling establishment below Aleppo pine depends on thinning intensity in two Mediterranean sites. *Annals of Forest Science* 72: 999-1008.
- Gómez JM, 2004. Importance of microhabitat and acorn burial on *Quercus ilex* early recruitment: non-additive effects on multiple demographic processes. *Plant Ecology*, 172: 287-297.
- Gómez JM, Hódar JA, 2008. Wild boars (*Sus scrofa*) affect recruitment rate and spatial distribution of holm oak (*Quercus ilex*). *Forest Ecology and Management*, 256: 1384-1389.
- Gómez JM, Puerta-Piñero C, Schupp WE, 2008. Effectiveness of rodents as local seed dispersers of Holm oaks. *Oecologia*, 155: 529-537.
- Gómez-Aparicio L., 2009. The role of plant interactions in the restoration of degraded ecosystems: a meta-analysis across life-forms and ecosystems. *J Ecol* 97:1202–1214.
- Gómez-Aparicio L., Zavala M.A., Bonet F.J., Zamora R., 2009. Are pine plantations valid tools for restoring Mediterranean forests? An assessment along abiotic and biotic gradients. *Ecol. Appl.* 19: 2124-2141
- Gómez-Aparicio L, Gómez JM, Zamora R, Boettinger JL, 2005. Canopy vs. soil effects of shrubs facilitating tree seedlings in Mediterranean montane ecosystems. *J Veg Sci* 16:191-198.
- Gómez-Aparicio L, Zamora R, Gómez JM, et al., 2004. Applying plant facilitation to forest restoration: a meta-analysis of the use of shrubs as nurse plants. *Ecol Appl* 14:1128–1138.
- Granados M.E., Vilagrosa A., Chirino E., Vallejo R., 2016. Reforestation with resprouters species to increase diversity and resilience in Mediterranean pine forests. *Forest Ecology and Management* 362: 231-240.
- Jactel H., Brockerhoff E., 2007. Tree diversity reduces herbivory by forest insects. *Ecological Letters* 9: 835-848.
- Kovats, R.S., Valentini, R., Brower, L.M., Georgopoulou, E., Jacob, D., Martin, E., Rounsevell, M., Soussana, J.F., 2014. Europe, in: *Climate Change 2014: Impacts, Adaptation, and Vulnerability. Part B: regional aspects.* Cambridge, UK and NY, NY, USA, pp.1267-1326.
- Kunstler, G., Curt, T., Bouchaud, M., Lepart, J., 2006. Indirect facilitation and competition in tree species colonization of sub-Mediterranean grasslands. *J Veg Sci* 17, 379.
- Leiva MJ, Mancilla-Leyton JM, Vicente AM, 2015. Differences in the facilitative ability of two Mediterranean shrubs on holm-oak seedling recruitment in Mediterranean savanna-forest ecosystems. *Ecol. Eng.* 82:349-354.

- Leiva MJ, Mancilla-Leyton JM, Martin-Vicente A, 2013. Methods to improve the recruitment of holm-oak seedlings in grazed Mediterranean savanna-like ecosystems (dehesas). *Annals of Forest Science*, 70: 11-20.
- Leverkus AB, Castro J, Puerta-Piñero C, Rey Benayas JM, 2013. Suitability of the management of habitat complexity, acorn burial depth, and a chemical repellent for post-fire reforestation of oaks. *Ecological Engineering*, 53: 15-22.
- Madsen P, Löf M, 2005. Reforestation in southern Scandinavia using direct seeding of oak (*Quercus robur* L.). *Forestry*, 78: 55–63.
- Maestre, F.T., Cortina, J., Bautista, S., 2004. Mechanisms underlying the interaction between *Pinus halepensis* and the native late-successional shrub *Pistacia lentiscus* in a semi-arid plantation. *Ecography* 27, 776–786. x
- Manrique M., Reque J., 2014. Diversificación de masas de *Pinus halepensis* Mill. mediante la siembra directa de bellotas de *Quercus ilex* L. Universidad de Valladolid.
- <http://uvadoc.uva.es/handle/10324/6655>
- Muhammed, H., Touzard, B., Le Bagousse-Pinguet, Y., Michalet, R., 2013. The role of biotic interactions for the early establishment of oak seedlings in coastal dune forest communities. *For Ecol Manag* 297, 67–74.
