
Etude de la capacité de résilience et de tolérance des arbres têtards fourragers au pâturage estival par des bovins.

Auteur : Davaine, Claude

Promoteur(s) : Bindelle, Jérôme; 19400

Faculté : Gembloux Agro-Bio Tech (GxABT)

Diplôme : Master en bioingénieur : sciences agronomiques, à finalité spécialisée

Année académique : 2022-2023

URI/URL : <http://hdl.handle.net/2268.2/16656>

Avertissement à l'attention des usagers :

Tous les documents placés en accès ouvert sur le site le site MatheO sont protégés par le droit d'auteur. Conformément aux principes énoncés par la "Budapest Open Access Initiative"(BOAI, 2002), l'utilisateur du site peut lire, télécharger, copier, transmettre, imprimer, chercher ou faire un lien vers le texte intégral de ces documents, les disséquer pour les indexer, s'en servir de données pour un logiciel, ou s'en servir à toute autre fin légale (ou prévue par la réglementation relative au droit d'auteur). Toute utilisation du document à des fins commerciales est strictement interdite.

Par ailleurs, l'utilisateur s'engage à respecter les droits moraux de l'auteur, principalement le droit à l'intégrité de l'oeuvre et le droit de paternité et ce dans toute utilisation que l'utilisateur entreprend. Ainsi, à titre d'exemple, lorsqu'il reproduira un document par extrait ou dans son intégralité, l'utilisateur citera de manière complète les sources telles que mentionnées ci-dessus. Toute utilisation non explicitement autorisée ci-avant (telle que par exemple, la modification du document ou son résumé) nécessite l'autorisation préalable et expresse des auteurs ou de leurs ayants droit.

**ETUDE DE LA CAPACITE DE RESILIENCE ET
DE TOLERANCE DES ARBRES TETARDS
FOURRAGERS AU PATURAGE ESTIVAL PAR
DES BOVINS**

CLAUDE DAVAINÉ

**TRAVAIL DE FIN D'ETUDES PRESENTE EN VUE DE L'OBTENTION DU DIPLOME DE MASTER
BIOINGENIEUR EN SCIENCES AGRONOMIQUES**

ANNEE ACADEMIQUE 2022-2023

CO-PROMOTEURS : JEROME BINDELLE – GEOFFREY MESBAHI

Toute reproduction du présent document, par quelque procédé que ce soit, ne peut être réalisée qu'avec l'autorisation de l'auteur et de l'autorité académique¹ de Gembloux Agro-Bio Tech.

Le présent document n'engage que son auteur.

¹ Dans ce cas, l'autorité académique est représentée par le(s) promoteur(s) membre du personnel(s) enseignant de GxABT.

**ETUDE DE LA CAPACITE DE RESILIENCE ET
DE TOLERANCE DES ARBRES TETARDS
FOURRAGERS AU PATURAGE ESTIVAL PAR
DES BOVINS**

CLAUDE DAVAINÉ

**TRAVAIL DE FIN D'ETUDES PRESENTE EN VUE DE L'OBTENTION DU DIPLOME DE MASTER
BIOINGENIEUR EN SCIENCES AGRONOMIQUES**

ANNEE ACADEMIQUE 2022-2023

CO-PROMOTEURS : JEROME BINDELLE – GEOFFREY MESBAHI

Encadrement du travail de fin d'étude

Ce travail de fin d'études a été réalisé au sein de l'unité FERLUS (Unité Expérimentale Fourrages, Ruminants, Environnement de Lusignan) du centre INRAE (Institut National de Recherche pour l'Agriculture, l'Alimentation et l'Environnement) dont les bureaux sont situés à Lusignan (département de la Vienne, France). Il s'inscrit dans le projet de recherche OasYs (produire du lait biOclimAtique en expérimentation SYStème) dirigé par Madame S. Novak et financé par la Fondation de France, Interreg Atlantic Area et les services publics.



Remerciements

Je tiens à remercier tout d'abord mon promoteur, le Professeur Jérôme Bindelle, pour m'avoir offert la formidable opportunité de réaliser mon mémoire dans le domaine de l'agroforesterie, ainsi que pour ses précieux conseils durant la réalisation de ce travail. Je remercie également mon second promoteur, Geoffrey Mesbahi, pour ses conseils toujours avisés, ses connaissances, sa bienveillance, son soutien malgré la distance, ainsi que pour son calme et son humour à toute épreuve.

Merci également à Sandra Novak pour son enthousiasme communicatif, sa présence au quotidien malgré son emploi du temps chargé et pour nos échanges vifs et spontanés autour de la pérennité de nos petits arbres fourragers. Merci à toute l'unité des Verrines pour leur accueil chaleureux. Un merci particulier à Edo Tedesco, dont le savoir et les multiples bouquins de statistiques ont permis d'éclaircir plus d'une fois mon cerveau embrumé par R.

Merci à M. Moulia, Mme Lang et M. Pinon pour le temps qu'ils m'ont accordé, leur expertise ainsi que pour l'intérêt porté à mon travail.

Merci à ma collègue-stagiaire estivale, Hortense Brintet, pour ses traits d'esprits enflammés, ses anecdotes prenantes et son éternel sourire communicatif. Animatrice engagée de nos effeuillages et acrobate de la salle de traite, les expérimentations auraient été bien ternes sans toi.

Bien évidemment, je n'aurai pas pu terminer ce travail et ces années d'étude sans le soutien de mes incroyables amies : Justine, Emma, Margaux, Louise, Manon R., Marjane, Manon D. et Juliette. Vous m'avez offert une petite famille en Belgique. Toujours présentes dans les petits instants du quotidien, je vous remercie du fond du cœur de m'avoir accueillie là-haut, pour le partage de nos joies, de nos peines et de nos aventures ; qui je l'espère ne sont pas près de s'arrêter.

Enfin, un grand merci à ma famille. Je remercie mes parents de toujours croire en moi et d'avoir osé me laisser partir à plusieurs centaines de kilomètres, pour me permettre de me trouver. Un grand merci également à mes sœurs, Hélène et Cécile, pour avoir toujours cru en moi. And finally, a huge thank you to mijn Kiefer, for his unfailing support, his always accurate words, his presence in moments of doubt and joy and for all our future projects that make me dream every day.

Résumé

Depuis ces dix dernières années, les sécheresses estivales récurrentes dues au changement climatique limitent la disponibilité en herbe, impactant l'autonomie fourragère des exploitations. Face à ce constat, il devient primordial de réfléchir à de nouvelles pratiques d'alimentation pour le bétail.

L'utilisation d'arbres fourragers existe depuis le Néolithique. Cependant, à partir du 19^{ème} siècle, la scission entre la sylviculture et le pastoralisme ainsi que l'intensification de l'agriculture, ont provoqué un abandon progressif de cette pratique. Le projet OasYs, dirigé par S. Novak, est une expérimentation système qui tente de repenser un élevage laitier dans sa globalité dans un contexte de changement climatique. L'un des objectifs consiste à faire pâturer une prairie agroforestière en été, afin d'évaluer la capacité des arbres à produire une quantité et une qualité de fourrage suffisantes pour maintenir une production laitière pérenne et rentable. Le travail de recherche dont ce rapport fait l'objet s'insère dans ce projet, en s'intéressant à la résilience et à la tolérance des arbres fourragers au pâturage par des bovins.

Les arbres réalisent des stocks annuels d'hydrates de carbone (NSC) qui sont réalloués au maintien des processus biologiques de l'arbre dans les périodes de stress. À la suite d'une défoliation, l'arbre va puiser dans ces réserves carbonées pour synthétiser des nouveaux tissus. Cette croissance compensatoire est donc dépendante du stock en NSC, mais également de facteurs environnementaux comme la disponibilité en eau, en lumière et en nutriments ; ainsi que des capacités de l'arbre à tolérer un stress abiotique. Contrairement aux plantes herbacées prairiales, les mécanismes influençant la réponse de l'arbre à l'herbivorie sont encore peu connus.

Afin de participer à l'approfondissement des connaissances sur le sujet, ce travail de recherche s'intéresse à l'influence de l'intensité de pâturage et de l'espèce d'arbre sur la capacité de résilience et de tolérance de l'arbre fourrager, un an puis deux mois après un pâturage par des bovins. Quatre espèces ont été retenues : l'orme Lutèce (*Ulmus* 'Nanguen'), le frêne commun (*Fraxinus excelsior* L.), l'aulne de Corse (*Alnus cordata* (Loisel.)) et le mûrier blanc (*Morus alba* L.).

Les résultats obtenus démontrent une absence de résilience mais une tolérance des arbres fourragers au pâturage. La tolérance est corrélée négativement à l'augmentation de l'intensité de pâturage. Plusieurs hypothèses peuvent expliquer la diminution de la production de biomasse lors de l'accroissement de la pression de pâturage ; notamment l'appauvrissement du stock en NSC ou encore la diminution des capacités photosynthétiques de l'arbre. Enfin, l'espèce d'arbre influence également la capacité de tolérance au pâturage selon les conditions climatiques. Dans des conditions de sécheresse estivale, les espèces méditerranéennes, l'aulne de Corse et le mûrier blanc, sont mieux adaptées et plus tolérantes au pâturage.

Mots Clés : arbre fourrager - résilience - tolérance - sylvopastoralisme - *Alnus cordata* (Loisel.) - *Ulmus* 'Nanguen' - *Morus alba* L. - *Fraxinus excelsior* L.

Abstract

For the last ten years, recurrent summer droughts due to climate change have limited the availability of grass, affecting the forage autonomy of farmers. Therefore, it has become essential to consider new feeding practices for livestock.

The use of fodder trees has existed since Neolithic. However, from the 19th century, the dissociation between forestry and pastoralism, as well as the intensification of agriculture, have led to a gradual abandonment of this practice. The OasYs project, directed by S. Novak, is an experimental system rethinking dairy farming in a context of climate change. One of the objectives is the summer grazing of an agroforestry pasture, to evaluate the ability of the trees to produce enough quality fodder to maintain a sustainable milk production. The work presented in this report is part of this project, focusing on the resilience and tolerance of forage trees to grazing by cattle.

Trees store an annual amount of non-hydrolysable carbohydrates (NSC) which will be allocated to maintain the biological processes of the tree in stress periods. The synthesis of new tissue following defoliation uses a certain amount of this carbon reserves. The compensatory growth is therefore dependent on the NSC stock, but also on environmental factors such as the availability of water, light and nutrients, as well as on the ability of the tree species to tolerate abiotic stress. Unlike herbaceous grassland plants, little is known about the mechanisms influencing the response of trees to herbivory.

To alleviate this lack of knowledge, this work focuses on the influence of browsing intensity and tree species on the resilience and tolerance of the forage tree one year and two months after grazing by cattle. Four species were selected : Lutetia elm (*Ulmus* 'Nanguen'), common ash (*Fraxinus excelsior* L.), Corsican alder (*Alnus cordata* (Loisel.)) and white mulberry (*Morus alba* L.).

The results obtained show a lack of resilience but a tolerance of forage trees to grazing. Tolerance is negatively correlated with increasing grazing intensity. Several hypotheses can explain the decrease in biomass production when grazing pressure increases ; including the depletion of the NSC stock and the decrease in the photosynthetic capacities of the tree. Finally, tree species also influences grazing tolerance, depending on the climatic conditions. Under summer drought conditions, the Mediterranean species, Corsican alder, and white mulberry, are more adapted and more tolerant to grazing.

Key-words : forage tree - resilience - tolerance - silvopastoralism - *Ulmus* 'Nanguen' - *Morus alba* L. - *Fraxinus excelsior* L. - *Alnus cordata* (Loisel.)

Table des matières

Etat de l'art.....	1
1. Sylvopastoralisme	1
1.1 Conceptualisation.....	1
1.2 Historique.....	2
1.3 Bénéfices.....	3
1.3.1 Productivité de la pâture	3
1.3.2 Services biologiques et écologiques	4
1.3.3 Bien-être et production animale.....	4
1.3.4 Valeur alimentaire.....	4
1.3.5 Bénéfices économiques.....	4
2. L'arbre pâturé.....	5
2.1 Comportement alimentaire des ruminants d'élevage en Europe	5
2.2 Dommages causés à l'arbre.....	5
2.2.1 L'abroustissement	5
2.2.2 L'écorçage	6
2.2.3 Les déplacements.....	6
3. Réponse de l'arbre au pâturage	7
3.1 La tolérance.....	7
3.1.1 Mécanismes physiologiques de l'arbre en l'absence de stress.....	7
3.1.2 Mécanismes physiologiques de l'arbre suite au pâturage	8
3.1.2.1 La croissance compensatoire.....	8
3.1.2.2 La surcompensation	9
3.1.3 Facteurs influençant la capacité de tolérance.....	10
3.1.3.1 Facteurs intrinsèques.....	10
3.1.3.2 Facteurs extrinsèques	10
3.2 L'évitement	11
3.2.1 La fuite.....	11
3.2.2 La défense.....	11
3.2.2.1 La défense physique.....	11
3.2.2.2 La défense chimique	11
Problématique et objectifs	13
Matériel et méthode.....	14
1. Dispositif expérimental	14
2. Expérimentation	15
2.1 Entretien et suivi des arbres	15

2.2	Photogrammétrie	17
2.3	Pâturage des arbres	18
3.	Mesures de la résilience et de la tolérance des arbres au pâturage	19
3.1	Mesure des volumes	19
3.2	Modèle statistique reliant la biomasse et le volume	20
3.3	Indice de résilience.....	20
3.4	Mesure de l'intensité de pâturage.....	20
4.	Analyse statistique	21
4.1	Vérification de la fiabilité des mesures de volume.....	22
4.2	Analyse de la résilience et de la tolérance des arbres fourragers au pâturage	22
4.3	Analyse des préférences alimentaires.....	23
Résultats	24
1.	Vérification de la fiabilité des calculs de volume	24
2.	Analyse de la résilience et de la tolérance des arbres fourragers post-pâturage.....	25
2.1	Résilience et tolérance un an après le pâturage de juillet 2021	25
2.1.1	Effet de l'espèce sur la résilience et la tolérance	26
2.1.2	Effet de l'intensité de pâturage sur la résilience et la tolérance	27
2.2	Résilience et tolérance deux mois après le pâturage de juillet 2022	29
2.2.1	Effet de l'espèce sur la résilience et la tolérance	30
2.2.2	Effet de l'intensité de pâturage sur la résilience et la tolérance	31
3.	Analyse des préférences alimentaires.....	33
3.1	Pâturage 2021	34
3.2	Pâturage 2022.....	35
Discussion	36
1.	Analyse un an après le pâturage de juillet 2021	36
1.1	Variabilité de la pression de pâturage selon les espèces.....	36
1.2	Effet de l'espèce sur la résilience et la tolérance.....	37
1.2.1	Aulne de Corse.....	37
1.2.2	Frêne commun	38
1.2.3	Mûrier blanc et orme Lutèce	39
1.3	Effet de l'intensité de pâturage sur la résilience et la tolérance.....	40
1.3.1	Absence de pâturage	40
1.3.2	Pâturage	40
1.4	Conclusions	42
2.	Analyse deux mois après le pâturage de juillet 2022	43
2.1	Variabilité de la pression de pâturage selon les espèces.....	43
2.2	Effet de l'espèce sur la résilience et la tolérance.....	43

