

## Projet régional ECODUNE : « Ecologie de l'installation du pin maritime dans les forêts dunaires d'Aquitaine »



Crédit photo : D. Canteloup

## Rapport scientifique

Partenariat : UMR ISPA- INRA-BORDEAUX SCIENCES AGRO, UMR  
BIOGECO, UMR EPOC  
Office National des Forêts, Direction Territoriale Sud-Ouest

# Introduction

a) Objectifs du projet :

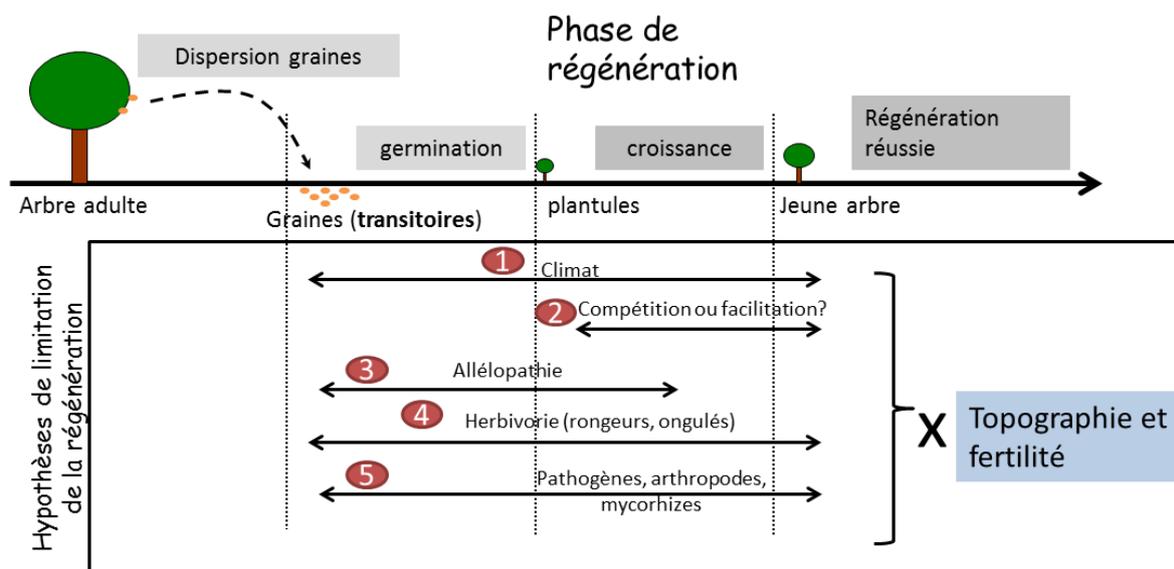
**L'objectif général du projet est d'identifier les processus écologiques responsables des échecs d'installation dans certaines forêts du cordon dunaire aquitain.**

Cet objectif général pourra être atteint par la réalisation de **3 objectifs secondaires** :

- 1) quantifier le succès de l'installation par semis à l'échelle régionale.
- 2) étudier les différents processus susceptibles d'entraîner l'échec d'installation et qui interviennent à différentes étapes du renouvellement des peuplements.
- 3) approfondir la compréhension des processus qui pourraient être importants.

b) Intérêt par rapport à l'état actuel des connaissances

La connaissance régionale du renouvellement des peuplements de pins maritimes par voie germinative est peu avancée. Mais plusieurs hypothèses peuvent être proposées (**Figure 1**) à partir des quelques études déjà menées dans la région, des observations des acteurs de terrain et de la littérature internationale.



**Figure 1** : La phase d'installation du pin maritime, et les différentes hypothèses qui pourraient expliquer son échec.

L'installation des semis de pin maritime se fait grâce aux graines dispersées durant l'été. Ces graines ont un caractère transitoire. Les études s'accordent toutes pour montrer la forte variabilité interannuelle du recrutement du pin maritime. Les conditions climatiques plus ou moins favorables d'une année sur l'autre sont partiellement responsables de cette variabilité et peuvent entraîner des fortes mortalités des jeunes plants. **La réussite de l'installation peut donc apparaître comme le résultat croisé (1) de la dispersion des graines une année donnée, puis (2) des conditions climatiques l'année suivante qui vont impacter la germination au printemps et la survie des plantules en cas d'épisodes secs (hypothèse 1, Figure 1).**