- Muñoz A, Bonal R, Díaz M, 2009. Ungulates, rodents, shrubs: interactions in a diverse Mediterranean ecosystem. *Basic and Applied Ecology*, 10: 151-160.
- Navarro FB, Jiménez MN, Ripoll MA, Fernández-Ondoño E, Gallego E, De Simón E, 2006. Direct sowing of holm oak acorns: effects of acorn size and soil treatment. *Annals of Forest Science*, 63: 961-967.
- Orsini P, 1979. Recherches sur les rongeurs de quelques formations à chênes du Midi de la France. Ecole Pratique des Hautes Etudes, Montpellier, 60p.
- Pausas, J.G., Bladé, C., Valdecantos, A., Seva, J.P., Fuentes, D., Alloza, J.A., Vilagrosa, A., Bautista, S., Cortina, J., Vallejo, R., 2004. Pines and oaks in the restoration of Mediterranean landscapes of Spain: new perspectives for an old practice-a review. *Plant Ecology* 171: 209-220.
- Perea R, Gil L, 2014. Tree regeneration under high levels of wild ungulates: the use of chemically vs. physically-defended shrubs. *Forest Ecology and Management*, 312: 47-54.
- Pérez-Devesa M, Cortina J, Vilagrosa A, Vallejo R, 2008. Shrubland management to promote *Quercus suber* L. establishment. *For Ecol Manag* 255:374–382.
- Pérez-Ramos I, Gómez-Aparicio L, Villar R, García Marañón T, 2010. Seedling growth and morphology of three oaks species along field resource gradients and seed mass variation: a seedling age-dependent response. *Journal of Vegetation Science*, 21: 419-437.
- Prévosto B., Gavinet J., Ripert C., Esteve R., Guerra F., Lopez J.M., Travaglini C., 2016a. Installer des feuillus méditerranéens pour augmenter la résilience et diversifier les peuplements résineux : rôle du couvert forestier et influence de l'espèce. *Forêt Méditerranéenne*, t. XXXVII, n° 3, 175-184.
- Prévosto B., Ripert C., Gavinet J., Esteve R., Lopez J.M., Guerra F., Audouard M. Travaglini C., 2016b. Plantation de chênes méditerranéens avec accompagnement ligneux : amélioration de la forme mais réduction de la croissance. *Forêt Méditerranéenne*, t. XXXVII, n° 1, 17-24.

- Prévosto B., Reque J.A., Ripert C., Gavinet J., Estève R., Lopez J.M., Guerra F., 2015a. Semer les chênes méditerranéens *Quercus ilex*, *Quercus pubescens* : pourquoi, comment et avec quelle réussite ? Forêt méditerranéenne XXXVI(1) : 1-14.
- Prévosto B. , Reque J., Lucas-Borja M.E., Ladier J., Vilagrosa A., 2015b. Increasing resistance and resilience of Mediterranean conifer forests: the experience of Spain and France and their implications for management. XIV World Forestry Congress, Durban, South Africa, 7-11 September 2015, 8p.
- Prévosto B, Ripert C, Ostermeyer R, 2013. Eclaircir est-il suffisant pour favoriser la régénération du chêne blanc ? Retour sur un dispositif expérimental installé il y a 27 ans en forêt domaniale de Lure (Alpes-de-Haute-Provence). Forêt Méditerranéenne, t XXXIV, 1 : 3-12.
- Prévosto B, Monnier Y, Ripert C, Fernandez C, 2011. Can we use shelterwoods in Mediterranean pine forests to promote oak seedling development? Forest Ecology and Management, 262: 1426-1433.
- Prévosto B., Ripert C., 2011. Les forêts mélangées en région méditerranéenne: quels bénéfices et comment créer le mélange ? Forêt Méditerranéenne, t XXXII, 21: 187-196.
- Prévosto B, Ripert C, Monnier Y, Martin W, N'diaye A, Estève R, 2010. Installer des semis de chênes dans les pinèdes à pin d'Alep en phase de renouvellement. Forêt Méditerranéenne, t XXXI, 1: 25-30.
- Puerta-Piñero C, Gómez JM, Valladares F, 2007. Irradiance and oak seedling survival and growth in a heterogeneous environment. Forest Ecology and Management, 242:462-469.
- Quézel P., Médail F., Loisel R., Barbéro M., 1999. Biodiversité et conservation des essences forestières du bassin méditerranéen. Unasylva FAO, Rome.
