



**HAL**  
open science

## La régénération du pin maritime dans les forêts dunaires d'Aquitaine: un processus complexe et multifactoriel

Arthur Guignabert, Maya Gonzalez, Florian Delerue, Francis Maugard,  
Laurent Augusto

### ► To cite this version:

Arthur Guignabert, Maya Gonzalez, Florian Delerue, Francis Maugard, Laurent Augusto. La régénération du pin maritime dans les forêts dunaires d'Aquitaine: un processus complexe et multifactoriel. *Rendez-vous Techniques de l'ONF*, 2020, n°67-68, pp.52-60. hal-03103025

**HAL Id: hal-03103025**

<https://hal.inrae.fr/hal-03103025>

Submitted on 7 Jan 2021

**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.

# LA RÉGÉNÉRATION DU PIN MARITIME DANS LES FORÊTS DUNAIRES D'AQUITAINE : UN PROCESSUS COMPLEXE ET MULTIFACTORIEL

**Arthur Guignabert<sup>(1)</sup>, Maya Gonzalez<sup>(1)</sup>, Florian Delerue<sup>(2)</sup>, Francis Maugard<sup>(3)</sup>, Laurent Augusto<sup>(1)</sup>**

(1) UMR 1391 ISPA, Bordeaux Sciences Agro, INRAE

(2) EA 4592 G&E, Bordeaux INP, Université Bordeaux Montaigne

(3) ONF, agence Landes Nord-Aquitaine, Mission littorale aquitaine

L'installation de nouveaux arbres est une étape clé pour la dynamique et la pérennité des écosystèmes forestiers. Dans les forêts de pins maritimes des dunes aquitaines, la régénération naturelle (après coupe rase) permet notamment de conserver la diversité génétique et le potentiel d'adaptation de ces forêts au changement climatique. Elle est aussi en adéquation avec la multifonctionnalité de la forêt dunaire qui répond aux objectifs de protection, d'accueil du public, de conservation de la biodiversité et de production. Depuis plus d'une vingtaine d'années, l'ONF observe cependant des difficultés importantes de régénération naturelle dans les forêts domaniales dunaires, et notamment dans la zone centrale du cordon aquitain (voir Maugard & Magnin (ce numéro) pour plus de détails sur le contexte et l'histoire).

Le processus de régénération fait intervenir différentes étapes du cycle de vie de l'arbre au cours desquelles plusieurs types d'interactions, à la fois biotiques et abiotiques, peuvent avoir un effet limitant sur chacune de ces étapes (Calama *et al.*, 2017). Les premières étapes pouvant être limitantes pour le renouvellement sont la production et la dispersion des graines, qui permettent un apport de graines au sol et qui dépendent des caractéristiques des arbres matures et des conditions météorologiques. Les étapes suivantes du cycle de régénération que sont la germination et la survie des plantules dépendent des conditions abiotiques (température, humidité, sol), mais aussi beaucoup des interactions biotiques entre espèces (compétition, facilitation, herbivorie, pathogènes). En particulier, la végétation spontanée qui se réinstalle après l'exploitation sylvicole peut avoir des effets contrastés sur les plantules. Pendant les périodes sèches, le recru arbustif peut faciliter la survie des jeunes pins en créant une « ambiance » de protection relative contre le stress hydrique ou le rayonnement solaire. Cependant, lorsque cette végétation est abondante, elle peut aussi exercer une compétition pour les ressources et même entraîner la mort des jeunes pins. D'autre part, une forte présence de grands herbivores pourrait augmenter la probabilité d'occurrence des échecs de recrutement des jeunes pins, tout comme la présence de pathogènes (e.g. l'armillaire) ou d'arthropodes (e.g. hylobe du pin). Enfin, les associations symbiotiques avec des champignons mycorhiziens, obligatoires pour toutes les espèces de conifères, sont très variables selon les contextes mais sont aussi très importantes pour la nutrition des jeunes pins et pour la réussite d'une régénération.

Les processus écologiques pouvant entraîner l'échec de l'installation du pin maritime sont donc nombreux, et interviennent à différentes étapes de la phase de renouvellement des peuplements. De plus, la régénération naturelle du pin maritime a été très peu étudiée en forêts dunaires d'Aquitaine. L'objectif de cette étude, menée dans le cadre du projet EcoDune lancé en 2015 par l'ONF avec INRAE et Bordeaux Sciences Agro, était donc d'identifier les processus écologiques responsables des échecs de régénération dans certaines forêts dunaires d'Aquitaine.

À l'aide à la fois d'études observationnelles et d'expérimentations in situ, nous avons plus précisément voulu :

- Quantifier la régénération à l'échelle régionale en étudiant toutes les étapes du cycle de régénération allant de la pluie de graines jusqu'à l'installation réussie d'une jeune pousse. La variabilité régionale a ainsi été précisée en interaction avec les pratiques sylvicoles.
- Identifier les facteurs limitants pour la régénération naturelle du pin maritime. En particulier nous nous sommes intéressés à l'étude des interactions biotiques (végétation voisine, herbivores, mycorhizes), elles-mêmes en interaction avec les effets du microclimat (notamment le stress hydrique lié à la sécheresse).

Nous avons donc mis en place des dispositifs spécialement conçus pour étudier ces problématiques et dont les résultats ont donné, malgré la complexité, des indications pratiques intéressantes.

## Dispositifs d'étude

### Un réseau de sites d'observation

Cinq sites d'observation ont été utilisés pour quantifier les différentes étapes du processus de régénération et caractériser la variabilité régionale en fonction des pratiques sylvicoles. Deux d'entre eux se situaient au sein de la zone principale d'échecs de régénération (Fig. 1 ; S3 et S4) et les trois autres dans des forêts domaniales considérées comme étant en réussite (Fig. 1 ; S1, S2 et S5). Dans la suite de l'article, ces sites seront numérotés de S1 à S5 selon le gradient nord-sud, avec un + (réussite) ou un - (échec) indiquant leur statut de régénération présumé. L'étude de l'itinéraire sylvicole a consisté à comparer deux facteurs croisés : le type de coupe et l'ajout ou non d'un « semis de sécurité ». Deux modalités de coupe ont été testées : la coupe rase, comme pratiquée ordinairement (Fig. 2a), ou la coupe d'ensemencement, testée comme itinéraire alternatif avec maintien de 70 arbres semenciers par hectare (Fig. 2b). Le « semis de sécurité » correspond à un ajout de graines issues de peuplements dunaires (5 graines m<sup>-2</sup>). L'itinéraire alternatif par coupe d'ensemencement permettrait d'assurer pendant plusieurs années la dispersion de graines et la possibilité d'apparition de nouvelles plantules afin de limiter l'impact d'une année climatique défavorable et, d'autre part, de diminuer le stress hydrique en cas de période sèche par le maintien d'un ombrage. Pour cela, chacun des deux types de coupe a été effectué par moitié sur l'ensemble des sites. Dix zones de suivis par type de coupe ont été réparties de manière systématique, chacune étant