Pendant les périodes sèches, la végétation voisine peut réduire le stress hydrique en réduisant le rayonnement solaire, et permettre une meilleure survie des jeunes pins face à la sécheresse. Cependant, lorsque cette végétation est abondante, elle peut aussi entraîner la mort des jeunes pins, par exemple via des processus de compétition. **La végétation voisine des plantules de pins pourrait donc avoir des effets contrastés sur le développement des jeunes pins (hypothèse 2, Figure 1).**

De plus, la végétation du sous-bois de la dune littorale est composée de plusieurs espèces capables d'induire des interactions négatives particulières par la synthèse de composés chimiques toxiques (i.e. allélopathie) comme l'arbousier. **Des processus allélopathiques contraignent donc peut-être l'installation par semis du pin maritime en dune, en particulier pour les stades germinatifs et jeunes stades de développement des plantules de pins (hypothèse 3, Figure 1).** Notons que cette hypothèse n'a finalement pas été testée, faute de moyens dans le laboratoire impliqué (Université de Bordeaux).

D'autres types d'interactions sont connus pour affecter l'installation de plants par semis en général et celle du pin maritime en particulier. **Par exemple une forte présence locale d'herbivores mammifères pourrait augmenter la probabilité d'occurrence des échecs de recrutement des jeunes pins (hypothèse 4, Figure 1).**

Les forêts sont vulnérables aux ravageurs et pathogènes. **Dans les forêts dunaires, la présence de l'armillaire ou d'arthropodes comme l'hylobe du pin ou le hanneton foulon pourrait impacter les phases de renouvellement des peuplements de pins. Enfin les associations symbiotiques avec des champignons mycorhiziens sont importantes pour la nutrition des jeunes pins mais varient d'une population à l'autre selon les contextes.** Peu d'informations quantitatives dans la région permettent d'estimer l'importance locale des ravageurs, pathogènes ou mycorhizes. Pourtant, ces interactions pourraient contribuer à la singularité des difficultés chroniques d'installation des plantules des forêts de Saint-Eulalie et de Biscarosse. **Elles sont rassemblées dans une cinquième hypothèse (Figure 1).**

En somme, les processus qui peuvent entraîner l'échec de l'installation par semis dans certaines forêts dunaires sont nombreux et interviennent à différentes étapes de cette phase critique d'une rotation forestière. Pour répondre à l'objectif du projet, une approche multidisciplinaire sera donc nécessaire, basé sur la complémentarité de plusieurs dispositifs expérimentaux.

## Matériel & Méthodes

La méthode suivie est articulée sur 2 piliers expérimentaux correspondant chacun à un des 3 objectifs secondaires présentés plus haut :

1. D'abord un **réseau de 5 sites** suivis pendant 2 ans, disposés le long de la dune littorale aquitaine, permettra de quantifier la performance de l'installation par semis à l'échelle régionale, pour mieux évaluer le potentiel général de cette technique, et mieux caractériser les disparités locales. Deux sites seront localisés au niveau des zones problématiques identifiées par l'ONF. Ces 5 sites ont été mis en phase de renouvellement selon les itinéraires techniques de l'ONF (coupe rase suivi d'un semis de graines de sécurité). Au niveau de chacun des 5 sites, le maintien d'arbres semenciers sur la moitié de la surface du lot a aussi été testé. Il a été donc possible de tester un itinéraire alternatif. **Cet itinéraire alternatif répond en particulier à l'hypothèse 1 (Figure 1) concernant l'impact des conditions climatiques sur l'installation de plantules de pins.** En effet cet itinéraire permettra : 1) d'assurer la dispersion de graines et la possibilité de l'apparition de nouvelles plantules pendant plusieurs années afin de limiter l'impact d'une année climatiquement défavorable et 2) de diminuer le stress hydrique en cas de période sèche par le maintien d'un ombrage sur le site via les semenciers.

2. Afin d'étudier l'effet des différents processus susceptibles d'entraîner l'échec de l'installation, un des deux **sites problématiques sera suivi de manière intensive** et des traitements expérimentaux y seront mis en place. En particulier, l'exclusion des herbivores sera pratiquée pour tester les hypothèses présentées précédemment pour expliquer la variabilité des résultats en terme de recrutement d'arbres vigoureux (**hypothèse 2 : interactions avec le reste de la végétation et hypothèse 4 : rôle des herbivores**, voir Figure 1).