- Regimbeau M, 1879. Le chêne yeuse ou chêne vert dans le Gard. Nîmes, 162 p.
- Reque J, Martin E, 2015. Designing acorn protection for direct seeding of *Quercus* species in high predation areas. Forest Systems 24(1), e018.
- Robles C, Bonin G, Garzino S, 1999. Potentialités autotoxiques et allélopathiques de *Cistus albidus* L. Comptes Rendus Académie Sci-Ser III-Sci Vie 322:677-685.
- Rolo V, Plieninger T, Moreno G, 2013. Facilitation of holm oak recruitment through two contrasted shrubs species in Mediterranean grazed woodlands. J Veg Sci 24:344-355.
- Rousset O, Lepart J, 1999. Shrub facilitation of *Quercus humilis* regeneration in succession on calcareous grasslands. J Veg Sci 10:493-502.
- Ruiz-Benito P., Gómez-Aparicio L., Paquette A., Messier C., Kattge J., Zavala M.A., 2014. Diversity increases carbon storage and tree productivity in Spanish forests. Global Ecology and Biogeography 23: 311-322.
- Sánchez-Gómez D., Valladares F., Zavala M.A., 2006. Performance of seedlings of Mediterranean woody species under experimental gradients of irradiance and water availability: trade-offs and evidence for niche differentiation. New Phytologist 170: 795-806.
- Schöb C, Armas C, Guler M, et al., 2013. Variability in functional traits mediates plant interactions along stress gradients. J Ecol 101:753-762.
- Smit C, den Ouden J, Díaz M, 2008. Facilitation of *Quercus ilex* recruitment by shrubs in Mediterranean open woodlands. Journal of Vegetation Science, 19: 193-200.

- Soliveres S, DeSoto L, Maestre FT, Olano JM, 2010. Spatio-temporal heterogeneity in abiotic factors modulate multiple ontogenetic shifts between competition and facilitation. *Perspect Plant Ecol Evol Syst* 12:227–234.
- Sunyer P, Espelta JM, Bonal R, Munoz A, 2014. Seeding phenology influences wood mouse seed choices: the overlooked role of timing in the foraging decisions by seed-dispersing rodents. *Behavioral ecology and sociobiology*, 68: 1205-1213.
- Thadani R, 2008. Direct sowing of acorns, a low-cost reforestation technique for the Himalaya. Center for Ecology Development and Research (CEDAR), 20p.
http://cedarhimalaya.org/pdf/Direct_seeding_acorn_booklet.324130814.pdf
- Valladares F., Dobarro I., Sánchez-Gómez D., Pearcy RW., 2005. Photoinhibition and drought in Mediterranean woody saplings. Scaling effects and interactions in sun and shade phenotypes. *Journal of Experimental Botany* 56: 483-494.
- Vallejo, R., Aronson, J., Pausas, G., Cortina, J. 2006. Restoration of mediterranean woodlands. In “Restoration ecology: the new frontier” Van Andel, J., Aronson, J. (eds), pp. 193-209, Blackwell Science, Oxford, UK.
- Van Ginkel HAL., Kuijper DPJ., Churski M, Zub K, Szafranska P, Smit C, 2013. Safe for saplings not safe for seeds: *Quercus robur* recruitment in relation to coarse woody debris in Białowieza Primeval Forest, Poland. *Forest Ecology and Management*, 304:73-79.
- Vilà M., Vayreda J., Comas L., Ibáñez J.J., Mata T., Obón, B., 2007. Species richness and wood production: a positive association in Mediterranean forests. *Ecology Letters* 10: 241-250.
- Vuillemin J, 1980. Etude expérimentale de la régénération de deux chênes méditerranéens : *Quercus pubescens* et *Quercus ilex*. Thèse Univ. Aix-Marseille, 126p.
- Willoughby IH, Jinks RL, Morgan GW, Pepper H, Budd J, Mayle B, 2010. The use of repellents to reduce predation of tree seed by wood mice (*Apodemus sylvaticus* L.) and grey squirrels (*Sciurus carolinensis* Gmelin). *European Journal of Forest Research*, 130: 601-611.
- Zadworny M, Jagodziński AM, Łokomy P, Ufnalski K, Oleksyn J, 2014. The silent shareholder in deterioration of oak growth: common planting practices affect the long-term response of oaks to periodic drought. *Forest Ecology and Management*, 318:133-141.