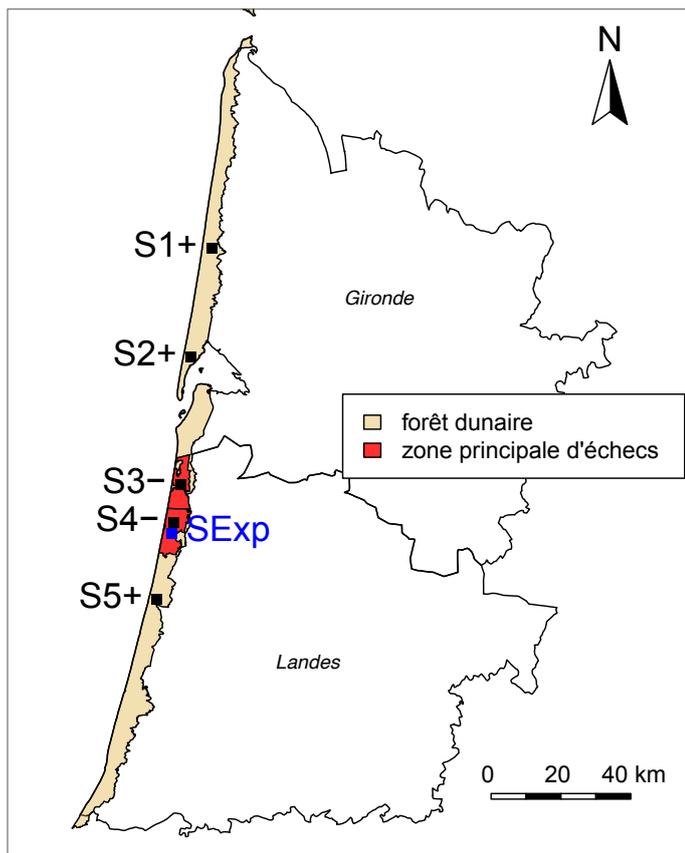


Figure 1. Localisation des différents sites d'étude.

composée de quatre quadrats de 4 m<sup>2</sup> : trois semés et un non semé. Chaque quadrat semé contenait vingt graines légèrement enfouies selon un patron précis, quantité qui correspond à la règle ONF de 3 kg ha<sup>-1</sup> pour les régénérations difficiles. Des pièges à graines ont été installés au niveau de chaque zone de suivi pour quantifier la pluie de graines. Les mesures de la pluie de graines, de la germination et de la survie des jeunes pins ont été effectuées durant trois ans afin de quantifier la régénération en lien avec ces pratiques.

Ces cinq sites ont également été utilisés comme base pour une étude concernant les ectomycorhizes associées aux jeunes pins et leur lien potentiel avec la régénération. Afin d'observer l'impact des deux types de coupes sur la composition et la quantité d'ectomycorhizes, nous avons utilisé comme témoin la parcelle forestière mature jouxtant chacun de nos sites. 90 plantules d'environ un an ont été prélevées sur chacun des cinq sites (30 en forêt mature, 30 en coupe d'ensemencement et 30 en coupe rase). La quantité de mycorhization et la composition en ectomycorhizes, basée sur quatre types fonctionnels (Agerer, 2001), ont été relevées sur chacune des plantules, ainsi que des mesures de morphologie aérienne, racinaire et de concentration en nutriments dans les aiguilles.

## Deux sites expérimentaux

En plus du réseau de sites décrit ci-dessus, deux études ont été mises en place au sein de la zone à forts échecs (Fig. 1 ; SExp) pour comprendre les mécanismes écologiques en jeu lors de la phase de germination et d'installation (survie et croissance) des jeunes pins.

Une étude ayant pour but de caractériser le microsite favorable de germination a été réalisée au printemps 2017 au sein d'une coupe rase. L'hypothèse principale était que l'humidité joue un rôle très important pour la germination. Un placement contrôlé de 336 graines a été effectué en mars 2017 et l'émergence des plantules a été suivie toutes les quatre semaines jusqu'à début juillet, ce qui correspond à la période où se produit la quasi-totalité des germinations d'après le constat des années précédentes sur le réseau de sites d'observation. Nous avons déterminé la teneur en eau du sol à partir d'un échantillon de sol prélevé au niveau de chaque graine à la fin de l'expérimentation, et caractérisé plusieurs facteurs indirects pouvant moduler l'humidité disponible : la topographie, le microrelief, la végétation et la litière. La topographie dunaire est divisée en 3 niveaux : le bas de pente, le milieu de pente et le haut de pente, dont les écarts peuvent atteindre plusieurs dizaines de mètres et influencer la disponibilité en eau par la distance à la nappe phréatique. Le microrelief correspond au relief à l'échelle de la zone de la graine (zone de 10 x 10 cm au centre de laquelle la graine a été positionnée). Il a été caractérisé en mesurant l'altitude relative de cette zone, comparée ensuite à celle des 8 zones adjacentes en déterminant cinq classes de microrelief : creux, bas, plat, haut et sommet. Le « creux », position la plus basse, correspond à la position de rang 8 ou 8.5 (deux ex-aequo en dernière position) ou 9 ; le « bas » (rangs 6 à 7.5), le « plat » (rangs 4 à 5.5), le « haut » (rangs 2.5 à 3.5) et le « sommet » (rangs 1 à 2) répondent au même principe. Enfin, la végétation et la litière ont été caractérisées par une note selon leur recouvrement au sol, toujours à l'échelle de la zone de la graine (échelle pertinente pour la détection des facteurs impliqués dans le processus de germination).

La deuxième expérimentation visait à étudier l'effet des interactions entre plantes sur la survie et la croissance du pin entre 2015 et 2017. Ces interactions pourraient en effet modifier le stress hydrique et les attaques d'herbivores subis par les jeunes pins. Pour cela, nous avons fait lever des graines en conditions contrôlées puis transplanté ces jeunes pins sous les buissons d'arbousier, principal arbuste du sous-bois de ces forêts (Fig. 2c) ou à découvert (Fig. 2d), et dans des placeaux clôturés ou non. La clôture permet de contrôler la présence des herbivores tels que les ongulés et léporidés mais ne protège pas des petits rongeurs. Au total, 288 plantules ont été plantées en avril 2015 et 288 en avril 2016 puis elles ont été suivies (hauteur, survie, cause de mortalité) toutes les 4 semaines au printemps/été et toutes les 6-8 semaines en automne/hiver depuis la plantation jusqu'en avril 2017. L'humidité du sol et de l'air a été mesurée à l'aide de sondes, et des mesures de biomasses ont également été effectuées sur les pins de 2015 à la fin de l'étude.

## Variabilité régionale de la régénération et relation avec les pratiques sylvicoles

### Un effet fort mais bref du semis de sécurité

Le semis de sécurité n'a eu un impact positif sur la germination que pendant la première année de l'étude (2015), où le nombre de germinations était en moyenne 2.5 fois supérieur dans les quadrats semés comparé aux quadrats non semés (Guignabert *et al.*, 2020a). Cet effet positif du semis de sécurité la première année a été observé sur l'ensemble des 5 sites. Le semis de sécurité n'a ensuite eu aucun impact sur le nombre



**Figure 2.** Illustration des dispositifs d'étude : a) Coupe rase ; b) Coupe d'ensemencement ; c) Pin planté sous arbousier ; d) Pin planté seul sans arbousier. Pour le traitement sans arbousier, l'arbousier a été coupé à la base et les racines tranchées, afin d'obtenir un emplacement similaire en terme de conditions de sol à celui avec arbousier.