De plus, plusieurs campagnes d'observations s'attacheront en début de projet à détecter la présence de pathogènes, d'arthropodes ou de champignons mycorrhiziens qui pourraient expliquer l'échec ou la réussite des jeunes pins (hypothèse 5, Figure 1). Ces campagnes d'observations pourront être menées au niveau du réseau des 5 sites suivis présenté plus haut, ce qui pourrait permettre d'identifier des différences particulières entre les zones géographiques (réussites *versus* échecs). Ces observations pourront éventuellement déboucher sur la mise en place d'une seconde expérimentation en milieu contrôlé qui permettra de vérifier l'importance de ces organismes pour l'installation de jeunes arbres.

### Etude des ectomycorrhizes

Les cinq sites dédiés à l'évaluation de la performance de la régénération naturelle à l'échelle régionale, ont été utilisés comme base pour l'étude concernant les ectomycorrhizes 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'ectomycorrhizes, nous avons utilisé comme témoin la parcelle forestière jouxtant chacun de nos sites. 90 plantules ont été prélevées sur chacun des sites (30 en forêt, 30 en coupe d'ensemencement et 30 en coupe rase). L'observation des ectomycorrhizes, des mesures de morphologie aérienne et racinaire ainsi que de concentration en nutriments dans les aiguilles ont été effectuées sur les plantules.

### Synthèse du dispositif méthodologique global et des questions adressées :



Échelle	Intra régionale	Locale
<b>Dispositif de site</b>	5 sites d'observation, Gradient Nord -> Sud	1 site expérimental instrumenté
<b>Objectifs</b>	Observer la variabilité régionale	Manipuler expérimentalement des facteurs susceptibles d'influencer la régénération
<b>Processus biologiques</b>	Pluie de graines Banque de graines Germination Survie	Germination Croissance Survie
<b>Facteurs testés</b>	Type de coupe (rase/ensemencement) Pratique du semis de sécurité	Topographie Herbivorie Interactions pin-arbousier Climat

### Correspondance code site/nom du site :

- S1+ : Forêt domaniale de Lacanau
- S2+ : Forêt domaniale de Lège
- S3 - : Forêt domaniale de Biscarosse
- S4 - : Forêt domaniale de Ste-Eulalie
- S5+ : Forêt domaniale de St-Julien

**NB :** les sites en échec sont indiqués par un signe – dans leur code, et les sites pour lesquels la régénération naturelle est assurée sont notés +.

## Principaux résultats

### 1. Succès de l'installation par semis à l'échelle régionale (*réseau des 5 Sites*)

#### *Etude de l'effet de la coupe d'ensemencement et du semis de sécurité*

La modalité de coupe a un effet significatif chaque année sur le nombre de germinations, avec un nombre plus élevé en coupe d'ensemencement qu'en coupe rase. L'ajout d'un semis de sécurité a un impact positif sur le nombre de germinations uniquement en 2015. L'interaction entre le semis et le type de coupe n'est pas significative. L'effet du site est fortement significatif, tout comme les interactions entre le site et la modalité de coupe ou le site et le type de semis, montrant un impact important des conditions propres à chaque site sur la germination.

Trois ans après la mise en régénération, la densité de semis est significativement supérieure sur les sites S2+ et S5+, confirmant les différences de régénération selon les zones concernées. La coupe a un effet très significatif sur l'ensemble des sites alors que le semis a un effet significatif sur deux sites (S2+ et S3-), et marginal sur le site S5+.