2.2.1	Frêne commun et orme Lutèce.....	43
2.2.2	Aulne de Corse et mûrier blanc.....	44
2.3	Effet de l'intensité de pâturage sur la résilience et la tolérance.....	45
2.3.1	Influence des conditions climatiques	45
2.3.2	Influence du pâturage.....	46
2.4	Conclusions	46
	Contribution personnelle	47
	Conclusion	47
	Références bibliographiques	48

Table des figures

FIGURE 1 : Classification des systèmes agroforestiers.	1
FIGURE 2 : Courbe d'évolution de la biomasse de la plante selon une pression d'herbivorie croissante.	9
FIGURE 3 : Plan de la parcelle d'expérimentation.	14
FIGURE 4 : Organisation d'un bloc.	14
FIGURE 5 : Arbre fourrager avant et après la taille annuelle hivernale à 1 mètre 10.	15
FIGURE 6 : Arbre effeuillé avec un retrait des jeunes pousses.	16
FIGURE 7 : Marqueur GPS utilisé pour le passage du drone.	17
FIGURE 8 : Reconstruction de la parcelle sous forme d'un fichier MNT.	17
FIGURE 9 : Pâturage d'arbres fourragers.	18
FIGURE 10 : Schéma récapitulatif des différentes étapes de l'expérimentation.	18
FIGURE 11 : Photos avant et après pâturage d'un mûrier blanc.	19
FIGURE 12 : Représentation schématique d'un arbre fourrager.	22
FIGURE 13 : Box-plots de l'indice de résilience selon la variable explicative « Bloc ».	23
FIGURE 14 : Représentation graphique de la dispersion des volumes Qgis en fonction des volumes calculés à la main.	24
FIGURE 15 : Box-plots de l'indice de résilience un an post-pâturage par modalité d'intensité de pâturage et par espèce d'arbre.	25
FIGURE 16 : Box-plots de l'indice de résilience un an post-pâturage par espèce d'arbre.	26
FIGURE 17 : Box-plots de l'indice de résilience un an post-pâturage par intensité de pâturage.	27
FIGURE 18 : Pourcentage de perte de biomasse annuelle par rapport à la biomasse initiale pré-pâturage, selon l'intensité de pâturage.	28
FIGURE 19 : Box-plots de l'indice de résilience deux mois post-pâturage par modalité d'intensité de pâturage et par espèce d'arbre.	29
FIGURE 20 : Box-plots de l'indice de résilience deux mois post-pâturage par espèce d'arbre.	30
FIGURE 21 : Box-plots de l'indice de résilience deux mois post-pâturage par intensité de pâturage.	31
FIGURE 22 : Pourcentage de perte de biomasse deux mois post-pâturage par rapport à la biomasse initiale de l'arbre pré-pâturage, selon l'intensité de pâturage.	32
FIGURE 23 : Box-plots du nombre de bouchées lors du pâturage 2021 par espèce d'arbre.	34
FIGURE 24 : Box-plots du nombre de bouchées lors du pâturage 2022 par espèce d'arbre.	35
FIGURE 25 : Données climatiques mensuelles de juin 2021 à août 2022 à Lusignan.	37
FIGURE 26 : Températures minimales journalières du 01 mars au 25 mai 2022 à Lusignan.	38
FIGURE 27 : Bourgeons de frêne commun et feuilles de mûrier blanc au 11 avril 2022.	39
FIGURE 28 : Températures maximales journalières de juin à septembre 2022 à Lusignan.	43
FIGURE 29 : Comparaison des températures maximales mensuelles et du cumul mensuel des précipitations entre 2021 et 2022 à Lusignan.	45

Table des tableaux

TABLEAU 1 : Résultats de l'ANOVA pour l'étude de l'effet de l'espèce et de l'intensité de pâturage sur l'indice de résilience un an après le pâturage.	25
TABLEAU 2 : Résultats des comparaisons multiples pour la détermination de la similarité dans les comportements de résilience entre les espèces d'arbres à partir des p-valeurs.	26
TABLEAU 3 : Comparaison de l'indice de résilience moyen (en %) par espèce.....	26
TABLEAU 4 : Résultats des comparaisons multiples pour la détermination de la similarité dans les comportements de résilience entre les groupes d'intensité de pâturage à partir des p-valeurs.....	27
TABLEAU 5 : Comparaison de l'indice de résilience moyen (en %) par groupe d'intensité de pâturage.	27
TABLEAU 6 : Résultats de l'ANOVA pour l'étude de l'effet de l'espèce et de l'intensité de pâturage sur l'indice de résilience deux mois après le pâturage.	29
TABLEAU 7 : Résultats des comparaisons multiples pour la détermination de la similarité dans les comportements de résilience entre les groupes d'intensité de pâturage à partir des p-valeurs.....	30
TABLEAU 8 : Comparaison de l'indice de résilience moyen (en %) par espèce.....	30
TABLEAU 9 : Résultats des comparaisons multiples pour la détermination de la similarité dans les comportements de résilience entre les groupes d'intensité de pâturage à partir des p-valeurs.....	31
TABLEAU 10 : Comparaison de l'indice de résilience moyen (en %) par groupe d'intensité de pâturage.	31
TABLEAU 11 : Résultats de l'ANOVA pour l'étude de l'effet de l'espèce sur le nombre de bouchées lors des pâturages 2021 et 2022.....	33
TABLEAU 12 : Résultats des comparaisons multiples pour la détermination de la similarité dans le nombre de bouchées subies lors du pâturage 2021 entre les espèces d'arbres à partir des p-valeurs.	34
TABLEAU 13 : Comparaison du nombre de bouchées moyen par espèce d'arbre lors du pâturage 2021.	34
TABLEAU 14 : Résultats des comparaisons multiples pour la détermination de la similarité dans le nombre de bouchées subies lors du pâturage 2022 entre les espèces d'arbres à partir des p-valeurs.	35
TABLEAU 15 : Comparaison du nombre de bouchées moyen par espèce d'arbre lors du pâturage 2022.	35

Etat de l'art

1. Sylvopastoralisme

1.1 Conceptualisation

L'agroforesterie est un terme général désignant tout type de pratiques agricoles intégrant délibérément des ligneux pérennes, i.e. des arbres et arbustes, à une production végétale et/ou animale (Plieninger et al., 2018).

L'utilisation d'un terme générique faisant référence à de nombreuses pratiques distinctes peut prêter à confusion. De ce fait, plusieurs catégorisations des pratiques agroforestières existent, dont notamment une classification selon la nature des composantes du système (Nair, 1993; Torquebiau, 2000; McAdam et al., 2009). Trois systèmes y sont considérés, (figure 1) :

- l'agrosylviculture consistant en l'association d'une production végétale et d'une production sylvicole ;
- le sylvopastoralisme consistant en l'association d'une production animale et d'une production sylvicole ;
- l'agrosylvopastoralisme enfin consistant en l'association de productions végétale, animale et sylvicole.

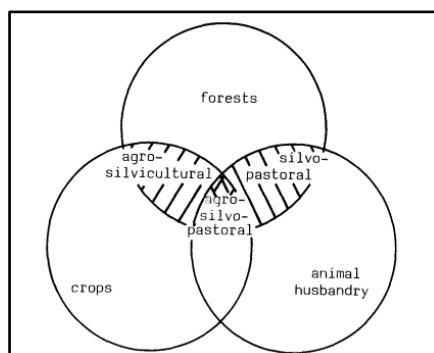


FIGURE 1 : Classification des systèmes agroforestiers (Combe, 1982).

Le travail dont ce rapport fait l'objet se limite à l'étude des systèmes sylvopastoraux européens qui regroupent :

- les prairies pâturées accueillant des bandes de végétation pérenne utilisées comme purificateur d'eau, élément d'ombrage ou barrière naturelle. Ces bandes riveraines ou haies peuvent être disponibles au pâturage ou être élaguées pour fournir du fourrage (Mosquera-Losada et al., 2009; Moreno et al., 2014) ;
- le pâturage d'arbres à usages multiples. Les arbres sont dispersés et recouvrent une strate herbacée. Leur rôle peut être assez divers : arbre fourrager, production de fruits, de bois d'œuvre ou de bois d'énergie. Ce type de pâturage est dit « boisé » lorsque que le couvert arboré est dense et « ouvert » lorsque la strate herbacée accueille quelques arbres épars (Mosquera-Losada et al., 2009; Moreno et al., 2014).

Selon les conditions climatiques et pédologiques, selon les espèces animale et végétale utilisées ou encore selon la charge animale, ces trois pratiques peuvent également présenter différentes spécificités (Bergmeier et al., 2010).

1.2 Historique

La ressource fourragère ligneuse ayant été pendant plusieurs siècles un élément de base dans l'alimentation du bétail (Sigaut, 1987), la sylviculture et l'élevage ont une longue histoire commune partagée à travers les continents par les civilisations paysannes (Le Houérou, 2006).

En Europe, des analyses archéo-botaniques démontrent que dès le Néolithique les premières formes d'élevage ont eu recours à des arbres comme ressources alimentaires pour les animaux (Vera, 2000; Thiébault, 2005; Bergmeier et al., 2010). Placé sous du couvert forestier, le bétail pouvait alors consommer directement les feuilles accessibles. En parallèle de ce pâturage, l'émondage pouvait être réalisé (Thiébault, 2005; Martin et al., 2011). Cette pratique consiste à récolter des branches feuillées puis à les stocker afin d'assurer un stock fourrager, autre qu'herbacé, en vue de périodes de restriction alimentaire comme les périodes hivernales ou de sécheresse (Petit et al., 2004). Au fil des siècles, le fourrage ligneux a progressivement été remplacé par le foin, plus évident à récolter avec l'apparition de la faux au Deuxième Âge du Fer² puis de la faux moderne au 11^{ème} siècle (Sigaut, 1987). Toutefois, l'émondage n'a pas complètement disparu puisque plusieurs études démontrent son utilisation de l'Antiquité jusqu'à aujourd'hui (Petit et al., 2004).

Le sylvopastoralisme se pratique depuis l'Antiquité (Luick, 2009). Au 17^{ème} et 18^{ème} siècle, des ordonnances royales régissent, en France, l'utilisation des zones forestières (Gilbert, 1989), mais les usages forestiers et agricoles n'entraînent pas de conflits majeurs (Petit et al., 2004). Les animaux continuent de pâturer sous des couverts plus ou moins denses. Au 19^e siècle, la Révolution Industrielle impacte le sylvopastoralisme (Hartel et al., 2015) et la promulgation du Code forestier, en 1827, engendre une nouvelle perception de l'arbre par les forestiers (Sigaut, 1987). Le bois devient alors une ressource noble dont l'utilisation à destination fourragère est considérée comme dégradante, voire dommageable, pour l'arbre (Goust, 2017). Par ailleurs, l'accroissement de la population provoque une augmentation de la demande en bois d'œuvre et en bois de chauffage ainsi qu'en produits agricoles. Les arbres sont donc exploités à d'autres fins que celles fourragères, et le pâturage se fait sous des couverts arborés de plus en plus ouverts avec des arbres dispersés (Hartel et al., 2015). Un processus de séparation entre l'élevage et la sylviculture s'initie, avec la mise en place de réglementations contraignantes limitant le pâturage forestier et l'émondage (Sigaut, 1987; Gilbert, 1989). Au 20^e et 21^e siècle, l'exode rural, la diminution de la main d'œuvre familiale dans les exploitations, le remembrement dû à la Révolution verte et la spécialisation des exploitations vont progressivement faire disparaître les arbres des pâtures, accentuant le cloisonnement entre activités sylvicoles, pastorales et agricoles (Gilbert, 1989).

Aujourd'hui, le changement climatique et les fortes sécheresses récurrentes annuelles poussent les éleveurs à s'intéresser de nouveau à ces techniques traditionnelles. L'émondage est toujours pratiqué dans diverses régions du monde (Shankarnarayan et al., 1987; Petit et al., 2004; Balna et al., 2015). En Afrique, le sylvopastoralisme et l'émondage sont nécessaires du fait de précipitations irrégulières qui provoquent un déficit en fourrage herbacé lors des périodes sèches (Baumer, 1997; Balna et al., 2015). Dans ces conditions, les ligneux pérennes s'avèrent alors être une source essentielle de fourrage. Ces constats questionnent donc sur le retour de l'arbre fourrager dans nos prairies européennes.

² Période qui s'étend de 800 av. JC au 1^e siècle ap. JC.

1.3 Bénéfices

La présence d'arbres dans les prairies (haies, arbres épars ou prairie forestière) peut être source de multiples bénéfices. En effet, l'arbre influence la productivité des pâtures. Il favorise la biodiversité et diminue les émissions de carbone. Il représente également un atout économique dans la mesure où il améliore la qualité de vie des animaux d'élevage, leur productivité, tout en prodiguant du fourrage et divers produits commercialisables.

1.3.1 Productivité de la pâture

Au sein d'une prairie, l'arbre intercepte une partie des précipitations et de la radiation solaire directe (Benavides et al., 2009). Cette compétition pour les ressources peut provoquer une perte de rendement de la strate herbacée fourragère sous-jacente (Douglas et al., 2006; Hidalgo-Galvez et al., 2022). Cependant, cette perte dépend de l'âge et de la forme des arbres (Benavides et al., 2009), de l'espèce ligneuse considérée (Power et al., 2001) ainsi que de la capacité de tolérance des espèces végétales composant la strate herbacée (Wall et al., 1997).

A l'inverse, l'arbre peut avoir des effets positifs sur la strate herbacée. En effet, la réduction du vent et du rayonnement lumineux atténue les températures extrêmes (Chen et al., 1999) et améliore le taux d'humidité au niveau du sol (Marsden et al., 2020). Ces conditions créent un microclimat à proximité de l'arbre, favorable à la strate herbacée dont le stress hydrique et l'évapotranspiration diminuent (Hidalgo-Galvez et al., 2022). Ainsi, en période estivale sèche, les prairies ombragées restent vertes une à cinq semaines de plus que celles soumises à une exposition perpétuelle au soleil (Le Houérou, 2006; Dupraz et al., 2011), offrant de meilleurs rendements fourragers (Guitton et al., 1993) et garantissant une valeur nutritive plus élevée du fourrage (Dumont et al., 2015). De plus, chez les espèces caducifoliées, la biomasse foliaire déposée chaque année sur le sol contribue à enrichir en matière organique les horizons supérieurs édaphiques (Le Houérou, 2006; Kamau et al., 2017). Le microclimat à proximité de l'arbre est favorable au développement de populations microbiennes et à la faune du sol (Dupraz et al., 2011; Barrios et al., 2018). Or, celles-ci participent activement aux fonctions biologiques du sol, notamment la minéralisation (Jouquet et al., 2006; Kamau et al., 2017; Marsden et al., 2020), améliorant ainsi la productivité de la pâture.