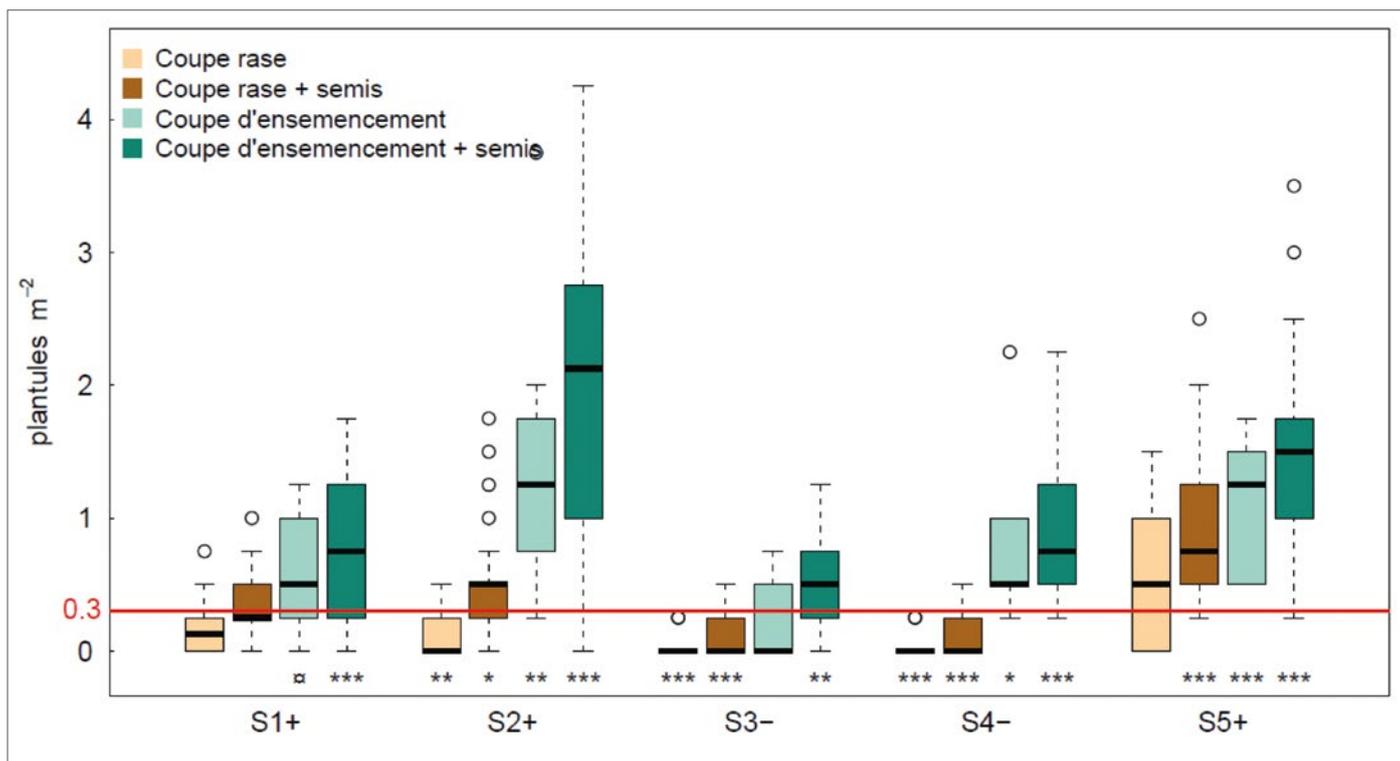
de germinations en 2016 et 2017, suggérant une faible durée de vie des graines dans le sol. Ce fort effet observé en 2015 peut s'expliquer par le fait que les graines semées ont une meilleure viabilité que celles issues de la pluie de graines, car les graines du semis de sécurité sont sélectionnées au préalable selon leur densité. L'effet important de ce semis, qui se fait en hiver alors que la pluie de graines a lieu en été, peut également venir du fait que la graine passe moins de temps dans le sol et est donc moins exposée à la prédation, aux pathogènes ou aux conditions climatiques défavorables.

### La coupe d'ensemencement, un effet durable sur l'ensemble du cycle de régénération.

Le premier effet de la coupe d'ensemencement sur le cycle de régénération concerne la production et la dispersion des graines durant plusieurs années. Ainsi, nous avons observé que la pluie de graines était en moyenne de 11.1 graines m<sup>-2</sup> an<sup>-1</sup> (min : 6.1 pour le S5+, max : 24

pour le S2+), et qu'elle était influencée par la densité et le diamètre des semenciers (Guignabert *et al.*, 2020a). La quantité de graines atteignant le sol ainsi que leur morphologie se situent dans la gamme des valeurs connues pour les graines de pin maritime dans les forêts atlantiques et méditerranéennes (Calama *et al.*, 2017). Par ailleurs, les deux sites situés dans la zone à forts problèmes de régénération ne diffèrent pas des autres sur ce point. La quantité de graines dispersée ne semble donc pas être un facteur limitant pour la régénération dans notre contexte.

La coupe d'ensemencement a également eu un impact positif, tous sites confondus, sur le nombre de germinations durant les trois années de suivis. En regardant site par site, nous avons observé que l'effet positif des semenciers la première année n'est significatif que sur les sites en zone d'échec (S3-et S4-). Comme les germinations de la première année proviennent de la pluie de graines de l'année précédente, laquelle est identique dans les deux modes de coupes puisqu'elle a eu lieu avant l'exploitation, les différences observées sont a priori liées aux modifications des conditions locales liées à la coupe. Cela suggère des conditions



**Figure 3.** Densité de plantules trois ans après la mise en régénération de la parcelle selon les deux facteurs croisés du type de coupe et de l'ajout du semis de sécurité.

La ligne rouge représente le seuil de 0.3 semis m<sup>-2</sup> indiquant une régénération réussie (=3000 semis ha<sup>-1</sup>; Sardin, 2009). Les astérisques indiquent une différence significative de la valeur seuil (\*\*\* p<0.001 ; \*\* p<0.01 ; \* p<0.05 ; □ p<0.1).

potentiellement plus stressantes dans cette partie centrale des forêts dunaires. Pour les deuxième et troisième années, l'effet positif de la coupe d'ensemencement a été observé sur les cinq sites et il est dû à l'apport supplémentaire de graines des semenciers (vs. aucune pluie de graines en coupe rase).