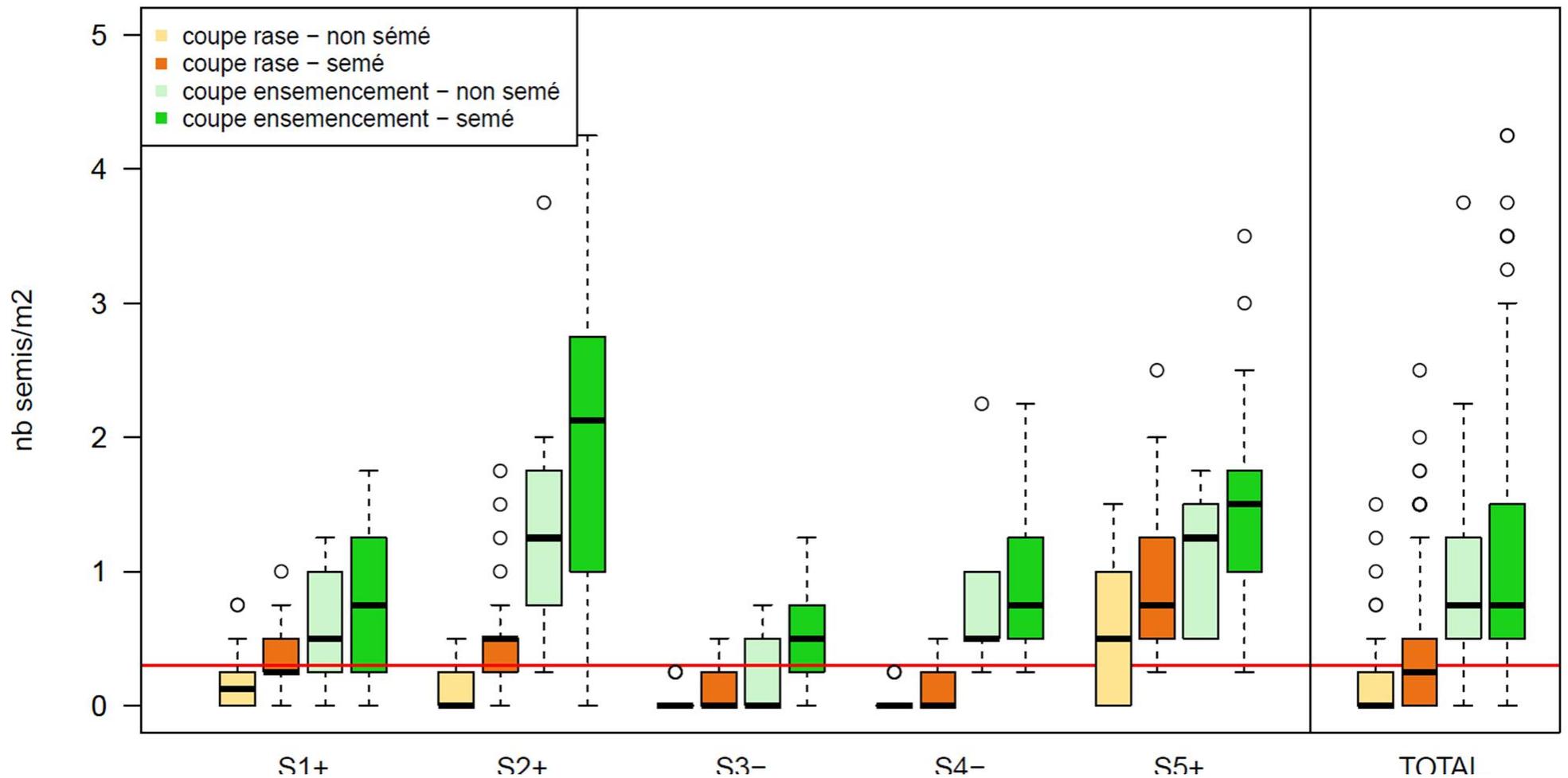
Le site S5+ a une régénération très satisfaisante, les 4 combinaisons de traitements ayant permis d'obtenir une densité de pins suffisante. Sur les 4 autres sites on observe que la pratique d'une coupe rase sans ajout de graines ne permet dans aucun des cas d'obtenir le nombre de semis nécessaire pour régénérer une parcelle. L'ajout d'un semis de sécurité permet de dépasser le seuil pour le site S2+, partiellement pour S1+ mais reste insuffisant pour les deux sites en zone d'échec, S3- et S4- (**Figure 2**).

Sur l'ensemble des sites, on peut voir qu'au bout de trois ans, l'effet positif de la coupe d'ensemencement est supérieur à l'effet positif du semis, qui s'observe la première année uniquement. On peut également noter que, au sein de chaque site, l'effet de la coupe d'ensemencement sans semis, à travers l'apport de graines chaque année, permet d'égaliser ou de dépasser l'effet positif de l'apport du semis la première année.