Enfin, le sol est un système vivant, nécessaire pour assurer une productivité végétale et essentiel à la qualité de l'air et de l'eau et au maintien d'une diversité biologique (Gupta, 2020). Or, on estime aujourd'hui que 34% des terres agricoles à l'échelle mondiale sont dégradées ou en cours de dégradation (Comité de l'agriculture, 2022). L'arbre permet de lutter contre cette érosion, hydrique ou éolienne. Son système d'enracinement profond améliore la structure du sol (Young, 1987; Nair, 2011) et augmente sa capacité d'infiltration et de rétention de l'eau (Grimaldi et al., 2002; Wallace et al., 2021). De plus, le feuillage intercepte les gouttes, dont il réduit la vitesse de chute et le diamètre (Geißler et al., 2012; Goebes et al., 2015; Zhu et al., 2022). L'arbre ou la haie réduisent également la vitesse du vent (Karki et al., 2015). Cet effet brise-vent est corrélé à la morphologie de l'arbre (Lee et al., 2010), à la conservation annuelle d'une couche foliaire (Cornelis et al., 2005) ainsi qu'à l'espacement entre les arbres composant le brise-vent (Bitog et al., 2012).

1.3.2 Services biologiques et écologiques

Avec l'intensification des pratiques agricoles, la composition des prairies évolue du fait d'une sélection d'espèces fourragères productives très compétitives ; en découle une diminution de la biodiversité des prairies européennes (Isselstein et al., 2005). Les milieux semi-ouverts offrent par ailleurs une diversité d'espèces plus conséquente que les milieux strictement herbacés (Hartel et al., 2014), l'arbre étant un maillon écologique fondamental (Manning et al., 2006; Casals et al., 2009; Gallé et al., 2017). En plus d'être favorable à la biodiversité, le sylvopastoralisme contribue à lutter contre le changement climatique (Hernández-Morcillo et al., 2018) ; notamment du fait de la capacité des arbres à séquestrer du carbone dans le sol, contribuant ainsi à la diminution des émissions de CO₂ (Montagnini et al., 2004; Beckert et al., 2016; López-Santiago et al., 2019). Selon De Stefano et al. (2018) la transition d'un champ à une pâture sylvopastorale permettrait ainsi un accroissement de 34% du stock de carbone édaphique (dans la strate 0-100 cm de sol).

1.3.3 Bien-être et production animale

Dans une prairie sylvopastorale, l'arbre, seul ou en association avec d'autres, est un abri pour les animaux (Sharro, 1997; Hartel et al., 2015). Il réduit la vitesse du vent, les précipitations et le rayonnement solaire direct (Kamal et al., 2018), créant un microclimat favorable au bien-être de l'animal (Benavides et al., 2009). Le stress thermique est un facteur important dans la diminution des capacités de production puisqu'une forte exposition à la chaleur provoque une diminution de l'ingestion de fourrage et donc une diminution des performances (Dumont et al., 2015; Rojas-Downing et al., 2017). L'ombrage et le tampon des températures permet aux animaux de continuer de se nourrir et de ruminer, influençant ainsi positivement la production de viande et de lait (Casanova-Lugo et al., 2022).

1.3.4 Valeur alimentaire

Le fourrage ligneux peut être une ressource alimentaire intéressante comme complément au fourrage herbacé, notamment lors de périodes plus sèches (Novak et al., 2020; Mahieu et al., 2021). Les organes foliaires et les jeunes pousses consommables sont souvent plus riches en protéines brutes et plus pauvres en fibres (ADF et NDF) que l'herbe (Papachristou et al., 2020). Ces jeunes rameaux non lignifiés et ces feuilles sont préférentiellement pâturés par les ruminants (Jarrige et al., 1995). Cependant, la teneur en fibre et le taux en lignine augmentent avec la maturité de l'arbre. Ainsi, les branches plus âgées ont souvent une valeur nutritive moindre et ne sont pas consommées (Holecheck, 1984). La teneur en énergie, en azote et en minéraux est assez variable entre espèces ligneuses (Novak et al., 2020) ; elle varie également en fonction des saisons (Vandermeulen et al., 2018 a; Mesbahi et al., 2022). Enfin, la présence de composés phénoliques et de tanins modifie la digestibilité de ces fourrages (Papanastasis et al., 2008; Vandermeulen et al., 2018 b; Jose et al., 2019), les seconds étant souvent présents chez les espèces à feuilles persistantes (Holecheck, 1984).

1.3.5 Bénéfices économiques

Un système sylvopastoral est un système qui intègre trois composantes considérées comme des ressources économiques : les arbres, le bétail et le fourrage. L'arbre, comme ressource fourragère, réduit la dépendance de l'éleveur au fourrage herbacé, et potentiellement l'achat d'intrants comme les concentrés alimentaires (Aubron et al., 2016). Il peut aussi être une source de diversification des revenus : récolte de fruits, de bois de chauffage, etc... (Le Houérou, 2006).

2. L'arbre pâturé

2.1 Comportement alimentaire des ruminants d'élevage en Europe

L'abroustissement consiste en un prélèvement de matériel d'une plante ligneuse à des fins alimentaires (Phillips, 2002). Le comportement alimentaire des herbivores peut être catégorisé selon la préférence au pâturage ou à l'abroustissement. Les animaux dits « grazers » se nourrissent principalement d'herbe ; à l'inverse, les « browsers » vont brouter des arbres et des arbustes. Les animaux dits « mangeurs mixtes » ou « intermédiaires » se nourrissent autant d'herbacées que de ligneux (Hofmann, 1989; Gordon, 2003). En Europe, les ruminants d'élevage sont les ovins, les bovins et les caprins. Ces derniers sont considérés comme des mangeurs mixtes alors que les bovins et ovins sont avant tout considérés comme des « grazers », consommant occasionnellement des arbres et arbustes fourragers (Animut et al., 2008; Dove, 2010). Il est à noter que le mouton, lors de périodes où l'herbe vient à manquer, comme en hiver ou en fin d'été, peut adopter un comportement similaire à celui de la chèvre (Papachristou et al., 2005; Sanon et al., 2007). Lorsque le choix leur est donné, les bovins s'intéressent peu aux arbres. En effet, Sanon et al. (2007) et Dove (2010) démontrent que 40 à 60% du temps de pâturage est alloué au broutage d'arbres chez les caprins, contre seulement 3 à 6,6% pour les bovins.

Ces trois espèces de ruminants ont des modes de préhension différents liés à leurs physiologies buccales respectives. Ces différences expliquent les spécificités de régime alimentaire. Les ovins et les caprins disposent de lèvres très mobiles qui leur permettent de venir pincer le matériel végétal entre les dents pour ensuite sectionner les tiges (Meuret, 1997; Pauler et al., 2022). Les caprins possèdent un museau plus fin et une mâchoire plus étroite, améliorant ainsi leur précision dans la saisie du matériel végétal (Dove, 2010). La physiologie buccale des bovins ne leur permet pas d'être aussi sélectifs. La vache utilise peu ses lèvres rigides, mais principalement sa langue pour saisir et rassembler le matériel végétal qu'elle vient pincer entre ses dents. Elle sectionne ensuite les tiges par un mouvement circulaire de la tête (Phillips, 2002; Pauler et al., 2022). Ces différences provoquent une variabilité dans « l'agressivité du pâturage » pour l'arbre (Hetier et al., 1989; Pauler et al., 2022). Du fait de leur intérêt alimentaire et de leur absence de sélectivité envers les espèces végétales, les caprins présentent le comportement de broutage jugé le plus « agressif » (Hetier et al., 1989; Kazi Tani, 2008).

2.2 Dommages causés à l'arbre

Les ruminants domestiques peuvent endommager les arbres lors du pâturage en consommant les feuilles et les jeunes pousses non lignifiées, en pratiquant l'écorçage ou encore en se déplaçant dans la parcelle.

2.2.1 L'abroustissement

Les herbivores choisissent préférentiellement les jeunes feuilles et rameaux non lignifiés accessibles et plus appétibles du fait de leur plus faible teneur en lignine (Kazi Tani, 2008; Díaz-Yáñez et al., 2016). Or, la sensibilité de l'arbre à l'abroustissement évolue avec l'âge, les dégâts infligés étant plus conséquents pour les jeunes arbres (Gill, 1992; Klein et al., 2014). Avec l'âge, le port de l'arbre augmente lui permettant de rendre une partie de son feuillage inaccessible (Haines, 1997; Vandenberghe et al., 2007). En effet, selon Sanon et al. (2007), le pourcentage de biomasse foliaire consommable est corrélé négativement à la hauteur. Ainsi, pour les strates de 0 à 1 mètre, 85,4% du feuillage peut être consommé par le bétail contre 10% et 4,2% pour, respectivement, les strates entre 1 à 2,5 mètres et entre

2,5 à 5 mètres. L'abroussissement de quelques feuilles n'est pas dommageable pour l'arbre, quel que soit son âge (Guerreiro et al., 2015), à l'inverse d'un pâturage prolongé et/ou répété (Gill, 1992; Sharrow, 1997; Klein et al., 2014). De plus, le maintien d'une charge animale conséquente sur une superficie insuffisante peut conduire à du surpâturage, auquel cas l'abroussissement infligera des dommages irréversibles (Bourbouze et al., 1987; Vandenberghe, 2006).

2.2.2 L'écorçage

L'écorce, définie comme l'ensemble des tissus à l'extérieur du cambium vasculaire inclus (Pearce, 1996), peut aussi subir des dommages. Elle peut notamment être arrachée lors du pâturage par les ruminants (Pauler et al., 2022). L'écorçage peut être lié à différents facteurs : un déficit alimentaire provoqué par une carence en minéraux, en protéines, en fibres ou en hydrates de carbone, mais aussi à l'ennui et au stress (Guerreiro et al., 2015; Nicodemo et al., 2019), ou encore à un pâturage prolongé sur une strate herbacée insuffisante (Anderson et al., 1985; Hetier et al., 1989). L'écorçage limite la croissance du tronc (Viani et al., 2020) mais la gravité des dégâts est fonction du degré d'intensité de l'arrachage. Ainsi, une lésion en surface, qui n'atteint pas le cambium et l'aubier, pourra facilement se refermer. Une lésion plus profonde détruira les vaisseaux liés au transport de l'eau et des nutriments, conduisant à la mort de l'arbre (Guerreiro et al., 2015; Pauler et al., 2022). Enfin, l'exposition des tissus internes peut engendrer une contamination par des organismes pathogènes, risquant de générer des malformations du bois et des maladies (Pearce, 1996; Nicodemo et al., 2019).

2.2.3 Les déplacements

Le bétail peut également impacter l'arbre par ses déplacements au sein de la parcelle. L'animal va circuler entre les arbres, brisant des branches, piétinant et éclatant des tiges. Ces dégâts peuvent provoquer, à terme, le dépérissement de la plante entière et ce particulièrement si le bétail est lourd (Hetier et al., 1989; Pauler et al., 2022). Enfin, les blessures provoquées par la rupture de branches peuvent conduire au développement de maladies et de pathogènes (Nicodemo et al., 2019).

3. Réponse de l'arbre au pâturage

Mosa et al. (2017) définissent un stress comme un changement des conditions environnementales impactant le développement de la plante et pouvant à terme, entraîner des dommages ou la mort du végétal. L'abrutissement par des herbivores est un exemple de situation défavorable qui génère des stress chez les plantes. Ainsi, les végétaux adoptent deux stratégies différentes en réponse à l'herbivorie : la tolérance ou l'évitement.

3.1 La tolérance

La tolérance se définit comme la faculté de la plante à maintenir ses processus biologiques vitaux malgré la perte d'une partie de ses capacités ; ainsi qu'à entamer un processus de rétablissement (Vandenbergh, 2006). Une plante tolérante est capable de survivre à une défoliation par abrutissement et d'initier une nouvelle croissance foliaire. Elle sera dite résiliente si cette croissance compensatrice lui permet d'obtenir une biomasse similaire à celle pré-abrutissement (Pasma et al., 2020). Enfin, une situation de surcompensation qualifie une croissance compensatrice qui permet à la plante broutée d'obtenir une biomasse plus conséquente que celle de plantes voisines non pâturées (Kupferschmid, 2017).

3.1.1 Mécanismes physiologiques de l'arbre en l'absence de stress

La photosynthèse permet la production d'hydrates de carbone. Ces molécules sont ensuite impliquées dans les processus de croissance et de maintien de la respiration, dans les processus biologiques de communication et de défense ou encore mis en réserve pour une remobilisation ultérieure : reproduction ou repousse (Chapin et al., 1990; Furze et al., 2019). Durant la période de croissance, sous nos latitudes, de juin à août, les capacités de la photosynthèse sont supérieures aux besoins de l'arbre. Pour cette raison, durant la journée et en l'absence de stress, une partie des produits de la photosynthèse est utilisée par différents organes, selon les besoins de la plante. Une autre partie est convertie en amidon et stockée dans les chloroplastes des feuilles. Ces réserves peuvent être ensuite remobilisées durant la nuit pour assurer la croissance quotidienne de l'arbre (Hartmann et al., 2016). En l'absence de stress, l'entièreté des réserves n'est pas mobilisée, ce qui permet à l'arbre d'accumuler peu à peu des ressources carbonées (Richardson et al., 2013; Furze et al., 2019). La nature de ces réserves est assez diverse : sucres, amidon, lipides ... Dans la majorité des études menées sur le sujet, les composés considérés sont uniquement les glucides non structurels, ou NSC pour non-structural carbohydrates (Wiley, 2020).

Après plusieurs mois de production photosynthétique, à la fin de la période de croissance, les réserves carbonées atteignent un seuil maximal. Chez les caducifoliées, ce seuil est atteint, sous nos latitudes, en octobre, et chez les espèces sempervirentes, en juin (Furze et al., 2019). Cette différence s'explique par la possession d'aiguilles persistantes qui permettent aux arbres de synthétiser des hydrates de carbone précocement dès le début du printemps. A l'inverse, les caducifoliées doivent réinitier une croissance foliaire avant de pouvoir entamer la photosynthèse printanière (Furze et al., 2019). Vers novembre, pour les caducifoliées, la chute des feuilles impose une réallocation des NSC des feuilles en direction du tronc et des racines, qui deviennent des organes de réserves glucidiques sur le long terme (Gill, 1992; Hester et al., 2004; Richardson et al., 2013). Les espèces sempervirentes maintiennent les processus photosynthétiques plus longtemps en saison que les caducifoliées (Furze et al., 2019). En effet, du fait de la conservation de leurs aiguilles, les conifères ne réallouent pas leurs réserves avant la période de dormance. Le stockage se fait donc principalement dans les aiguilles (Chapin et al., 1990; Hester et al., 2004; Kupferschmid et al., 2013).