Pour finir, la coupe d'ensemencement a eu un impact positif sur la survie des plantules la première année après germination en diminuant la mortalité de 11 % par rapport à la coupe rase lors de l'année 2015 (la survie n'a pas pu être étudiée en 2016 et 2017 à cause du nombre insuffisant de germinations en coupe rase). Dans le détail, la coupe d'ensemencement a eu un effet positif sur trois des cinq sites, dont les deux de la zone d'échecs : réduction de la mortalité de 18 %, 22 % et 26 % pour S2+, S3- et S4- respectivement. De plus, S3- et S4- étaient les deux seuls sites où le taux de survie en coupe rase était inférieur à 50 %. L'effet des semenciers se traduit par une réduction significative du pourcentage de jeunes pousses mortes à cause de la sécheresse, suggérant ainsi une réduction du stress abiotique sous le couvert forestier, alors que le type de coupe n'a eu aucune influence sur la mortalité causée par les rongeurs ou ongulés. Cependant la pression d'herbivorie, évaluée par le taux d'abrutissement des jeunes pousses, a été plus élevée au sein de la zone d'échecs (+17 % de plantules abruties), et elle a été plus faible en coupe d'ensemencement qu'en coupe rase au sein de cette zone critique (les sites S3- et S4- comptent respectivement 13 % et 23 % de plantules abruties de plus en coupe rase qu'en coupe d'ensemencement).

## Bilan des pratiques sylvicoles sur le succès de la régénération à l'échelle régionale

Trois ans après la mise en régénération, la densité de semis tous traitements confondus était la plus élevée sur les sites S2+ et S5+ et la plus faible sur les sites S3- et S4-, confirmant les différences de régénération selon les zones concernées (Fig. 3). La coupe d'ensemencement a eu un effet très significatif sur l'ensemble des sites tandis que le semis de sécurité a eu un effet positif sur l'ensemble des sites mais significatif seulement pour trois d'entre eux (S2+, S3- et S5+). L'interaction entre le site et le type de coupe était également très significative, montrant un impact important des conditions spécifiques à chaque site sur l'effet de la coupe d'ensemencement et in fine sur la réussite de la régénération. On notera également que ces deux pratiques avaient des effets indépendants, c'est-à-dire que l'effet du semis ne variait pas selon le type de coupe et inversement.

La coupe rase sans semis de sécurité n'a pas permis d'obtenir une densité de semis suffisante pour assurer la régénération, sauf pour le S5+ (Fig. 3). L'ajout du semis de sécurité a permis d'atteindre ou dépasser le seuil de régénération satisfaisante, soit 0.3 semis m<sup>-2</sup>, pour les sites S1+, S2+ et S5+, mais pas dans les deux sites dans la zone d'échecs où la densité reste très insuffisante (Fig. 3). Cela confirme que l'itinéraire habituel (coupe rase + semis de sécurité) n'est pas adéquat pour le renouvellement des forêts dans cette zone.

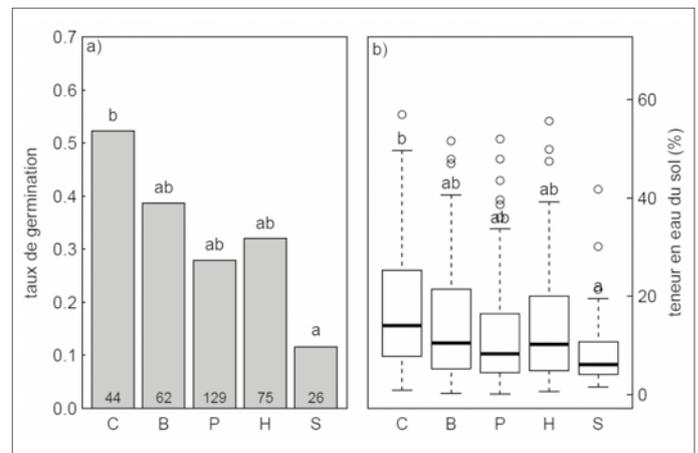
La coupe d'ensemencement sans semis a eu un effet très positif, car elle a permis à quatre sites sur cinq d'avoir une régénération satisfaisante, le dernier (S3-) se situant à la limite du seuil prédéfini (Fig. 3). L'ajout d'un semis de sécurité a augmenté la densité de semis dans tous les sites, leur assurant ainsi une bonne régénération (Fig. 3). La coupe d'ensemencement, grâce à l'apport prolongé de graines et la modulation du microclimat sous son couvert, joue un rôle important sur plusieurs années, et semble être la pratique la mieux adaptée pour une régénération réussie sur l'ensemble de la forêt dunaire et singulièrement pour les zones à forts échecs.

## Quels sont les facteurs écologiques limitant la régénération des forêts dunaires ?

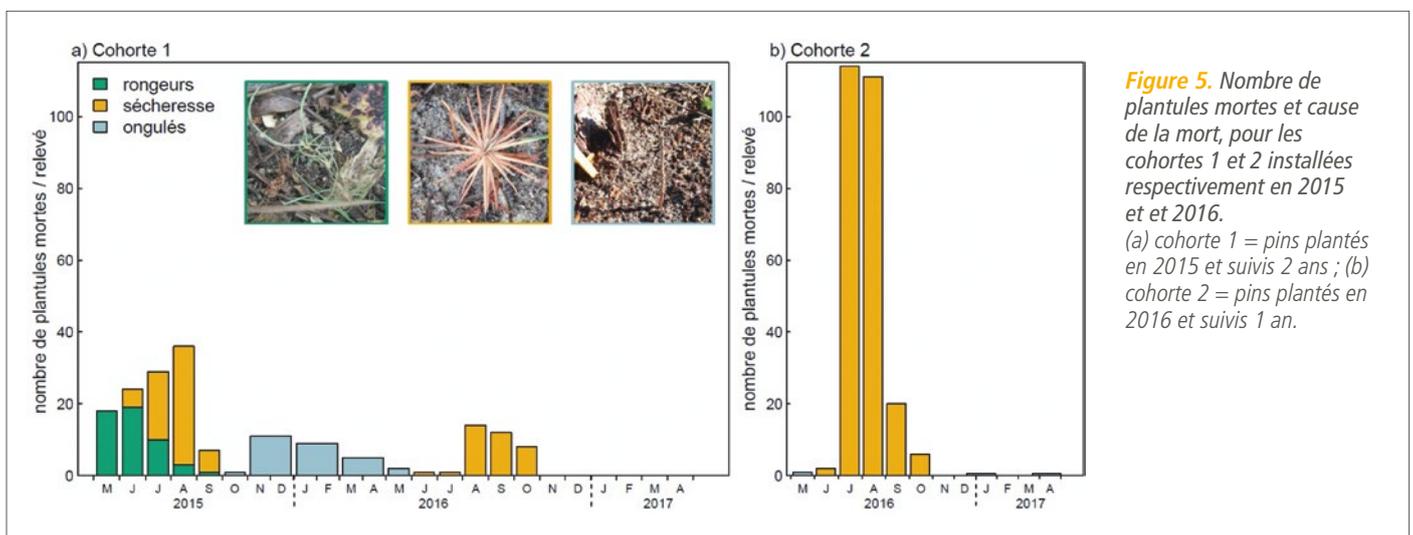
### L'humidité du sol et le microrelief influencent la germination

Les sols sableux de la forêt dunaire ont une très faible capacité de rétention d'eau et sont particulièrement pauvres en éléments nutritifs. De plus, la forêt dunaire est soumise à des périodes de stress hydrique marqué. Pour notre étude visant à caractériser le microsite favorable de germination, nous supposons donc que l'humidité du sol était le facteur primordial pour la germination. Nos résultats ont montré un effet significatif de l'humidité du sol avec une probabilité de germination plus élevée sur les microsites les plus humides, et confirment donc cette hypothèse. Le nombre de graines ayant germé durant cette expérimentation a été de 110 sur 336 (33 %), avec 70 % des germinations en avril et 27 % en mai, puis seulement 3 % en juin et 0 % en juillet malgré des précipitations conséquentes durant l'ensemble de la période d'étude. Cette concentration des germinations au printemps est également constatée sur le réseau de sites d'observations où l'on a compté entre 92 et 97 % de germinations avant mi-juin, suggérant un probable contrôle saisonnier de la germination par un facteur autre que l'humidité (comme la température ou la lumière par exemple).