Ainsi, à l'aide de la maîtrise de ces deux pratiques, la régénération peut être acquise sur l'ensemble des sites étudiés. On notera également que ces deux pratiques ont des effets indépendants (i.e. l'effet du semis ne varie pas selon le type de coupe). La coupe d'ensemencement, à travers son apport en graines et la modulation du micro climat sous son couvert, joue un rôle important sur plusieurs années, alors que le semis a un effet uniquement la première année. La coupe d'ensemencement a également un impact positif sur la germination et la survie au sein des deux sites en échecs. Ainsi, pratiquer une coupe d'ensemencement semble être la pratique la mieux adaptée pour une régénération réussie pour l'ensemble de la forêt dunaire et notamment pour les zones à forts échecs. Un ajout de semis pourrait également être envisagé en cas de potentiels échecs en coupe d'ensemencement. Celui-ci pourrait être réalisé 2 à 3 ans après la coupe d'ensemencement, si un échec semble en cours, permettant ainsi de compter prioritairement sur l'apport en graines des semenciers et donc de réduire les coûts liés à ce semis additionnel.

#### **Synthèse :**

Les deux pratiques sylvicoles évaluées (coupe d'ensemencement et ajout d'un semis de graines) ont un effet significatif en favorisant la régénération dans tous les peuplements. Cependant, les effets sur chacune des étapes (germination des graines, survie des plantules) montrent des différences entre sites, suggérant l'importance des facteurs locaux sur l'ensemble de la réussite du processus de régénération (Rodríguez-García et al., 2010). Ces deux pratiques ont deux axes d'influence sur le cycle de régénération : la quantité de graines disponibles pour la germination, à l'aide des semenciers et/ou le semis de sécurité, jouant donc un rôle sur la pluie de graines et la germination ; et la modification de l'habitat et du microclimat à travers la canopée des semenciers, ayant un rôle sur la germination et la survie.



**Figure 2:** Densité finale de semis 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> pour une régénération réussie (=3000 semis / ha ; (Sardin, 2009)). La significativité des deux facteurs étudiés est montrée dans le tableau 4. Les + et - suivant le numéro du site correspondent aux secteurs respectivement en réussite ou en échec.

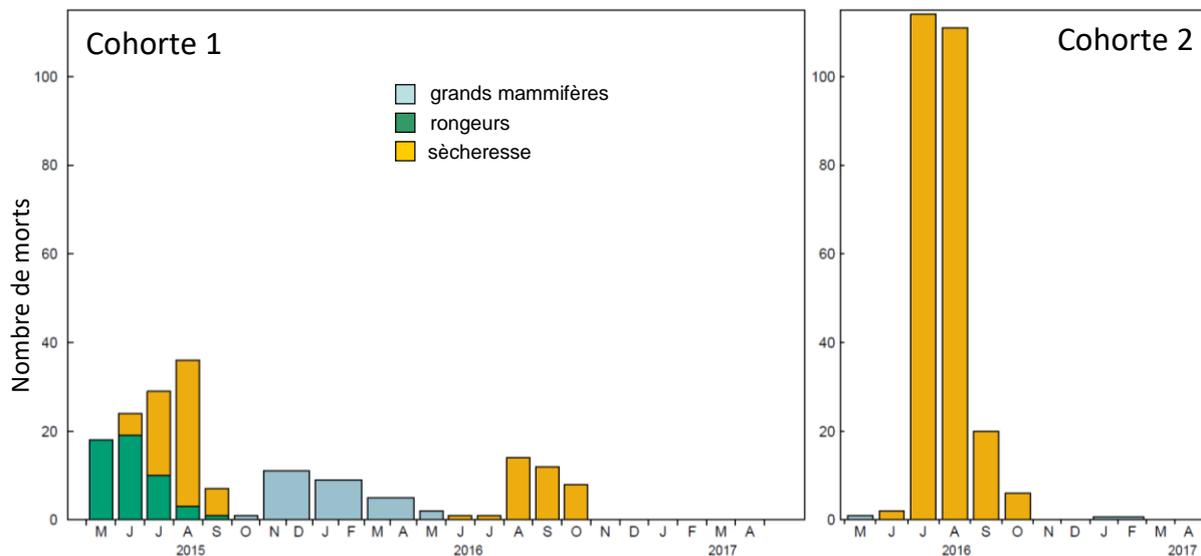
### Etude des communautés ectomycorhiziennes