Les dynamiques d'allocation ou de maintien des stocks de NSC sont encore débattues au fur à mesure des découvertes (Hartmann et al., 2016; Furze et al., 2019). Elles semblent saisonnières, variables selon les espèces et régies par des ratios sources/puits ainsi que par des messages hormonaux émis selon les exigences en carbone des différents organes (Tixier et al., 2020). Ainsi, la période de dormance hivernale s'accompagne d'une diminution progressive des réserves de l'arbre, qui doit maintenir sa respiration d'entretien (Richardson et al., 2013). Au printemps, les réserves de NSC sont également exploitées chez les caducifoliées, qui doivent initier une nouvelle croissance foliaire. Cette spécificité explique un besoin en stockage plus important que chez les conifères. Furze et al. (2019) ont observé, chez les caducifoliées, une diminution des sucres stockés dans les branches, entre février et avril, et un maintien des réserves racinaires. Ce résultat semble démontrer que les branches sont les organes sources de la croissance foliaire printanière. Les réserves racinaires seraient préservées afin d'être exploitées lors de périodes de stress inattendues. Cependant, le manque d'études sur le sujet empêche de conclure avec certitude quant au rôle des organes de stockage, à leur hiérarchisation et aux mécanismes qui les relient (Fermaniuk et al., 2021).

3.1.2 Mécanismes physiologiques de l'arbre suite au pâturage

3.1.2.1 La croissance compensatoire

Plusieurs études ont permis de constater une diminution des réserves en NSC dans des situations de sécheresse ou d'abrutissement (Gleason et al., 2004; Hartmann et al., 2016), démontrant ainsi le rôle de ces réserves dans le maintien du fonctionnement de l'arbre en période de stress (Kupferschmid et al., 2013; Richardson et al., 2013; Furze et al., 2019). Les NSC sont notamment utilisés pour réaliser une croissance compensatoire post-herbivorie (Gleason et al., 2004; Hartmann et al., 2016). Cette croissance s'initie à partir du débourrement de bourgeons aux propriétés méristématiques (Bellingham et al., 2000; Bond et al., 2003; Veski et al., 2004), dont la localisation sur la plante est variable et dépend de la stratégie de survie adoptée.

Les bourgeons peuvent être présents sur des organes de régénération souterrains (rhizome, lignotuber...) riches en réserves glucidiques (De Oliveira Joaquim et al., 2018), permettant une germination éloignée de la tige principale (Bartušková et al., 2021). La repousse peut également s'initier à partir de bourgeons proches des racines, cette stratégie étant souvent utilisée après une destruction de la plante par le feu ou par une coupe du tronc chez les arbres (Bond et al., 2003). Cependant, la stratégie de survie principale chez les arbres consiste à posséder des bourgeons dormants en hauteur, au niveau des branches. Lors du pâturage, la consommation des méristèmes apicaux provoque une suppression de la dominance apicale (Häsler et al., 2008) qui permet l'activation des méristèmes des bourgeons axillaires, qui vont assurer la croissance de nouvelles branches et feuilles (Haukioja et al., 2000; Kupferschmid et al., 2013). Généralement, ce mécanisme conduit à une modification morphologique de l'arbre, la ramification des bourgeons latéraux provoquant un étalement horizontal des branches, une augmentation du nombre de tiges et donc une densification de la biomasse (Kazi Tani, 2008; Kupferschmid et al., 2013). Cependant, il existe un continuum de réponse au pâturage selon les espèces étudiées, la fréquence et le degré de l'abrutissement, les conditions environnementales... (Kupferschmid et al., 2013).

3.1.2.2 La surcompensation

Le pâturage semble limiter le développement de la plante puisque la défoliation limite les capacités photosynthétiques et que la croissance compensatoire consomme une partie des réserves de NSC. Cependant, certaines études démontrent un effet positif de l'herbivorie sur la productivité des herbacées (Lebon et al., 2014; Li et al., 2021), arguant que jusqu'à un certain seuil, le pâturage permet à la plante de synthétiser plus de biomasse qu'elle ne l'aurait fait en l'absence de stress. Cette hypothèse, schématiquement illustrée dans la figure 2, considère que la plante est capable d'atteindre à un certain seuil d'herbivorie, H_f , une biomasse maximum, $r_B(\max)$, supérieure à la biomasse initiale $r_B(0)$. Puis, l'augmentation de la pression d'herbivorie provoque une diminution de la production de biomasse jusqu'à un seuil d'herbivorie H_m à partir duquel la plante n'est plus capable de synthétiser l'entièreté des tissus consommés.

La surcompensation peut s'expliquer par la réduction de la taille de la plante après abroustissement. Cette perte diminue les effets négatifs de l'auto-ombrage et du stress hydrique. De plus, la présence de déjections des herbivores améliore la disponibilité en nutriments ; et enfin l'élimination des vieilles feuilles, moins productives que les plus jeunes, augmente la capacité photosynthétique de la plante (Hayashi et al., 2007). Des phénomènes de surcompensation post-abroustissement peuvent également s'observer chez les arbres. La levée de la dominance apicale offre la possibilité à plusieurs méristèmes d'initier simultanément une croissance générant ainsi une biomasse foliaire supérieure à celle des ligneux non endommagés (Haukioja et al., 2000). Cependant, la pratique de ce mécanisme chez les arbres est encore peu connue et très débattue entre les auteurs (Hester et al., 2004).

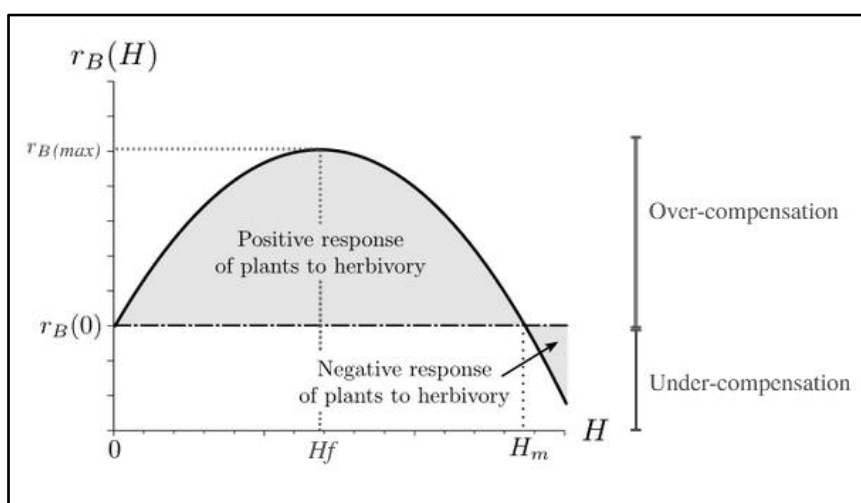


FIGURE 2 : Courbe d'évolution de la biomasse de la plante selon une pression d'herbivorie croissante (Lebon et al., 2014).

3.1.3 Facteurs influençant la capacité de tolérance

3.1.3.1 Facteurs intrinsèques

La tolérance d'une plante au pâturage dépend de facteurs intrinsèques comme le nombre de bourgeons axillaires protégés, la plasticité de croissance de l'espèce, la quantité de réserves glucidiques, le stade phénologique ... (Boege et al., 2005; Vandenberghe, 2006). Chez les arbres, il a été démontré que les espèces à feuilles persistantes étaient plus sensibles au pâturage hivernal que les espèces caducifoliées (Gill, 1992; Häslér et al., 2008; Kupferschmid et al., 2013). En effet, durant l'automne, les caducifoliées déplacent leurs réserves glucidiques en direction du tronc et des branches, alors qu'à l'inverse les conifères conservent leurs réserves au niveau des aiguilles. De plus, la majorité des bourgeons apicaux sont situés à l'extrémité des aiguilles pour les conifères tandis que chez les caducifoliées, ils sont répartis sur le bois neuf et le bois ancien (Chapin et al., 1990). Le tronc et les branches, du fait de leur richesse en lignine, sont moins attractifs que les organes foliaires. Durant l'hiver, les herbivores consomment donc majoritairement les jeunes pousses non lignifiées des caducifoliées et les aiguilles des conifères, éliminant ainsi les réserves glucidiques et les organes de repousse nécessaires à l'initiation d'une nouvelle croissance au printemps. A l'inverse, à la fin de l'été, l'abroustissement sera plus dommageable pour les caducifoliées que pour les espèces sempervirentes car la chute des feuilles limite le temps disponible pour réaliser de nouvelles réserves avant la période de dormance (Gill, 1992).

3.1.3.2 Facteurs extrinsèques

La fréquence et la sévérité du pâturage jouent également un rôle dans la capacité de tolérance de l'arbre. Plus l'abroustissement est régulier et intense, plus l'arbre va puiser dans ses réserves sans avoir le temps de les reformer, ce qui peut, à terme, conduire à la mort de l'arbre (Boege et al., 2005; Kupferschmid et al., 2013).

L'accessibilité à la lumière, à l'eau et aux nutriments influence également le degré de repousse post-abroustissement (Hawkes et al., 2001). Cependant, l'effet de la disponibilité en ressources sur la tolérance de la plante au pâturage est un sujet largement débattu. Deux hypothèses s'opposent, l'hypothèse du « continuum compensatoire » (compensatory continuum hypothesis : CCH) et l'hypothèse du « taux de croissance » (growth rate hypothesis : GRH). La CCH soutient que la croissance compensatoire est meilleure dans des environnements où l'accessibilité aux ressources est non limitante. A l'inverse, selon la GRH, dans des conditions défavorables, la plante pousse en dessous de son taux de croissance relatif maximal. Elle n'a donc besoin que d'une faible variation de son taux de croissance pour compenser la perte des tissus consommés (Ballina-Gómez et al., 2010; Champagne et al., 2012). Sa tolérance au pâturage sera donc meilleure. Hawkes et al. (2001) démontrent que selon l'espèce étudiée les deux hypothèses se vérifient. En effet, à l'inverse des monocotylédones, les dicotylédones sont moins tolérantes à l'herbivorie dans des environnements riches en ressources. Ainsi, le comportement de tolérance de la plante à l'herbivorie dépendrait de facteurs intrinsèques limitant ses capacités de développement, ainsi que des ressources environnementales disponibles (Wise et al., 2005).

3.2 L'évitement

3.2.1 La fuite

La « fuite », pour un végétal, consiste à modifier sa morphologie afin de devenir inaccessible ou non repérable (Vandenberghé, 2006). Une première stratégie repose sur le fait de placer le feuillage et les méristèmes hors de portée des herbivores (Meuret, 1997; Allcock et al., 2004). Selon Sanon et al. (2007), la hauteur maximale de broutage est de 1,65 mètres pour la chèvre contre respectivement 1,47 et 0,87 mètres pour les bovins et les ovins. A partir de 2 mètres, l'arbre devient donc, de manière générale, inaccessible au pâturage (Frelich, 2008; Walters et al., 2020). La croissance des feuillus étant de 0,2 à 0,3 mètres par an (Frelich, 2008) et l'abrutissement pouvant limiter la croissance (Vila et al., 2003), l'arbre peut devenir inaccessible après 10 ans à 20 ans de croissance. Une seconde stratégie consiste à adopter une structure latérale dense et ramifiée, empêchant l'accès au feuillage à l'intérieur de la structure (Archibald et al., 2003). Les jeunes plantes peuvent aussi profiter de la présence d'autres espèces épineuses pour se rendre inaccessibles au pâturage (Gallandat et al., 1995; Vandenberghé et al., 2007). La présence d'espèces végétales plus attractives dans son voisinage peut également faire diminuer la pression d'herbivorie de l'arbre (Vandenberghé et al., 2007). Enfin, certaines plantes se camouflent. Fadzly et al. (2009) ont ainsi démontré que les couleurs adoptées par une espèce ligneuse sempervirente de Nouvelle-Zélande auraient constitué en une stratégie défensive contre des oiseaux brouteurs aujourd'hui disparus ; la coloration foliaire tachetée, similaire à une litière de feuilles, aurait notamment permis au végétal de limiter sa détection.

3.2.2 La défense

3.2.2.1 La défense physique

Les mécanismes de défense physique consistent en la production d'organes qui dissuadent la préhension par les herbivores (Boege et al., 2005; Vandenberghé, 2006). Ainsi, post-abrutissement, les arbres peuvent développer des tiges épineuses et des feuilles revêches au toucher (McKell, 1989; Meuret, 1997; Papachristou et al., 2005). Les conifères développent des aiguilles rigides et coriaces (Vandenberghé et al., 2007) et chez les feuillus, après des pâturages répétés, les feuilles peuvent réduire en taille, développer des poils et des dentelures, prendre une texture plus rêche ou encore se lignifier (McKell, 1989; Meuret, 1997; Larcher, 2003).

3.2.2.2 La défense chimique

La destruction de tissus végétaux par abrutissement peut également induire la synthèse de substances chimiques répulsives ou toxiques. Ces molécules sont appelées métabolites secondaires car, à l'inverse des métabolites primaires, elles ne sont pas impliquées dans les fonctions vitales de la plante. Elles participent à son interaction avec l'environnement (Pagare et al., 2015) ; elles peuvent être toxiques ou agir comme inhibiteurs de digestion (Bryant et al., 1991; Estell, 2010). Leur structure détermine leur fonction (Iason, 2005).

Les métabolites secondaires affectant la consommation sont principalement les tanins et les terpènes. En se liant aux protéines alimentaires et salivaires, les tanins contribuent à diminuer à la fois la palatabilité du fourrage (Mazid et al., 2011; Naumann et al., 2017) et sa digestibilité (Estell, 2010; Barbehenn et al., 2011; Pagare et al., 2015). En réaction, certains herbivores ont développé des stratégies d'adaptation comme la possession d'enzymes salivaires spécifiques, capables de se lier aux tanins et

d'empêcher ainsi le blocage des protéines alimentaires. Les terpènes, en particulier les saponines, ont un goût amer qui diminue aussi la palatabilité et dissuade les herbivores (Potter et al., 1989). Enfin, certains composés secondaires s'avèrent être directement toxiques. Ils peuvent provoquer des effets néfastes chez les herbivores qui les ingèrent comme des kystes, des lésions tissulaires, etc. ... (Iason, 2005). Les plus connus sont les alcaloïdes, qui peuvent conférer un goût amer au végétal, ou être cytotoxiques, hépatotoxiques ou neurotoxiques (Iason, 2005; Shitan, 2016; Desgagné-Penix, 2017).

Problématique et objectifs

Le projet OasYs, mené à l'unité de recherche FERLUS d'INRAE à Lusignan (86 600, France) depuis 2013 par S. Novak, repose sur une expérimentation « système » dont le but est de repenser un élevage de production laitière dans sa globalité dans un contexte de changement climatique. Parmi les différents axes d'étude, OasYs tente notamment d'apporter des solutions à la limitation des ressources fourragères herbacées en période estivale via l'utilisation de prairies agroforestières. Le projet évalue notamment la capacité des arbres à assurer une autonomie fourragère lors des pics de pénurie en fourrage herbacé avec le maintien d'une production laitière rentable.

Le travail de recherche, support du présent rapport, se greffe à cette expérimentation en s'intéressant plus particulièrement à la composante « arbre » du système. Est plus particulièrement examinée la tolérance de l'arbre au pâturage par des bovins. Comme nous l'avons vu, les connaissances acquises en matière de résistance des arbres au pâturage demeurent encore disparates. Les arbres réagissent différemment selon la saison, les conditions environnementales, la disponibilité en ressources ainsi qu'en fonction des espèces animales et végétales considérées. Afin de contribuer à l'approfondissement des connaissances sur les paramètres influençant la résilience de l'arbre au pâturage, ce travail s'est plus spécifiquement focalisé sur l'effet d'un pâturage de 5 jours, par des bovins, sur la croissance de l'arbre selon deux facteurs : l'intensité du pâturage et l'espèce ligneuse pâturée. L'intensité de pâturage est définie comme un degré de sévérité de l'abroustissement. Quatre espèces ligneuses ont été retenues : l'orme Lutèce (*Ulmus* 'Nanguen'), le frêne commun (*Fraxinus excelsior* L.), l'aulne de Corse (*Alnus cordata* (Loisel.)) et le mûrier blanc (*Morus alba* L.). Une brève présentation des espèces utilisées ainsi que la justification de leur sélection seront détaillées à la page suivante.