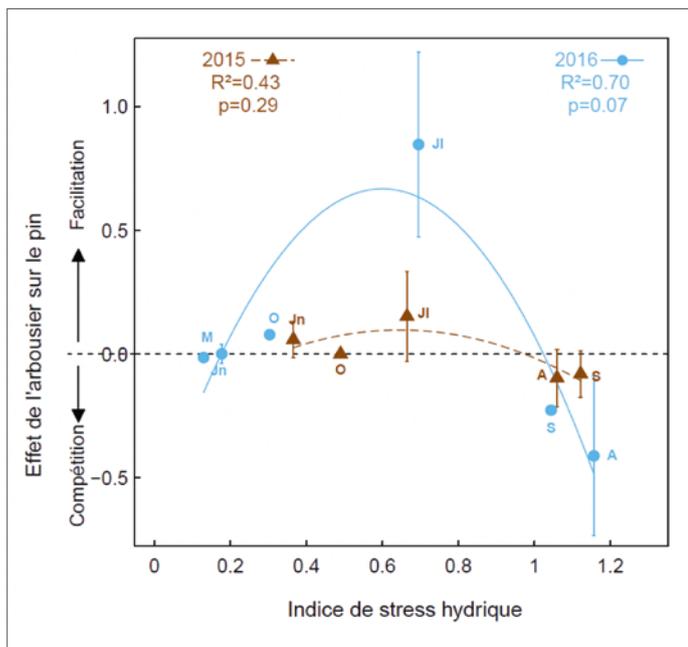
Nous n'avons cependant observé que très peu d'effets des autres facteurs testés sur la germination. Nos résultats ont montré que les différences de probabilités de germination entre les classes de microrelief étaient directement liées à la teneur en eau du sol (Fig. 4), confirmant le rôle de l'humidité à l'échelle du microsite. La probabilité de germination est plus de quatre fois plus grande dans les « creux » que sur les « sommets » (Fig. 4a). Cette différence s'explique par la différence de teneur en eau dans le sol, supérieure dans les creux par rapport aux sommets (Fig. 4b). En effet, les creux sont des zones plus propices que les sommets pour retenir l'eau du fait de l'accumulation des eaux de ruissellement et d'une évaporation moins intense. La topographie dunaire (bas, milieu, haut de pente) n'a eu aucun effet sur le taux de germination malgré une humidité globalement plus élevée en bas de pente et plus faible en milieu de pente. Cela confirme que l'hétérogénéité de la topographie à fine échelle joue un rôle plus direct et plus important que les variations aux plus larges échelles.



**Figure 4.** Relations entre microrelief et taux de germination des graines (a), et microrelief et teneur en eau du sol (b). Les lettres en abscisse correspondent aux 5 classes de microrelief : C = creux, B = bas, P = plat, H = haut et S = sommet. Ces cinq classes de microrelief correspondent à la position de la zone contenant la graine par rapport aux huit zones adjacentes en comparant leurs altitudes relatives (voir le texte, § « Deux sites expérimentaux »). Les nombres à la base de chaque barre correspondent aux effectifs pour chaque classe de microrelief. Les lettres minuscules indiquent des différences significatives entre sites.



**Figure 5.** Nombre de plantules mortes et cause de la mort, pour les cohortes 1 et 2 installées respectivement en 2015 et 2016. (a) cohorte 1 = pins plantés en 2015 et suivis 2 ans ; (b) cohorte 2 = pins plantés en 2016 et suivis 1 an.



**Figure 6.** Effet de l'arbousier sur la survie du pin la première année en fonction du stress hydrique.

L'effet de la canopée arbustive sur la survie des plants a été calculé via un indice d'interaction ( $N_{int}$ ) proposé par Díaz-Sierra et al. (2017). Cet indice varie entre -1 et 2 avec les valeurs positives indiquant une meilleure survie sous arbousier (facilitation) et les valeurs négatives une meilleure survie sans arbousier (compétition).

L'indice de stress hydrique a été calculé comme suit : déficit de pression de vapeur de l'air / teneur en eau du sol ; sa valeur augmente avec l'intensité du stress hydrique.

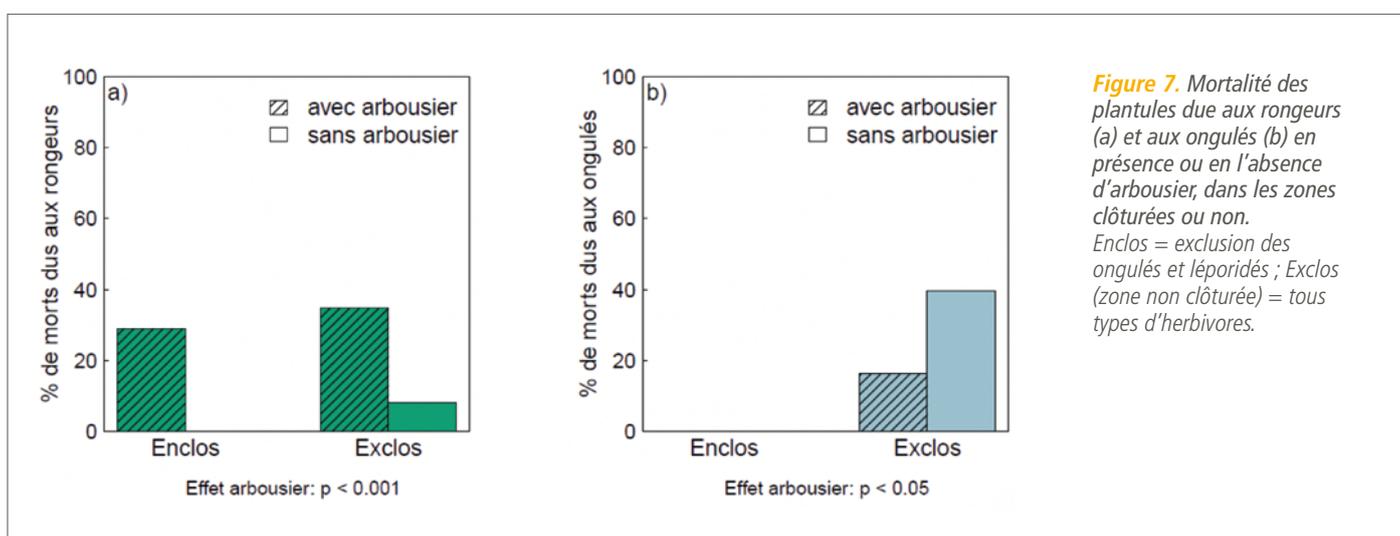
Les triangles et la courbe pointillée représentent la première cohorte (2015) ; les ronds et courbe pleine la deuxième cohorte (2016). Les mois de suivi sont indiqués par des lettres à côté de chaque point.