L'ensemble des résultats sont présentés dans la publication Guignabert et al. (*Effects of management practices and topography on ectomycorrhizal fungi of maritime pine during seedling recruitment*. Forests, 9(5), 245. 2018). La synthèse des résultats est la suivante :

La colonisation des racines par les champignons mycorhiziens était semblable dans tous les traitements de récolte, suggérant qu'il restait suffisamment d'inoculum en vie après la coupe. Les effets induits par la récolte, modifiant les propriétés du sol et la disponibilité de la lumière, ont eu un impact sur la composition de la communauté mycorhizienne et la croissance des plantules. Les types d'exploration par contact, à courte distance et à grande distance ont amélioré l'état nutritionnel des plantules (Ca, K et N), montrant que la mycorhization pourrait jouer un rôle important dans la vitalité des plantules. Cependant, ni la colonisation des racines des plantules de pin par la communauté mycorhizienne, ni les types d'exploration ne peuvent être reliés à des échecs de régénération du pin maritime dans les sites étudiés.

## 2. Etude de l'effet des différents processus susceptibles d'entraîner l'échec de la régénération (Site 'lourd' instrumenté)

La sécheresse estivale a été la principale cause de mortalité dans notre système pour les deux années étudiées (**Figure 3**) avec respectivement 44,1% et 98,9% des semis morts en été 2015 et 2016, comme souligné dans de précédentes études sur les plants de pin maritime pour des forêts méditerranéennes.



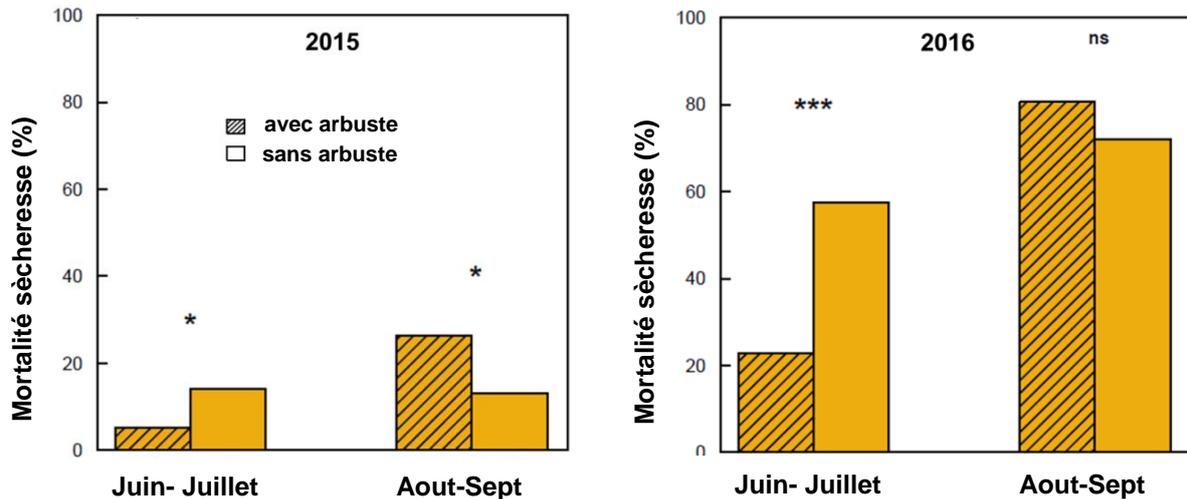
**Figure 3.** Nombre de plantules de pins plantés morts par mois pour les deux années de plantations (cohorte 1 : pins plantés en 2015 et suivis sur 2 ans ; cohorte 2 : pins plantés en 2016 et suivis sur 1 an).

Nous avons noté également deux périodes (fin printemps/été et automne), pour lesquelles des mortalités liées à l'herbivorie ont été détectées (**Figure 3**), avec une période pour laquelle il s'agit de prédation par les rongeurs (été) et une prédation par les grands mammifères pour l'automne.

### Effet des arbustes sur la survie des plantules de pin

Dans ce type d'environnement difficile où la sécheresse contraint l'établissement des plantules d'arbres, nous nous attendions à ce que la présence d'un couvert arbustif ait un impact positif sur la survie des plantules.

Dans notre étude, cet effet facilitateur est mieux perçu lorsque nous divisons l'été en deux périodes. Nous avons constaté que la présence d'arbustes facilitait la survie des pins au début de la période estivale (**Figure 4**, période Juin-juillet).