La croissance de l'arbre a été mesurée via l'évolution de la biomasse consommable, sur un an et sur deux mois, illustrée par un indice de résilience qui sera présenté en détail dans la suite du rapport. L'arbre est considéré comme résilient si l'indice de résilience est nul ou positif ; ce qui signifie qu'il a été capable de totalement récupérer sa biomasse défoliée. Dans le cas d'un indice de résilience négatif, l'arbre n'est pas capable de re-synthétiser l'entièreté de la biomasse défoliée, la tolérance de l'arbre au pâturage sera alors étudiée.

Les problématiques de ce travail sont donc les suivantes :

- (1) conclure quant à l'effet de du paramètre « espèce ligneuse » sur la capacité de résilience et de tolérance de l'arbre un an, puis deux mois, après un pâturage ;
- (2) conclure quant à l'effet du paramètre « intensité de pâturage » sur la capacité de résilience et de tolérance de l'arbre un an, puis deux mois, après un pâturage.

Matériel et méthode

1. Dispositif expérimental

La parcelle expérimentale est une prairie temporaire agroforestière plantée en 2014, regroupant 168 arbres fourragers appartenant à quatre espèces différentes. Le frêne commun (*Fraxinus excelsior* L.) est une espèce présente dans les régions à climat tempéré, capable de s'adapter à une large gamme d'habitats (Boshier et al., 2005). Il a été sélectionné pour son usage récurrent comme ligneux fourrager par le passé (Haas et al., 1998; San-Miguel-Ayanz et al., 2016). L'orme est également une espèce de milieu tempéré, régulièrement utilisée au fil des siècles comme arbre fourrager (Haas et al., 1998; San-Miguel-Ayanz et al., 2016). La variété orme Lutèce (*Ulmus* 'Nanguen') a été retenue pour sa résistance à la graphiose de l'orme. Du fait du changement climatique et des hausses de températures estivales, il a été décidé de sélectionner également deux espèces d'arbres peu sensibles à la chaleur. Le mûrier blanc (*Morus alba* L.) est une espèce ligneuse fourragère historiquement utilisée dans l'élevage des vers à soie dans les régions tempérées asiatiques (Urbanek Krajnc et al., 2019). Elle est également cultivée dans les régions méditerranéennes du fait de sa tolérance à la sécheresse (Karatassiou et al., 2008). Enfin, l'aune de Corse (*Alnus cordata* (Loisel.)) a été retenu pour son origine méditerranéenne qui le rend tolérant à un manque d'eau mais également pour sa capacité à fixer l'azote atmosphérique (San-Miguel-Ayanz et al., 2016; Innangi et al., 2017). En effet, il a été démontré que les arbres appartenant au genre *Alnus* sont capables d'établir une symbiose racinaire impliquant des champignons ectomycorhiziens et mycorhiziens à arbuscules, principalement du genre *Alicicola*, et des actinobactéries du genre *Frankia*, plus spécifiquement l'espèce *Frankia alni* (Tedersoo et al., 2009; Pölme et al., 2014) ; celles-ci sont capables de fixer l'azote atmosphérique selon des mécanismes similaires à ceux observés chez les légumineuses (Pujic et al., 2022).

La parcelle expérimentale est divisée en 2 blocs identiques. Chaque bloc, d'une surface d'environ un hectare, comprend quatre lignes, composées de 21 arbres fourragers et de 4 arbres d'ombrage (figures 3 et 4). Le couvert herbacé est composé majoritairement de raygrass anglais (*Lolium perenne* L.), de trèfle blanc (*Trifolium repens* L.) et de chicorée (*Cichorium intybus* L.).

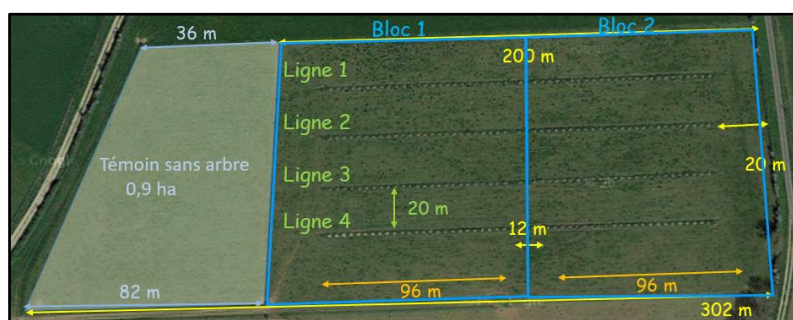


FIGURE 3 : Plan de la parcelle d'expérimentation.

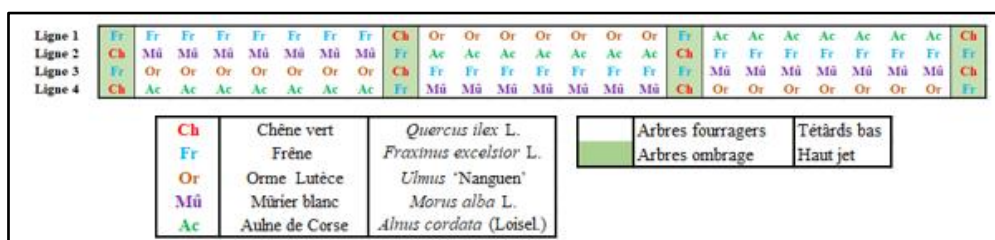


FIGURE 4 : Organisation d'un bloc.

2. Expérimentation

L'expérimentation a été répétée deux années de suite, de juillet 2021 à septembre 2022, en suivant un protocole similaire pour les deux années. Durant la période pré-pâturage, diverses mesures manuelles ont été réalisées sur certains arbres fourragers, ainsi qu'une prise de photos de la parcelle par drone. Par la suite, douze vaches laitières ont pâturé la prairie agroforestière pendant 10 matinées, en juillet 2021 et 2022. Enfin, après le pâturage des arbres, une nouvelle série de mesures manuelles a été effectuée, avec là encore une prise de photos par drone. En 2022, une troisième prise de photos par drone a été réalisée en septembre.

2.1 Entretien et suivi des arbres

Les 168 arbres fourragers ont été plantés en 2014 et étêtés, i.e. coupe des branches à ras du tronc, entre 50 et 80 cm en février 2019 et 2020, à l'exception des aulnes de Corse en 2020 car jugés trop fragiles. Une taille à 1 mètre 10 a été également menée en mars 2021 et 2022 afin de maintenir les arbres à une hauteur pâturable (figure 5). 11 arbres fourragers ont été protégés lors de l'étude car ils n'étaient pas assez développés pour être pâturés. Enfin, 36 arbres taillés en haut jet, 18 chênes verts et 18 frênes communs, sont également présents dans la parcelle afin d'apporter de l'ombre aux animaux. Les arbres d'ombrage et les arbres protégés ne sont pas considérés dans cette étude, l'expérimentation porte ainsi sur 157 arbres fourragers.



FIGURE 5 : Arbre fourrager avant et après la taille annuelle hivernale à 1 mètre 10.

Un suivi des arbres a été pratiqué en pré- et en post-pâturage. Dans un premier temps, des mesures manuelles ont été menées sur 49 arbres en 2022 (36 en 2021) en pré-pâturage et sur 24 arbres en 2022 (24 également en 2021) en post-pâturage. La hauteur minimale et maximale, ainsi que les diamètres Nord-Sud et Ouest-Est du houppier ont été mesurés avec un mètre ruban. Ces valeurs ont permis de calculer manuellement les volumes des arbres afin de conclure sur la fiabilité de calculs informatiques. Cette analyse sera plus amplement détaillée dans la suite de ce rapport, à la section 4.1).

Dans un second temps, la biomasse réelle, en g de MS par arbre, a également été mesurée pour 25 arbres en 2022 (12 en 2021) en pré-pâturage et pour 7 arbres en 2022 (6 en 2021) en post-pâturage. Une défoliation complète et une coupe des jeunes pousses non lignifiées a été faite manuellement (figure 6). Les feuilles et les branches récoltées ont été pesées séparément puis placées à l'étuve pendant 3 jours à 60°C. Le poids sec a ensuite été mesuré, afin de déterminer la biomasse consommable de chaque arbre effeuillé.

Pour les mesures pré-pâturage, la sélection des arbres était semi-aléatoire. Avant la période de pâturage, les arbres fourragers de la parcelle ont été regroupés en six catégories, selon une évaluation visuelle de leur biomasse. Ainsi, les arbres appartenant à la catégorie 1 correspondaient aux arbres les plus chétifs de la parcelle et ceux de la catégorie 6 possédaient les biomasses les plus conséquentes. Afin de recouvrir cette diversité de forme, dans chaque catégorie, 6 représentants par espèce et par bloc ont été choisis aléatoirement pour les mesures de hauteur et de diamètre ; et 3 représentants pour les mesures de biomasse. Enfin, pour les mesures post-pâturage, parmi les arbres sélectionnés en pré-pâturage, ont été retenus quelques individus parmi ceux les plus consommés lors du pâturage, de manière arbitraire tout en recouvrant la diversité des catégories de forme. Les arbres mesurés en 2021 sont différents des arbres mesurés en 2022 et tous les arbres sélectionnés sont considérés comme disponibles lors des pâturages de juillet 2021 et 2022.



FIGURE 6 : Arbre dont la biomasse consommable a été récoltée manuellement via un effeuillage total et un retrait des jeunes pousses (© G. Mesbahi).

2.2 Photogrammétrie

Un drone (modèle DJI Phantom 4 RTK) a survolé la parcelle à cinq reprises pour réaliser des prises de photos en pré-pâturage : passage le 1 juillet 2021 et 2022 ; et en post-pâturage : passage le 29 juillet 2021, le 26 juillet 2022 et le 12 septembre 2022. Seize marques ont été faites au sol et positionnées par GPS (modèle Spectra Precision SP60, récepteur GNSS) avant les passages du drone afin de pouvoir géo-référencer les photos prises (figure 7). Le drone volait à 22,2 mètres d'altitude, à une vitesse de 2,9 km/h, avec un déclenchement de photos toutes les 3 secondes. La caméra est un modèle FC6310R (8,8 mm) avec une résolution de 5472 x 3648. La résolution des photos prises est de 5,71 pixel/mm, avec un taux de recouvrement de 90% de face et de 80% de côté. Les clichés ont ensuite été assemblés afin de reconstruire la parcelle en 3D. Ainsi, pour chaque passage, un modèle numérique de terrain (MNT) a été créé, décomposant la prairie en pixels de 1 cm² et donnant l'altitude de chacun de ces pixels (figure 8).



FIGURE 7 : Marqueur GPS utilisé pour géo-référencer les photos prises par le drone.

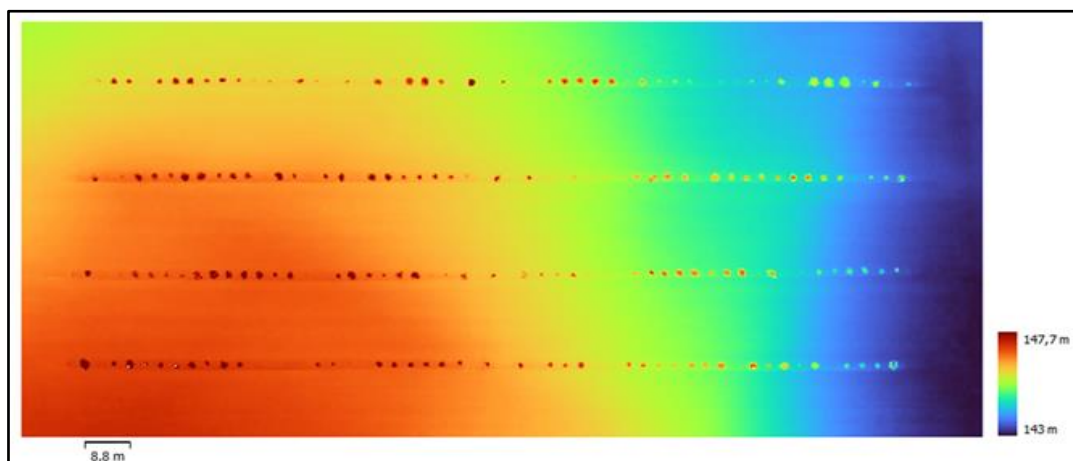


FIGURE 8 : Reconstruction de la parcelle sous forme d'un fichier MNT.
Visualisation sur QGIS Development Team (2022)

2.3 Pâturage des arbres

Douze vaches laitières (croisement trois voies Holstein, Jersey et Rouge Scandinave) ont pâturé la prairie agroforestière pendant 10 matinées, 5 matinées par bloc, à raison de 4 heures par matinée (soit 20 heures de pâturage par bloc) (figure 9). Les vaches sélectionnées étaient « naïves », dans le sens où n'avaient pas consommé les arbres de la parcelle avant cette expérimentation. Aucune vache appartenant au troupeau de 2021 n'a été retenue pour le troupeau de 2022. Sur les deux ans, 24 vaches ont donc participé à l'expérimentation. Le premier pâturage a eu lieu du 12 au 21 juillet 2021, et le second du 13 au 22 juillet 2022 (figure 10).

Lors des pâturages, un suivi visuel des bovins a été effectué selon la méthode dite « de scans » afin d'obtenir le nombre de bouchées subies pour chaque arbre fourrager de la parcelle. Le bloc pâturé était divisé en deux tronçons, l'observateur alloué à un tronçon devait en faire le tour en 4 minutes et consigner les comportements observés : broutage de l'herbe ou interaction avec un arbre (broutage ou frottement). Lors d'une situation de broutage, le numéro de l'animal était consigné à côté du numéro du ligneux concerné. L'observateur réalisait ce suivi pendant 10 tours, puis changeait de tronçon pour les 10 tours suivants afin d'éviter de créer un biais dû à l'observateur.



FIGURE 9 : Pâturage d'arbres fourragers (© G. Mesbahi).

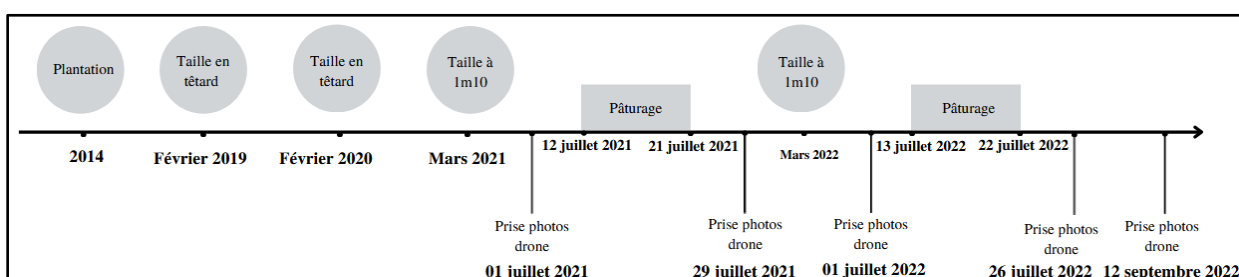


FIGURE 10 : Schéma récapitulatif des différentes étapes de l'expérimentation.