## Une relation complexe entre le pin, l'arbousier et les herbivores concernant la survie et la croissance des plantules

La sécheresse estivale a été la principale cause de mortalité dans notre écosystème pour les deux années étudiées (Fig. 5). L'impact de la sécheresse a varié selon sa sévérité (estimée par la quantité de précipitations : 19 mm de pluie en juillet/août contre 106 mm en 2015), avec en conséquence une mortalité pouvant aller jusqu'à 90 % des plantules en 2016. Les mortalités imputables aux herbivores ont également été importantes sur le site d'étude, avec deux types d'herbivores agissant à deux périodes distinctes : les rongeurs au printemps/été, et les ongulés à l'automne/hiver (Fig. 5a).

Les interactions de facilitation entre plantes via une amélioration des conditions microclimatiques ont déjà été montrées comme essentielles dans ce type d'environnement où la sécheresse contraint l'installation des plantules (Padilla & Pugnaire, 2006). C'est en partie le cas dans notre étude, où l'arbousier a facilité la survie du pin au début de l'été en période de stress hydrique intermédiaire (juillet ; Fig. 6). Cette facilitation s'explique par une diminution du déficit de pression de vapeur d'eau (c'est-à-dire de la sécheresse de l'air) sous les arbustes plutôt que par une amélioration de l'humidité du sol (Guignabert et al., 2020b). Cette amélioration microclimatique est d'autant plus marquée que le volume de l'arbuste est grand (les arbousiers de 2016 étaient deux fois plus volumineux que ceux de 2015). Cependant, l'effet positif de l'arbousier sur le pin a tendance à disparaître voire même basculer vers la compétition lorsque la sécheresse perdure et que le stress hydrique est à son maximum (août/septembre ; Fig. 6). Sur l'ensemble de la saison estivale, il en résulte ainsi un effet globalement nul de l'arbousier sur la mortalité des plantules liée à la sécheresse.

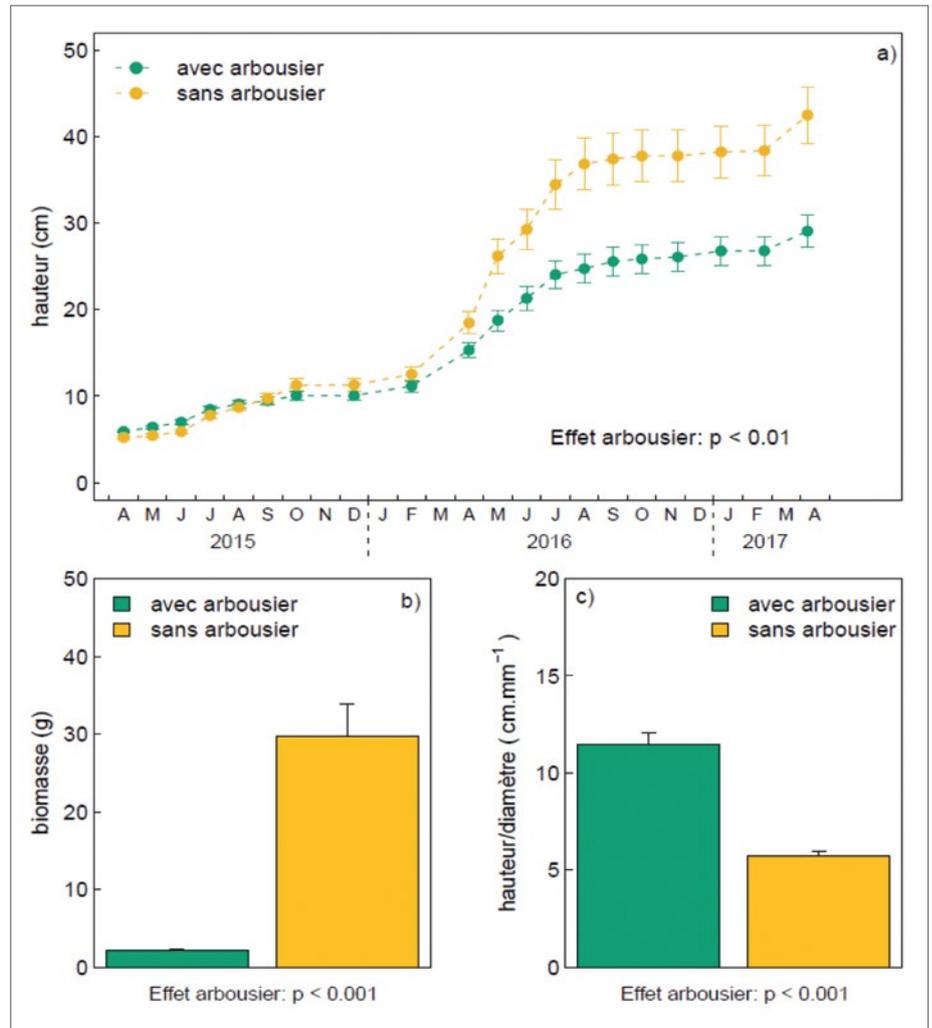
La présence d'arbustes a également eu de forts effets indirects sur la survie des plantules via la modification des attaques d'herbivores. Ces effets indirects diffèrent selon le type d'herbivore considéré (Fig. 7). Nous avons observé une forte augmentation des taux de prédation par les rongeurs sous les arbousiers, avec une mortalité de 32 % sous les arbustes et seulement 4 % dans les zones sans arbousiers (Fig. 7a).



**Figure 7.** Mortalité des plantules due aux rongeurs (a) et aux ongulés (b) en présence ou en l'absence d'arbousier, dans les zones clôturées ou non. Enclos = exclusion des ongulés et léporidés ; Exclos (zone non clôturée) = tous types d'herbivores.

Ces résultats corroborent ceux de nombreuses études concernant l'impact des rongeurs sur la régénération ligneuse. Ces études montrent en effet que le pourcentage de couverture arbustive est le principal facteur déterminant l'abondance des micromammifères, en leur offrant un abri contre les prédateurs et un accès aux ressources alimentaires (Carrilho *et al.*, 2017). Inversement, les mortalités imputables aux ongulés ont été principalement observées dans les zones sans arbustes avec une mortalité de 40 % des plantules contre 16 % sous les arbustes (Fig. 7b), ce qui indique une facilitation indirecte des arbousiers. Ce phénomène a été démontré à plusieurs reprises, lorsque les plantules sont associées à des arbustes épineux, peu appétents ou denses. Comme l'arbousier est une espèce sans épines et abondamment consommée par les ongulés sur notre site, le mécanisme de facilitation observé ici est probablement dû à la dissimulation des plantules de pin sous le feuillage des arbustes, ce qui les rend plus difficiles à détecter par les ongulés.