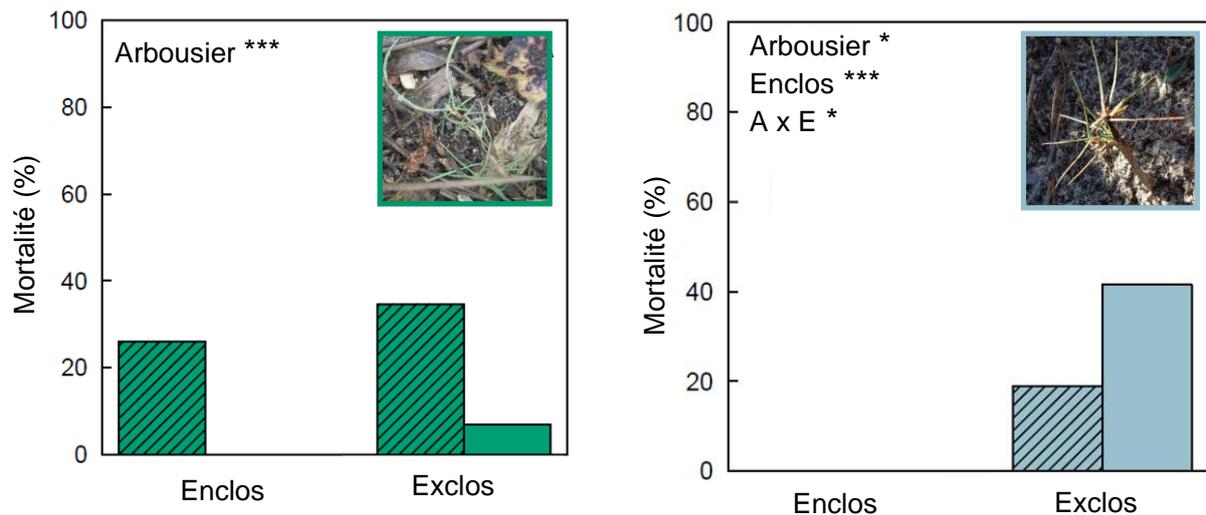


**Figure 4.** Pourcentage de mortalité liée à la sécheresse des plantules de pins plantés avec ou sans arbusier en début ou en fin d'été pour les deux années étudiées. Les étoiles au-dessus des barres indiquent le degré de significativité des différences entre traitement (avec \*\*\* :  $p < 0.001$  ; \*  $< 0.05$  ; ns : non significatif)

On peut noter que l'effet de facilitation était plus intense en 2016 (sécheresse plus forte) qu'en 2015, et que l'importance de la facilitation en présence de stress abiotique était croissante, comme dans les études précédentes. Inversement, cette relation a tendance à s'inverser ou à disparaître vers la deuxième partie de l'été (Août-septembre). Cela confirme que l'orientation des interactions entre plantes peut changer au cours d'une même saison en fonction de l'évolution de l'intensité du stress.

La présence d'arbustes a également exercé de puissants effets indirects sur la survie des plantules, qui sont liés aux types d'herbivores impliqués et à la saison de l'année (**Figure 3**).

En examinant l'impact des rongeurs sur la survie du pin, nous avons constaté un fort effet négatif de l'arbusier sur le nombre de plantules morts liés à une attaque de rongeurs (susceptibilité associative) (**Figure 5.a**). Ces résultats sont en accord avec plusieurs études sur l'établissement de plantules d'arbres, où les dommages causés par les rongeurs sont plus importants sous le couvert arbustif. Le pourcentage de couverture d'arbustes a été présenté comme le principal facteur déterminant de l'abondance des petits mammifères, offrant un abri contre les prédateurs et un accès aux ressources alimentaires.



**Figure 5.** a) Pourcentage de mortalité due aux rongeurs des plantules de pins plantés avec (barres hachurées) ou sans arbousiers (barres pleines) dans les enclos et dans les exclos. En haut à gauche de chaque graphique sont indiqués les facteurs dont l'effet est significatif sur la mortalité (avec \* :  $p < 0.05$  ; \*\*\* :  $p < 0.001$ ). b) même chose pour les grands mammifères.