3. Mesures de la résilience et de la tolérance des arbres au pâturage

Ce travail s'intéresse à l'effet de l'espèce et de l'intensité de pâturage sur la résilience et la tolérance des arbres fourragers post-pâturage. Il est donc nécessaire de mesurer l'évolution de la biomasse consommable, ainsi que l'intensité de pâturage, pour chaque arbre fourrager de la parcelle.

La modélisation de la biomasse consommable a été réalisée en trois étapes :

- (1) une mesure des volumes en m³ de chaque arbre de la parcelle ;
- (2) une mesure de la biomasse en g de MS de chaque arbre de la parcelle, cette donnée étant obtenue via l'établissement d'une relation linéaire reliant la biomasse au volume ;
- (3) la création d'un indice de résilience modélisant l'évolution de la biomasse consommable entre un état final et un état initial, séparés par un pâturage.

3.1 Mesure des volumes

Le volume en m³ a été obtenu pour chaque arbre de la parcelle à partir du logiciel QGIS Development Team (2022) (version 3.22.11 'Białowieża'). Plus précisément, grâce à la méthode de la photogrammétrie précédemment décrite, les photos du drone ont été assemblées en un modèle numérique de terrain, i.e. un raster géo-référencé dont l'altitude de chaque pixel était connue. À partir de ce fichier, un polygone a été tracé autour de chaque arbre du fichier. L'extension « Volume Calculation Tool » (version 0.4) a ensuite comparé une altitude de référence à l'altitude de chacun des pixels du polygone, déterminant ainsi le volume occupé par l'arbre. Ces volumes seront désignés par le terme « Volumes Qgis » dans la suite du rapport.

Une des limites de cette mesure consiste dans le fait que le logiciel ne soustrait pas la partie tronc non feuillé au volume. Cependant, la taille en têtards permet d'avoir un tronc relativement court, occupant un volume négligeable (figure 11). Enfin, afin de s'assurer de la fiabilité des volumes Qgis, une comparaison entre ces derniers et des volumes calculés à la main, à partir des mesures manuelles de hauteur et de diamètre, a été réalisée. Une description plus détaillée de cette analyse est présente dans la suite du rapport.



FIGURE 11 : Photos avant et après pâturage d'un mûrier blanc (© G. Mesbahi).

3.2 Modèle statistique reliant la biomasse et le volume

Afin d'obtenir la biomasse (en g de MS) de tous les arbres fourragers, un modèle linéaire a été créé reliant les biomasses mesurées manuellement et leurs volumes Qgis respectifs. Le modèle a été établi via une fonction lm dans RStudio Team (2022) (version 4.2.1.). La qualité du modèle a été testée en vérifiant la normalité, l'indépendance et l'équivariance des résidus. L'équation ainsi obtenue permet de calculer les biomasses de chaque arbre de la parcelle à partir des volumes Qgis.

3.3 Indice de résilience

Les étapes précédentes ont permis d'obtenir la biomasse consommable pour les 157 arbres étudiés, aux cinq dates de passage du drone : le 01/07/2021, le 29/07/2021, le 01/07/2022, le 26/07/2022 et enfin le 12/09/2022. Ces biomasses sont utilisées pour calculer l'évolution de la biomasse consommable entre un état initial et un état final, représentée par l'indice de résilience calculé de la manière suivante :

$$\text{Indice de résilience} = 100 \times \frac{\text{Biomasse finale} - \text{Biomasse initiale}}{\text{Biomasse initiale}}$$

3.4 Mesure de l'intensité de pâturage

Enfin, les analyses nécessitaient de connaître également, pour les 157 arbres étudiés, l'intensité de pâturage subi. Celle-ci est définie comme un degré de pression de pâturage et correspond à un nombre de bouchées prélevées par arbre. Afin d'obtenir ce nombre de bouchées, un suivi visuel des bovins sur la parcelle a été mené lors des pâturages, selon une méthode de scans précédemment décrite (voir section 2.3). Puis les arbres ont été regroupés en quatre groupes d'intensité de pâturage, selon le nombre de bouchées subies au pâturage :

- TF (Très Faible) correspond au groupe d'intensité de pâturage nulle. Il regroupe les arbres qui n'ont pas été pâturés, i.e. 0 bouchées ;
- F (Faible) correspond au groupe d'intensité faible. Il regroupe les arbres qui ont été peu pâturés, i.e. entre 1 à 4 bouchées ;
- M (Moyen) correspond au groupe d'intensité moyenne. Il regroupe les arbres qui ont été moyennement pâturés, entre 5 à 26 bouchées ;
- T (Total) correspond au groupe d'intensité forte. Il regroupe les arbres intégralement effeuillés avec retrait des jeunes pousses, simulant un pâturage artificiel intensif.

La décision de ne pas conserver le nombre de bouchées brutes subies par arbre mais de réaliser ce regroupement a été prise afin d'améliorer le modèle statistique réalisé. En effet, la dispersion des données brutes empêchait la création d'un modèle fiable. De plus, le regroupement permettait également de prendre en considération les arbres effeuillés, ces arbres n'ayant pas subi de bouchées lors du pâturage, en l'absence de biomasse consommable ; ce qui était impossible en utilisant les données brutes.

4. Analyse statistique

Plusieurs analyses statistiques ont été réalisées afin d'étudier la capacité de résilience et de tolérance des arbres fourragers :

- (1) l'objectif de la première analyse est d'analyser la fiabilité des volumes mesurés par Qgis (QGIS Development Team, 2022) ;
- (2) une seconde analyse statistique a été conduite pour étudier l'effet de l'intensité de pâturage et de l'espèce ligneuse sur la résilience et la tolérance des arbres fourragers au pâturage. Elle est divisée en deux parties : une première étude de la résilience et de la tolérance de l'arbre un an après le pâturage de juillet 2021 ; et une seconde étude sur une durée de deux mois après le pâturage de juillet 2022 ;
- (3) enfin, une troisième analyse statistique a été réalisée pour conclure sur la préférence alimentaire des bovins pour certaines espèces ligneuses. Cette étude permet notamment d'interpréter l'effet de la taille de 1 mètre 10, en hiver, entre deux pâturages, qui peut biaiser le résultat concernant l'interaction entre les variables explicatives, pour la seconde analyse.

Les trois analyses statistiques ont été faites sur RStudio (RStudio Team, 2022 ; R Core Team, 2022).

4.1 Vérification de la fiabilité des mesures de volume

Afin de vérifier la fiabilité des volumes Qgis, une comparaison a été réalisée entre les volumes mesurés manuellement pour 85 arbres et leurs volumes Qgis respectifs. Ce calcul a été fait à l'aide des mesures des diamètres et des hauteurs réalisées en pré-pâturage 2021 et 2022 (voir section 2.1). Le volume foliaire de l'arbre est assimilable à un cône (figure 12), il a donc été calculé de la manière suivante :

$$\text{Volume} = \frac{1}{3} \times \pi \times \frac{d^2}{4} \times h$$

où d correspond au diamètre moyen de l'arbre, calculé comme la moyenne du diamètre Sud-Nord et du diamètre Ouest-Est ; et h correspond à la hauteur de l'arbre, soit la différence entre la hauteur maximale de l'arbre et la hauteur de la première branche (figure 12). Un coefficient de corrélation a ensuite été calculé pour déterminer la correspondance des volumes Qgis avec les volumes calculés à la main.

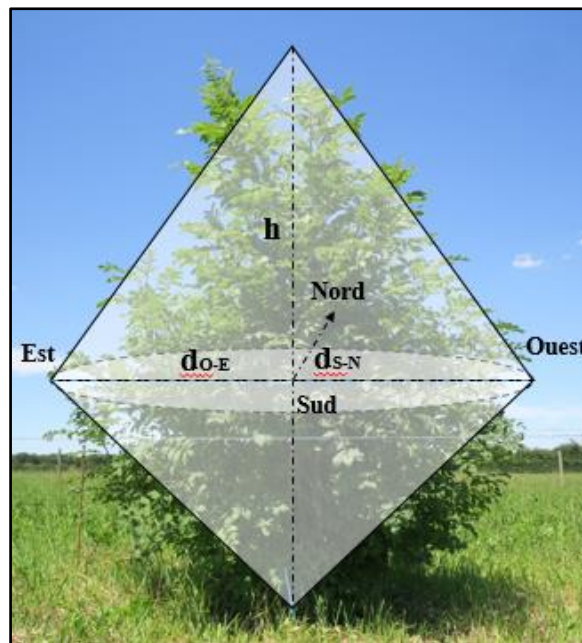


FIGURE 12 : Représentation schématique d'un arbre fourrager.

4.2 Analyse de la résilience et de la tolérance des arbres fourragers au pâturage

- (1) L'objectif de cette première analyse est d'étudier l'effet de l'espèce et de l'intensité de pâturage sur la capacité de résilience et de tolérance des arbres fourragers un an après le pâturage de juillet 2021. L'indice de résilience est calculé de la manière suivante :

$$\text{Indice de résilience} = 100 \times \frac{B_{01_07_2022} - B_{01_07_2021}}{B_{01_07_2021}}$$

où $B_{01_07_2022}$ est la biomasse consommable de l'arbre après pâturage, le 01/07/2022 et $B_{01_07_2021}$ la biomasse consommable avant pâturage, le 01/07/2021.

(2) L'objectif de cette seconde étude est de déterminer l'effet de l'espèce et de l'intensité de pâturage sur la résilience et la tolérance de l'arbre au pâturage deux mois après le pâturage en juillet 2022. L'indice de résilience est calculé de la manière suivante :

$$\text{Indice de résilience} = 100 \times \frac{B_{12_09_2022} - B_{01_07_2022}}{B_{01_07_2022}}$$

où $B_{12_09_2022}$ est la biomasse consommable après pâturage, le 12/09/2022 et $B_{01_07_2022}$ la biomasse consommable avant pâturage, le 01/07/2022.

Pour ces deux analyses, un modèle ANOVA à deux facteurs fixes a été créé. Celui-ci permet d'expliquer la variable « indice de résilience » selon deux variables explicatives :

- l'intensité de pâturage avec les quatre modalités présentées précédemment : TF, F, M, T ;
- l'espèce avec les quatre modalités : Frêne, Orme, Aulne et Mûrier.

Il a également été envisagé de s'intéresser à une troisième variable explicative « Bloc ». En effet, le dispositif met en place deux blocs d'expérimentation, et il est intéressant de déterminer si ceux-ci ont un effet sur l'indice de résilience. Cependant, l'observation des deux graphiques illustrant la dispersion de l'indice de résilience selon les blocs (figure 13) montre une moyenne et une dispersion des données quasiment identique entre les deux blocs. De plus, une comparaison de l'indice de résilience par groupes d'intensité de pâturage et par bloc a également été menée, grâce à un test t de Student. Celui-ci n'a pas montré de différence significative dans la production de biomasse, par espèce, entre les deux blocs. Ces analyses laissent à penser que le bloc n'a pas d'effet sur la variable à expliquer, cette variable a donc été écartée pour éviter un biais de sur-ajustement du modèle.

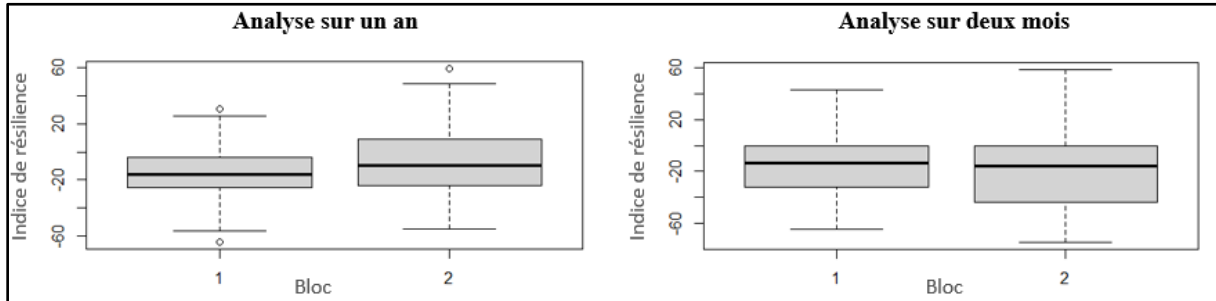


FIGURE 13 : Box-plots de l'indice de résilience selon la variable explicative « Bloc ».

Enfin, pour les deux analyses, des comparaisons multiples avec méthode de correction de Holm-Bonferroni ont été réalisées pour les deux variables explicatives. Ces compléments d'analyse étudient la similarité dans les comportements de résilience entre les quatre groupes d'espèces ou d'intensité de pâturage ; ce qui permet de conclure sur de potentiels regroupements lorsque les comportements adoptés sont identiques.

4.3 Analyse des préférences alimentaires

L'objectif de cette dernière analyse est de déterminer si les bovins ont privilégié certaines espèces ligneuses lors des pâturages 2021 et 2022. Deux ANOVA à un facteur fixe ont été réalisées, permettant de conclure sur l'effet de la variable explicative « Espèce » sur la variable à expliquer « nombre de bouchées ». Pour cette analyse, les arbres effeuillés manuellement ont été écartés de l'analyse. En effet, ces arbres ne possèdent plus aucune biomasse consommable disponible pour les animaux lors des pâturages ; ils n'ont donc pas été consommés.

Résultats

1. Vérification de la fiabilité des calculs de volume

Le coefficient de corrélation entre les volumes Qgis et les volumes calculés à la main est de 0,83. La proximité de cette valeur avec 1 indique une similarité forte entre les deux types de volume (figure 14). Cette analyse démontre donc la fiabilité des volumes mesurés par Qgis (QGIS Development Team, 2022).

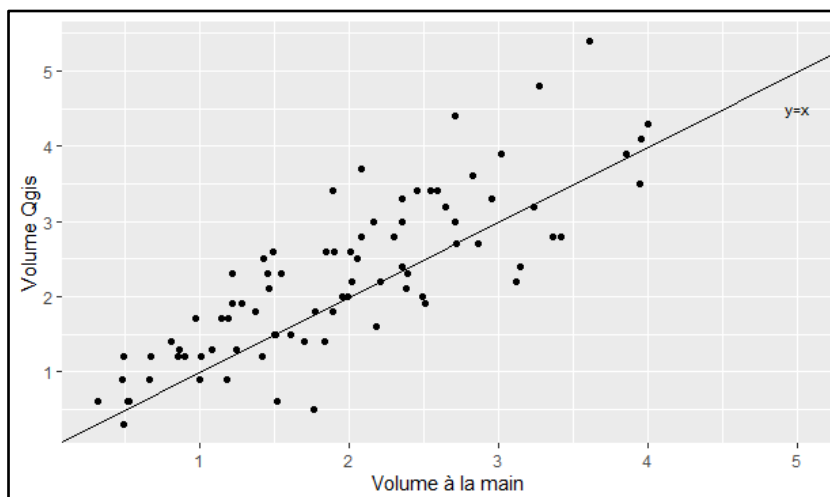


FIGURE 14 : Représentation graphique de la dispersion des volumes Qgis en fonction des volumes calculés à la main.