Enfin, alors que les interactions avec l'arbousier concernant la survie sont complexes et variables dans le temps, nous avons observé un effet marqué sur la croissance : les pins sous arbousier sont plus petits (Fig. 8a), ont moins de biomasse (Fig. 8b) et sont plus élancés (Fig. 8c). Les arbousiers ont donc un effet négatif sur la croissance des plantules due à une forte compétition pour l'accès à la lumière, ce qui est cohérent avec le caractère héliophile du pin maritime. En effet, la photosynthèse plus active en pleine lumière induit une plus grande assimilation de carbone et donc une production de biomasse plus élevée qu'en zone ombragée. L'augmentation du ratio hauteur/diamètre sous arbousier peut être considérée comme étant une réponse d'évitement de l'ombre en favorisant d'abord la croissance en hauteur afin d'atteindre la lumière au détriment de la croissance en diamètre.



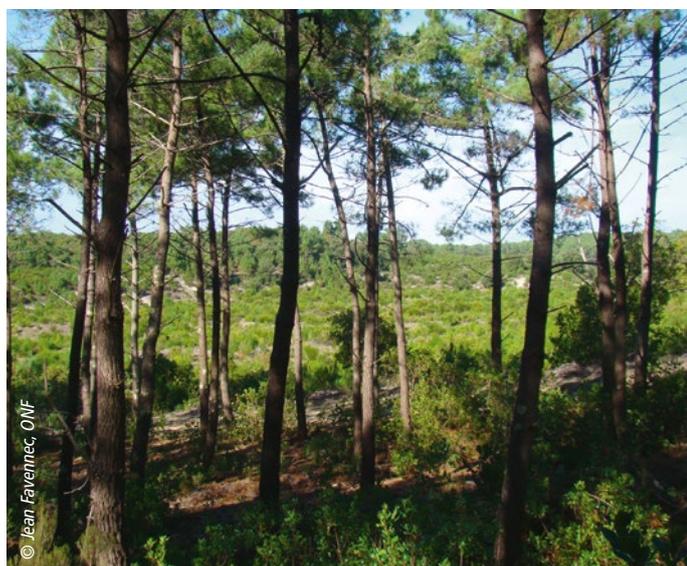
**Figure 8.** Hauteur (a), biomasse (b) et ratio hauteur/diamètre (c) des plantules selon la présence ou non d'arbousier. Ces mesures représentent uniquement les données concernant les pins de la première cohorte encore vivants et non aboutis en avril 2017 (n=33 avec arbousier et n=39 sans arbousier). Les panels b) et c) correspondent aux valeurs mesurées après récolte des pins en avril 2017.



Arbousier, en sous-bois de la pinède.

## Un rôle important des ectomycorhizes pour la nutrition mais sans lien avec les échecs de régénération

L'association symbiotique avec les ectomycorhizes est primordiale pour l'installation réussie d'un nouvel individu, et particulièrement dans les écosystèmes peu fertiles et secs, tels que les forêts dunaires. En effet, le champignon fournit à la plante de l'eau et des nutriments en échange de carbone, mais peut également augmenter la résistance des plantules à la sécheresse. Les résultats de notre étude préliminaire sur ce sujet ont confirmé que la mycorhization est essentielle pour la croissance des jeunes plantules dans les forêts dunaires : 97 % des apex racinaires étaient mycorhizés (c'est-à-dire entourés d'un manchon mycélien), et les quatre types fonctionnels de champignons étudiés étaient présents sur la majorité des systèmes racinaires. Trois de ces types fonctionnels étaient chacun associés spécifiquement à une concentration plus élevée d'un nutriment spécifique (N, Ca et K) dans les aiguilles, suggérant que différents types fonctionnels semblent être complémentaires pour l'accès à différentes sources de nutriments et stimuler ainsi la vitalité des plantules (Guignabert *et al.*, 2018). De plus, nous n'avons pas observé de différences liées aux ectomycorhizes entre coupe rase et coupe d'ensemencement, ce qui signifie qu'après la coupe rase il reste suffisamment d'inoculum disponible dans le sol pour l'établissement de nouveaux semis dans l'année qui suit. Cependant, bien que le facteur « mycorhize » soit essentiel à la régénération, il ne nous a pas permis de discriminer les sites de la zone d'échecs par rapport aux trois autres.



© Jean Favre, ONF

## Conclusions

Les résultats obtenus dans le cadre du projet EcoDune ont permis de faire avancer l'état des connaissances sur la régénération naturelle du pin maritime des forêts dunaires aquitaines. Les processus écologiques responsables des échecs observés dans certaines forêts sont maintenant mieux connus. Les résultats ont permis de confirmer la disparité intra régionale de la réussite de cette régénération naturelle, et de confirmer les zones préalablement pointées par l'ONF comme étant en échec.

## Implication des résultats pour le cycle de régénération du pin maritime

Nos travaux confirment que la régénération naturelle est un processus complexe, influencé par de nombreux facteurs environnementaux et d'autres liés à la gestion, ces différents facteurs pouvant être en interaction. L'étude de la régénération d'une espèce et l'identification des facteurs potentiellement limitants reste donc compliquée, car son installation passe par le franchissement de plusieurs étapes successives pouvant chacune engendrer des échecs. Il est donc important d'étudier chaque processus car les sites favorables pour la survie des graines, puis l'émergence, puis la survie, peuvent être différents d'une étape à l'autre.

Dans notre contexte, la quantité de graines atteignant le sol ne semble pas être limitante. Les étapes suivantes semblent les plus problématiques et peuvent aboutir à des densités de plantules extrêmement faibles, avec la germination de 4 à 18 % seulement des graines issues de la pluie de graines et une mortalité des plantules pouvant atteindre 90 % le premier été.

La germination des graines, qui semble être une étape cruciale dans nos forêts, est fortement liée à l'humidité du sol et est influencée par l'hétérogénéité du microrelief. La cause majeure et récurrente de mortalité des plantules est la sécheresse estivale, bien que l'impact des herbivores soit également conséquent selon les années et les saisons. L'étude des interactions entre les plantules de pin et le sous-bois d'arbousier a permis de montrer les subtilités de ces interactions, qui sont à la fois directes et indirectes, positives et négatives. Il y a ainsi de la facilitation directe, via un effet de l'arbousier sur le microclimat qui améliore la survie des jeunes pins de façon transitoire en début d'été, mais également de la compétition lorsque la sécheresse perdure en fin d'été entraînant une augmentation de la mortalité des plantules. L'arbousier joue également un rôle indirect sur la survie des plantules en influençant la prédation par les herbivores, avec un effet protecteur contre les ongulés ou au contraire un effet attracteur vis-à-vis des rongeurs.