Inversement, les semis broutés par les grands mammifères ont été principalement observés dans les zones sans arbustes (**Figure 5b**) en automne-hiver, montrant une facilitation indirecte par les arbustes. Ce phénomène a été démontré à maintes reprises, lorsque les plantules sont associées à des arbustes épineux, peu appétant ou denses. Comme l'arbousier est une espèce sans épines et plutôt agréable au goût, ce mécanisme de facilitation observé dans notre étude est probablement dû à la dissimulation du plantule de pins par le couvert d'arbustes, où les plantules sont plus difficiles à détecter par les herbivores.

#### Synthèse :

L'étude des interactions s'établissant entre les plantules de pins et le sous-bois d'arbousier a permis de montrer les subtilités de ces interactions plantes-plantes qui sont à la fois directes et indirectes. Ce couple d'espèces est impliqué dans plusieurs types d'interactions : 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, puis plus tard en fin d'été une compétition hydrique qui devient trop importante entre les deux plantes et entraîne au contraire une augmentation de la mortalité des plantules en fin d'été. L'arbousier joue également un rôle indirect sur la survie des plantules de pins via son effet sur l'herbivorie exercée sur les plantules avec tantôt un effet attracteur sur les rongeurs (susceptibilité par association) ou au contraire un effet de dissimulation pour les grands mammifères (résistance par association). Des données complémentaires concernant la croissance des plantules de pin montrent également l'effet concurrentiel de la présence d'arbustes sur les plantules.

## Conclusions

Le projet ECODUNE a permis de faire **avancer l'état des connaissances sur la régénération naturelle du pin maritime en forêt dunaire dans la région aquitaine et d'identifier des processus écologiques responsables des échecs observés dans certaines forêts** (objectif général). Ce projet a permis de confirmer la disparité intra-régionale de la réussite de cette régénération naturelle, et de confirmer les zones préalablement pointées comme étant en échec (sous-objectif 1). L'effet de plusieurs processus identifiés comme pouvant entraîner l'échec de l'installation a été étudié plus finement (sous-objectif 2) : en particulier les interactions de compétition et de facilitation entre le sous-bois d'arbousier et les plantules de pins en condition de stress hydrique, mais également la protection des pins contre les grands herbivores par ce sous-bois ou au contraire son effet attracteur pour les rongeurs.

Les principaux résultats tirés de ce projet, et en particulier des travaux réalisés dans le cadre de la thèse d'Arthur Guignabert, confirment que la régénération naturelle est un processus complexe, influencé par de nombreux facteurs environnementaux et d'autres liés à la gestion, pouvant être eux-mêmes en interaction.

Concernant notre première hypothèse, la **quantité de graines** atteignant le sol ne semble pas être limitante. La germination des graines est fortement liée à l'humidité du sol, et est influencée par l'hétérogénéité de la microtopographie. La **sécheresse estivale**, cause majeure de mortalité des plantules, peut-être modulée par le maintien d'arbres semenciers.

Concernant nos deuxième et quatrième hypothèses, les interactions biotiques directes et indirectes avec la **végétation du sous-bois** impactent fortement la survie des plantules, mais varient grandement en direction et en intensité selon les saisons et les années.

Concernant notre cinquième hypothèse, les associations symbiotiques avec des **champignons ectomycorhiziens** jouent bien un rôle positif sur la nutrition des jeunes pins et varient selon les contextes.

Enfin concernant **l'objectif appliqué de proposition de nouveaux itinéraires de gestion sécurisés durant le tout début des rotations de pins en milieu dunaire**, bien que nos résultats permettent de mieux comprendre les mécanismes impliqués dans le cycle de régénération du pin maritime, il apparaît **difficile de mettre en avant un seul facteur** expliquant les échecs de régénération sur certains secteurs. Nous recommandons donc plusieurs actions complémentaires permettant de sécuriser cette régénération naturelle : 1) le maintien d'arbres semenciers pendant quelques années permet d'obtenir une régénération réussie sur l'ensemble des forêts dunaires, grâce à l'apport pluriannuel de graines mais aussi à travers les modifications du microclimat sous leur canopée ; 2) le contrôle de la végétation spontanée permettrait de réduire la compétition avec les plantules de pin ; 3) l'augmentation des plans de chasse afin de réduire la pression des herbivores sur les plantules, doit aussi être envisagé dans les secteurs où les échecs de régénération sont fréquents.