2. Analyse de la résilience et de la tolérance des arbres fourragers post-pâturage

2.1 Résilience et tolérance un an après le pâturage de juillet 2021

Dans un premier temps, l'analyse statistique ne montre pas d'effet significatif de l'interaction entre la variable « Espèce » et la variable « Intensité de pâturage » (tableau 1).

TABLEAU 1 : Résultats de l'ANOVA pour l'étude de l'effet de l'espèce et de l'intensité de pâturage sur l'indice de résilience un an après le pâturage.

Variable explicative	p-valeur	Df	F-valeur
Espèce * Intensité	0,101	8	1,71
Espèce	$1,72 \cdot 10^{-12}$ (***) ³	3	23,42
Intensité	$4,23 \cdot 10^{-5}$ (***)	3	8,22

Graphiquement, il semblerait que les arbres les plus pâturés présentent un indice de résilience plus faible et que, de manière générale, les frênes communs et les mûriers blancs soient moins résilients que les ormes Lutèce et les aulnes de Corse, un an après le pâturage de juillet 2021 (figure 15). Afin de confirmer ces observations graphiques et d'affiner ces premiers résultats, un nouveau modèle a été créé, qui ne prend pas en considération l'interaction mais uniquement les effets principaux de l'espèce et de l'intensité sur l'indice de résilience.

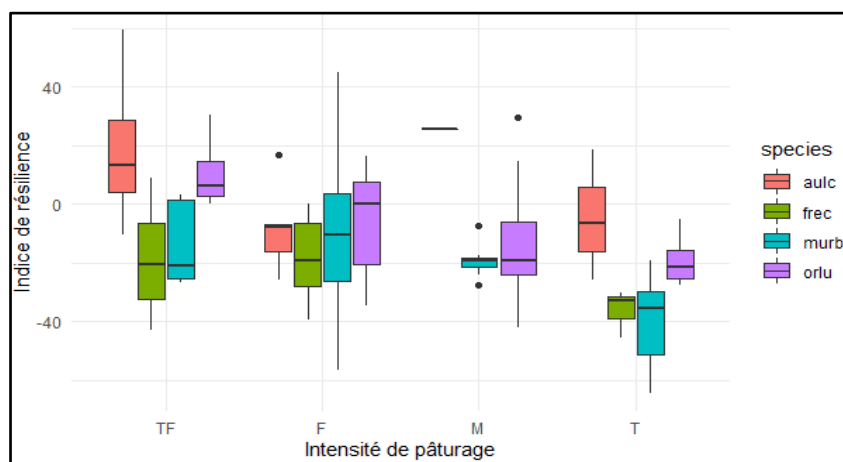


FIGURE 15 : Box-plots de l'indice de résilience un an post-pâturage par modalité d'intensité de pâturage et par espèce d'arbre.

(TF : pas de pâturage ; F : intensité faible ; M : intensité moyenne ; T : intensité forte, aulc : aulne de Corse, frec : frêne commun, murb : mûrier blanc, orlu : orme Lutèce).

³ (*) correspond à une différence significative : $p < 0,05$, (**) hautement significative : $p < 0,01$ et (***) très hautement significative : $p < 0,0001$

2.1.1 Effet de l'espèce sur la résilience et la tolérance

L'espèce d'arbre a un effet sur l'indice de résilience, i.e. sur l'évolution de la biomasse consommable sur un an. Une analyse des comparaisons multiples, avec méthode de correction de Holm-Bonferroni, permet de conclure sur les comportements adoptés par chaque espèce (tableaux 2 et 3). Un regroupement des espèces adoptant des comportements similaires a été réalisé (figure 16).

TABLEAU 2 : Résultats des comparaisons multiples pour la détermination de la similarité dans les comportements de résilience entre les espèces d'arbres à partir des p-valeurs.

	Aulne	Frêne	Mûrier
Frêne	1,5.10 ⁻¹⁰ (***)		
Mûrier	5,6.10 ⁻⁹ (***)	0,50	
Orme	1,8.10 ⁻⁶ (***)	0,14	0,39

TABLEAU 3 : Comparaison de l'indice de résilience moyen (en %) par espèce.

	Effectif	Moyenne ± écart-type
Aulne	34	11,47 ± 20,69
Frêne	42	-19,46 ± 14,14
Mûrier	40	-16,70 ± 21,74
Orme	41	-11,30 ± 17,44

Quel que soit l'intensité de pâturage, l'orme Lutèce, le mûrier blanc et le frêne commun ont, sur un an, un indice de résilience similaire et négatif. Cela signifie que pour ces trois espèces, la biomasse consommable au 1^{er} juillet 2022 est inférieure à la biomasse consommable au 1^{er} juillet 2021. En moyenne, l'orme perd 11% de sa biomasse initiale, le mûrier 17% et le frêne 19,5%. À l'inverse, les aulnes de Corse ont un indice de résilience positif, ce qui traduit un gain de biomasse entre 2022 et 2021 de 11,5%. Pour conclure, en moyenne, les ormes, les frênes et les mûriers ne sont pas résilients au pâturage de juillet 2021, à l'inverse des aulnes dont la biomasse consommable finale n'est pas uniquement similaire mais supérieure à la biomasse consommable initiale.

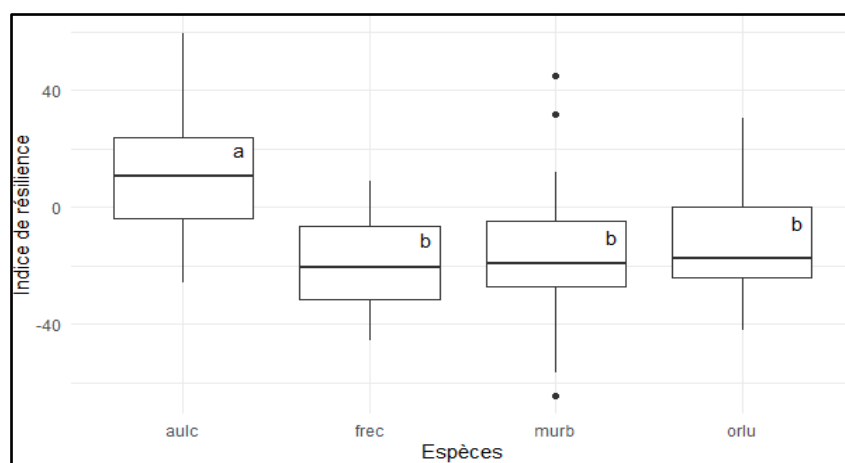


FIGURE 16 : Box-plots de l'indice de résilience un an post-pâturage par espèce d'arbre. (*aulc* : aulne de Corse, *frec* : frêne commun, *murb* : mûrier blanc, *orlu* : orme Lutèce). Les lettres définissent les groupes de comportement similaire.

2.1.2 Effet de l'intensité de pâturage sur la résilience et la tolérance

L'analyse des comparaisons multiples (tableaux 4 et 5) permet de regrouper les groupes d'intensité de pâturage engendrant un comportement de résilience similaire (figure 17).

TABLEAU 4 : Résultats des comparaisons multiples pour la détermination de la similarité dans les comportements de résilience entre les groupes d'intensité de pâturage à partir des p-valeurs.

	Faible	Moyenne	Forte
Nulle	0,0117 (*)	0,0084 (**)	$2,4 \cdot 10^{-5}$ (***)
Moyenne	0,623		
Forte	0,0349 (*)	0,0895	

TABLEAU 5 : Comparaison de l'indice de résilience moyen (en %) par groupe d'intensité de pâturage.

	Effectif	Moyenne \pm écart-type
Nulle	57	-0,20 \pm 23,38
Faible	49	-12,16 \pm 19,47
Moyenne	33	-14,41 \pm 16
Forte	18	-26,44 \pm 18,8

Les arbres non pâturés ont, en moyenne, un indice de résilience sur un an proche de 0. Cela signifie que sans pâturage l'arbre est résilient : en 2022, il obtient une biomasse similaire à celle initiale de 2021. L'arbre n'est plus résilient dès lors qu'il est pâturé. En effet, quel que soit son intensité, le pâturage provoque une diminution de l'indice de résilience entre 2021 et 2022, ce qui traduit une perte de biomasse entre les deux années (figure 18). L'effet de l'intensité de pâturage sur l'indice de résilience est similaire pour une intensité faible et moyenne ; et également pour une intensité moyenne et forte (figure 17). Cela signifie, qu'en moyenne, un pâturage entre 1 à 26 bouchées provoque une perte de biomasse annuelle similaire, soit environ 13%. De même, un pâturage entre 5 à 26 bouchées a le même effet sur la perte de biomasse annuelle qu'un effeuillage complet de l'arbre, avec élimination des jeunes pousses ; soit une perte de 20,4% de sa biomasse initiale. Cependant, on observe une différence entre les indices de résilience des arbres pâturés avec une faible ou une forte intensité. Cela signifie qu'un pâturage entre 1 à 4 bouchées et un effeuillage complet de l'arbre, avec élimination des jeunes pousses, ont un impact différent sur la production de la biomasse consommable ; la biomasse diminuant respectivement de 12,2% et 26,5%.

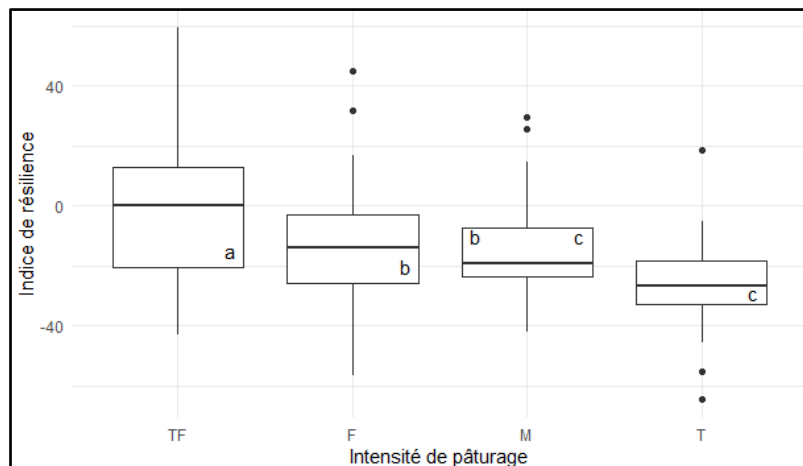


FIGURE 17 : Box-plots de l'indice de résilience un an post-pâturage par intensité de pâturage. (TF : pas de pâturage, F : intensité faible, M : intensité moyenne, T : intensité forte). Les lettres définissent les groupes de comportement similaire.

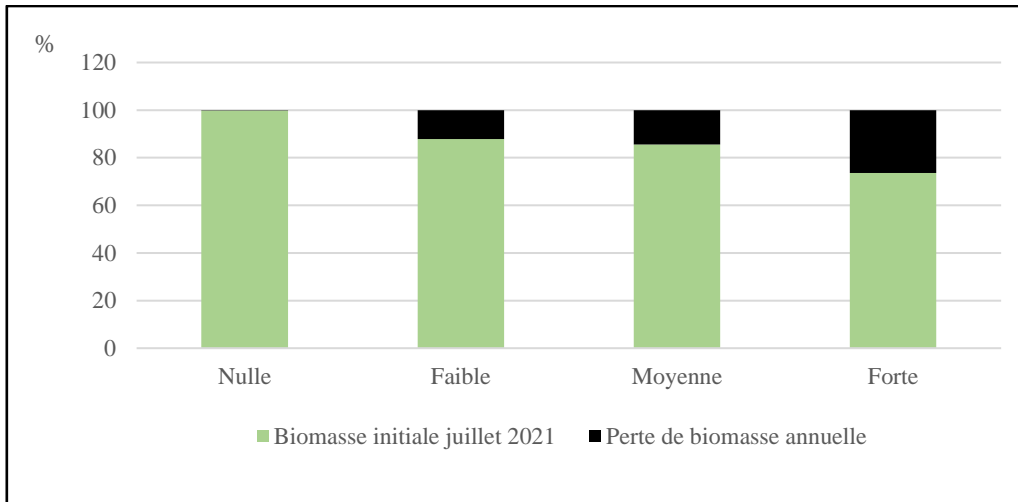


FIGURE 18 : Pourcentage de perte de biomasse annuelle par rapport à la biomasse initiale pré-pâturage, selon l'intensité de pâturage.

2.2 Résilience et tolérance deux mois après le pâturage de juillet 2022

Une analyse similaire a été réalisée, non plus sur un délai d'un an, mais sur un délai de deux mois post-pâturage de juillet 2022. Elle ne démontre pas non plus d'effet significatif de l'interaction entre la variable « Espèce » et la variable « Intensité de pâturage » (tableau 6).

TABLEAU 6 : Résultats de l'ANOVA pour l'étude de l'effet de l'espèce et de l'intensité de pâturage sur l'indice de résilience deux mois après le pâturage.

Variable explicative	p-valeur	Df	F-valeur
Espèce * Intensité	0,943	7	0,32
Espèce	$3,84 \cdot 10^{-13}$ (***)	3	24,93
Intensité	$< 2 \cdot 10^{-16}$ (***)	3	32,87

Graphiquement, il semblerait à nouveau que l'indice de résilience diminue lorsque l'intensité de pâturage augmente. De plus, les mûriers blancs paraissent plus résilients deux mois après le pâturage de juillet 2022 que les autres espèces (figure 19). Afin de confirmer ces observations graphiques et de conclure sur les résultats obtenus, un second modèle a été étudié, ne prenant en considération que les effets principaux de l'espèce et de l'intensité sur l'indice de résilience.

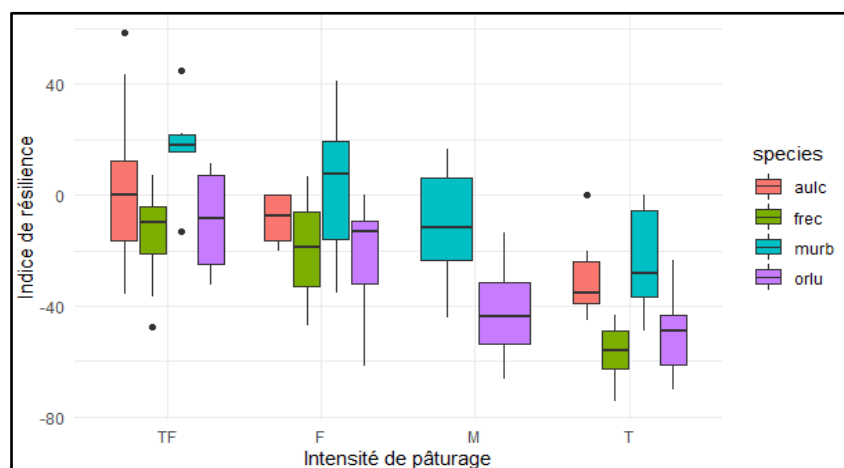


FIGURE 19 : Box-plots de l'indice de résilience deux mois post-pâturage par modalité d'intensité de pâturage et par espèce d'arbre.