## Deux facteurs responsables des échecs répétés

Concernant plus précisément la zone centrale de la forêt dunaire, où se concentrent les échecs de régénération, il n'est pas évident de mettre en avant un facteur prépondérant qui expliquerait lesdits échecs. Nos résultats indiquent au contraire que l'explication réside dans la conjonction de deux facteurs : une survie plus faible des plantules liée à la sécheresse estivale, et un taux d'abrutissement plus élevé.

La germination et la survie sont toutes deux améliorées par la coupe d'ensemencement uniquement sur les deux sites de la zone centrale, suggérant qu'un facteur local puisse être en jeu. La disponibilité en eau et la sécheresse étant les deux éléments principaux fortement impliqués respectivement dans la germination et la survie, cela suggère que ce facteur local impliqué dans les échecs de régénération pourrait être d'ordre climatique. Dans le contexte actuel de changement climatique, avec des sécheresses à venir de plus en plus fréquentes et intenses, ce résultat est important et confirme le besoin d'adapter les pratiques sylvicoles dans ce contexte global afin d'éviter une augmentation des échecs de régénération.

Le second paramètre qui discrimine la zone centrale du reste des forêts dunaires est le taux d'abroussissement, supérieur pour la zone en échec. Cette différence pourrait être due au fait que les forêts concernées sont incluses dans l'enceinte clôturée d'un vaste camp militaire où l'exercice de la chasse, aussi normal soit-il, reste subordonné aux priorités militaires (calendrier contraint, notamment).

## Implications pour la gestion forestière

Les deux pratiques sylvicoles évaluées (coupe d'ensemencement et semis de sécurité) ont eu un effet significatif en améliorant la régénération dans tous les peuplements. Cependant, les effets sur chacune des étapes (germination des graines, survie des plantules) ont montré des différences entre sites, suggérant l'importance des facteurs locaux sur l'ensemble de la réussite du processus de régénération.

La coupe rase n'a permis d'atteindre (à peine) le seuil de régénération satisfaisante que sur un seul site, les 4 autres ayant une densité de plantules largement insuffisante. On peut donc considérer que ce mode habituel de régénération devrait être évité, et ce même avec l'ajout d'un semis de sécurité, car il n'a qu'un effet temporaire. Ainsi, si la coupe rase suit une mauvaise année de production de semences, ou si la saison de végétation après la coupe rase est très sèche, la régénération ne sera pas suffisante ce qui conduira la parcelle à une impasse sylvicole. En revanche, la coupe d'ensemencement a eu un fort impact positif sur tous les sites dès la première année par création d'un microclimat plus favorable sous la canopée des arbres, et plus encore dans les années suivantes via l'apport supplémentaire de graines. Cette méthode devrait donc être privilégiée sur l'ensemble des forêts dunaires, en veillant au maintien d'un couvert forestier suffisant pour favoriser la régénération (Guignabert *et al.*, 2020a). Un semis de sécurité pourrait y être ajouté pour maximiser les chances de succès, mais prioritairement dans les zones où la régénération naturelle est faible.

À partir de nos observations sur les mécanismes écologiques et les interactions pin-arbousier-herbivores, nous pouvons également recommander deux actions complémentaires pour sécuriser cette régénération naturelle : i) contrôler la végétation spontanée au moment de l'exploitation, puis une nouvelle fois deux à trois ans après la coupe par dégagement manuel (pour ne pas détruire les semis déjà présents) afin de favoriser la croissance des plantules de pin ; ii) augmenter les plans de chasse (et s'assurer de leur exécution effective) au sein de la zone en échec afin de restaurer un équilibre forêt/ongulés compatible avec le renouvellement des peuplements.

## Remerciements

Ces travaux ont en partie été réalisés dans le cadre de la thèse d'Arthur Guignabert financée par la région Nouvelle-Aquitaine et Bordeaux Sciences Agro. Les auteurs remercient vivement Didier Canteloup pour son engagement et sans qui ce projet n'aurait pas été possible : Didier a été l'initiateur de ce projet en identifiant cette problématique locale et en rassemblant tous les partenaires afin d'étudier cette question majeure pour les forêts régionales. Les auteurs remercient également l'ensemble des agents ONF travaillant au sein des unités territoriales de nos sites d'étude (Biscarrosse, Lège-Cap-Ferret, Lacanau, Sainte-Eulalie-en-Born, Saint-Julien-en-Born) pour leur aide précieuse lors des mesures sur le terrain. Les auteurs remercient enfin tous ceux qui se sont impliqués au sein de ce projet : merci à Mark Bakker, Céline Birolleau, Christophe Chipeaux, Nathalie Gallegos, Céline Gire, Cathy Lambrot, Sylvie Niollet et Loïc Prud'Homme.

## Références

- Agerer R., 2001. Exploration types of ectomycorrhizae. *Mycorrhiza* vol. 11(2), pp. 107–114. <https://doi.org/10.1007/s005720100108>
- Calama R., Manso R., Lucas-Borja M.E., Espelta J.M., Piqué M., Bravo F., Del Peso C., Pardos M., 2017. Natural regeneration in Iberian pines: A review of dynamic processes and proposals for management. *Forest Systems* vol. 26(2), 20 p. <https://doi.org/10.5424/fs/2017262-11255>
- Carrilho M., Teixeira D., Santos-Reis M., Rosalino L.M., 2017. Small mammal abundance in Mediterranean Eucalyptus plantations: how shrub cover can really make a difference. *Forest Ecology and Management* vol. 391, pp. 256–263. <https://doi.org/10.1016/j.foreco.2017.01.032>
- Díaz-Sierra R., Verwijmeren M., Rietkerk M., de Dios V.R., Baudena M., 2017. A new family of standardized and symmetric indices for measuring the intensity and importance of plant neighbour effects. *Methods in Ecology and Evolution* vol. 8, pp. 580–591. <https://doi.org/10.1111/2041-210X.12706>
- Guignabert A., Augusto L., Delerue F., Maugard F., Gire C., Magnin C., Niollet S., Gonzalez M., 2020a. Combining partial cutting and direct seeding to overcome regeneration failures in dune forests. *Forest Ecology and Management* vol. 476, 118466. <https://doi.org/10.1016/j.foreco.2020.118466>
- Guignabert A., Augusto L., Gonzalez M., Chipeaux C., Delerue F., 2020b. Complex biotic interactions mediated by shrubs: Revisiting the stress-gradient hypothesis and consequences for tree seedling survival. *Journal of Applied Ecology* vol. 57(7), pp. 1341–1350. <https://doi.org/10.1111/1365-2664.13641>
- Guignabert A., Delerue F., Gonzalez M., Augusto L., Bakker M., 2018. Effects of Management Practices and Topography on Ectomycorrhizal Fungi of Maritime Pine during Seedling Recruitment. *Forests* vol. 9(5), 245. <https://doi.org/10.3390/f9050245>
- Padilla F.M., Pugnaire F.I., 2006. The role of nurse plants in restoration of degraded environments. *Frontiers in Ecology and the Environment* vol. 4(4), pp. 196–202. [https://doi.org/10.1890/1540-9295\(2006\)004](https://doi.org/10.1890/1540-9295(2006)004)
- Sardin T., 2009. Guide des sylvicultures Forêts littorales atlantiques dunaires. Office National des Forêts, Paris.