(TF : pas de pâturage ; F : intensité faible ; M : intensité moyenne ; T : intensité forte, aulc : aulne de Corse, frec : frêne commun, murb : mûrier blanc, orlu : orme Lutèce).

2.2.1 Effet de l'espèce sur la résilience et la tolérance

L'analyse des comparaisons multiples (tableaux 7 et 8) permet de regrouper les espèces qui présentent un comportement de résilience similaire. Cette comparaison permet la distinction de trois groupes avec une capacité de résilience différente (figure 20).

TABLEAU 7 : Résultats des comparaisons multiples pour la détermination de la similarité dans les comportements de résilience entre les groupes d'intensité de pâturage à partir des p-valeurs.

	Aulne	Frêne	Mûrier
Frêne	0,0126 (*)		
Mûrier	0,9153	0,0079 (**)	
Orme	$6,4 \cdot 10^{-7}$ (***)	0,0126 (*)	$1,4 \cdot 10^{-7}$ (***)

TABLEAU 8 : Comparaison de l'indice de résilience moyen (en %) par espèce.

	Effectif	Moyenne \pm écart-type
Aulne	34	$-5,56 \pm 22,43$
Frêne	42	$-20,68 \pm 21,29$
Mûrier	40	$-5,00 \pm 24,96$
Orme	41	$-34,55 \pm 21,40$

Quelle que soit l'intensité de pâturage, toutes espèces confondues, l'arbre fourrager perd en moyenne de la biomasse entre juillet 2022 et septembre 2022. L'aulne de corse et le mûrier blanc ont un indice de résilience similaire et négatif, démontrant une perte de biomasse relativement faible de l'ordre de 5%. Les frênes communs ont une diminution, en moyenne, de 20,5% de leur biomasse initiale. L'orme Lutèce est l'espèce avec l'indice de résilience le plus faible, avec une perte sur deux mois de 34,5% de sa biomasse initiale.

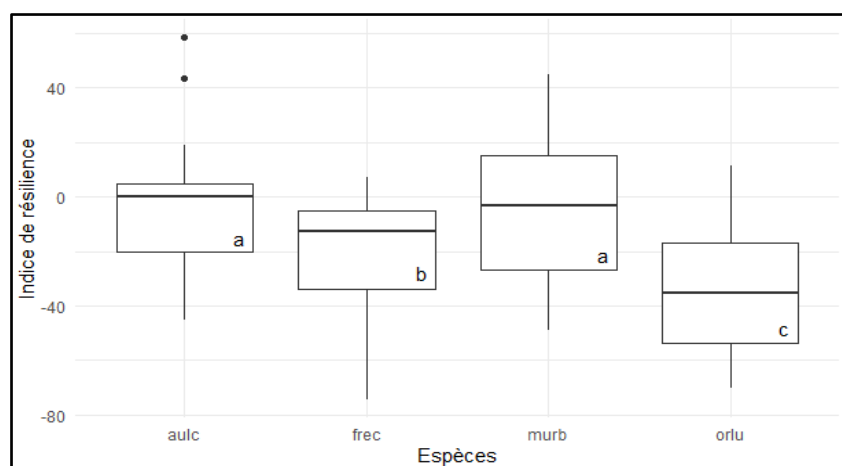


FIGURE 20 : Box-plots de l'indice de résilience deux mois post-pâturage par espèce d'arbre. (aulc : aulne de Corse, frec : frêne commun, murb : mûrier blanc, orlu : orme Lutèce). Les lettres définissent les groupes de comportement similaire.

2.2.2 Effet de l'intensité de pâturage sur la résilience et la tolérance

Enfin, l'analyse des comparaisons multiples (tableaux 9 et 10) permet de rassembler les groupes d'intensité de pâturage engendrant un comportement de résilience similaire deux mois après le pâturage de juillet 2022 (figure 21).

TABLEAU 9 : Résultats des comparaisons multiples pour la détermination de la similarité dans les comportements de résilience entre les groupes d'intensité de pâturage à partir des p-valeurs.

	Faible	Moyenne	Forte
Nulle	0,1615	$8,1 \cdot 10^{-6}$ (***)	$9,5 \cdot 10^{-12}$ (***)
Moyenne	0,0054 (**)		
Forte	$1,2 \cdot 10^{-6}$ (***)	0,1077	

TABLEAU 10 : Comparaison de l'indice de résilience moyen (en %) par groupe d'intensité de pâturage.

	Effectif	Moyenne \pm écart-type
Nulle	67	$-4,51 \pm 19,59$
Faible	32	$-10,95 \pm 23,98$
Moyenne	26	$-28,83 \pm 23,04$
Forte	32	$-39,75 \pm 20,44$

Avec ou sans pâturage, l'arbre perd de la biomasse consommable entre le 1^{er} juillet 2022 et le 12 septembre 2022 (figure 22). Si les arbres non pâturés ont un indice de résilience, sur deux mois, plus faible que celui des arbres pâturés, cet indice reste négatif. Cela signifie que, sans pâturage, l'arbre n'est pas résilient et subit une perte de biomasse sur 2 mois de l'ordre de 4,5%. Cependant, la diminution de la biomasse consommable provoquée par un pâturage d'intensité faible est considérée comme similaire à celle des arbres non pâturés (figure 21) ; soit en moyenne une perte de 7,7% de la biomasse initiale. Enfin, l'effet sur la résilience de l'arbre d'une intensité moyenne et forte de pâturage est également identique (figure 21). Cela signifie qu'un pâturage entre 5 à 26 bouchées a le même effet sur l'indice de résilience sur deux mois qu'un effeuillage complet de l'arbre, avec élimination des jeunes pousses ; soit une perte en moyenne de 34% de la biomasse initiale. Cependant, une différence est observée entre les indices de résilience des arbres pâturés avec une faible et une moyenne intensité ainsi qu'entre ceux pâturés avec une faible et une forte intensité.

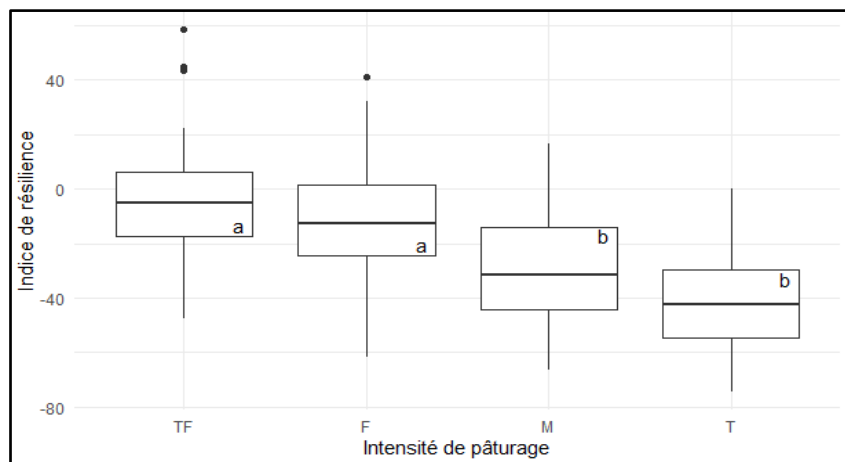


FIGURE 21 : Box-plots de l'indice de résilience deux mois post-pâturage par intensité de pâturage. (TF : pas de pâturage, F : intensité faible, M : intensité moyenne, T : intensité forte). Les lettres définissent les groupes de comportement similaire.

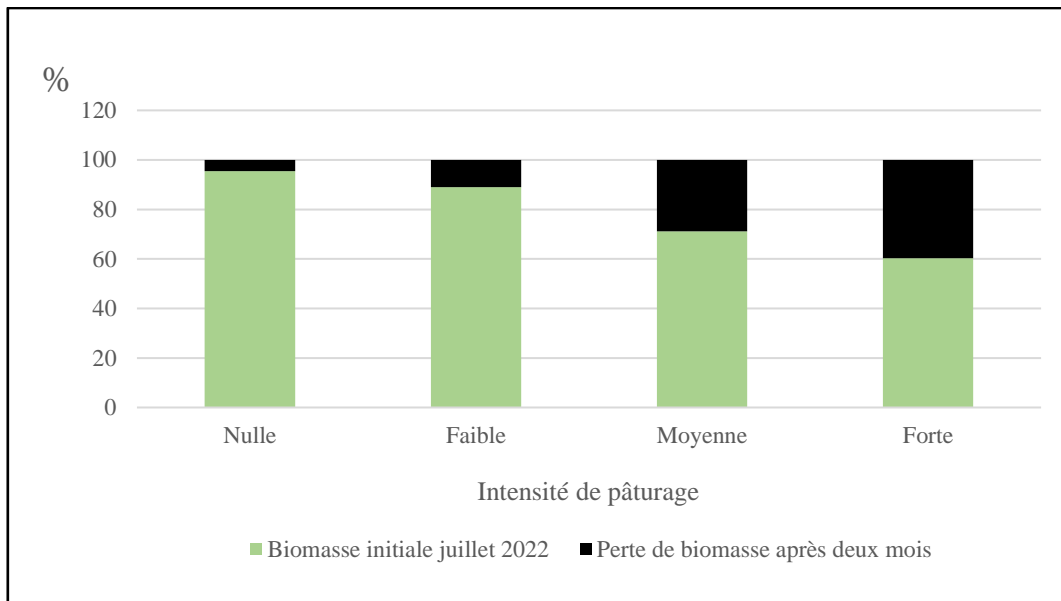


FIGURE 22 : Pourcentage de perte de biomasse deux mois post-pâturage par rapport à la biomasse initiale de l'arbre pré-pâturage, selon l'intensité de pâturage.

Pour conclure, avec ou sans pâturage, l'arbre n'est pas résilient deux mois après le pâturage. Cependant, pour un pâturage d'une intensité supérieure à 4 bouchées, la perte de biomasse, i.e. le degré de tolérance de l'arbre au pâturage, diminue mais semble similaire entre un pâturage d'une intensité moyenne et forte.

3. Analyse des préférences alimentaires

Pour les pâturages 2021 et 2022, l'ANOVA à un facteur fixe démontre que l'espèce végétale influence le nombre de bouchées subies par l'arbre (tableau 11). Une comparaison multiple, avec méthode de correction de Holm-Bonferroni, entre les quatre espèces d'arbre permet de conclure sur un ordre de préférence alimentaire des bovins lors du pâturage de juillet 2021 (tableaux 12 et 13) et lors du pâturage de juillet 2022 (tableaux 14 et 15).

TABLEAU 11 : Résultats de l'ANOVA pour l'étude de l'effet de l'espèce sur le nombre de bouchées lors des pâturages 2021 et 2022.

Analyse	p-valeur	Dl	F-valeur
Pâturage 2021			
Espèce	$6,38.10^{-13}$ (***)	3	24,99
Pâturage 2022			
Espèce	$1,62.10^{-8}$ (***)	3	15,33

3.1 Pâturage 2021

TABLEAU 12 : Résultats des comparaisons multiples pour la détermination de la similarité dans le nombre de bouchées subies lors du pâturage 2021 entre les espèces d'arbres à partir des p-valeurs.

	Aulne	Frêne	Mûrier
Frêne	0,861		
Mûrier	0,014 (*)	0,014 (*)	
Orme	$8,6 \cdot 10^{-11}$ (***)	$2,6 \cdot 10^{-11}$ (***)	$4,5 \cdot 10^{-5}$ (***)

TABLEAU 13 : Comparaison du nombre de bouchées moyen par espèce d'arbre lors du pâturage 2021.

	Effectif	Moyenne ± écart-type
Aulne	31	0,61 ± 1,45
Frêne	39	0,77 ± 1,13
Mûrier	34	3,26 ± 4,34
Orme	35	7,34 ± 5,76

Lors du pâturage de juillet 2021, le nombre de bouchées subies est significativement identique entre les frênes et les aulnes, avec en moyenne 0,7 bouchée subie par arbre. Les mûriers et les ormes subissent un nombre de bouchées différent. En effet, l'orme est l'espèce qui a été majoritairement consommée, avec une consommation moyenne de 7 bouchées ; suivie du mûrier avec en moyenne 3 bouchées (figure 23).

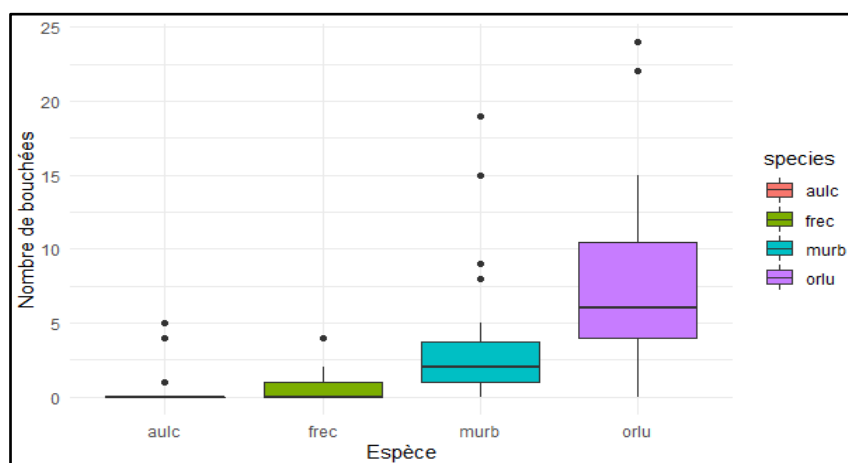


FIGURE 23 : Box-plots du nombre de bouchées lors du pâturage 2021 par espèce d'arbre. (aulc : aulne de Corse, frec : frêne commun, murb : mûrier blanc, orlu : orme Lutèce).

3.2 Pâturage 2022

TABLEAU 14 : Résultats des comparaisons multiples pour la détermination de la similarité dans le nombre de bouchées subies lors du pâturage 2022 entre les espèces d'arbres à partir des p-valeurs.

	Aulne	Frêne	Mûrier
Frêne	1		
Mûrier	$2,5 \cdot 10^{-5}$ (***)	$5,9 \cdot 10^{-6}$ (***)	
Orme	$7,2 \cdot 10^{-5}$ (***)	$2,5 \cdot 10^{-5}$ (***)	1

TABLEAU 15 : Comparaison du nombre de bouchées moyen par espèce d'arbre lors du pâturage 2022.

	Effectif	Moyenne \pm écart-type
Aulne	28	$0,21 \pm 0,63$
Frêne	35	$0,08 \pm 0,28$
Mûrier	30	$5,13 \pm 6,48$
Orme	32	$4,69 \pm 4,55$

Lors du pâturage de juillet 2022, l'orme et le mûrier ont été privilégiés par les bovins, et ce de façon similaire, avec en moyenne 5 bouchées subies par arbre. Le frêne et l'aulne ont été très peu pâturés avec une consommation moyenne de 0,1 bouchée par arbre (figure 24).

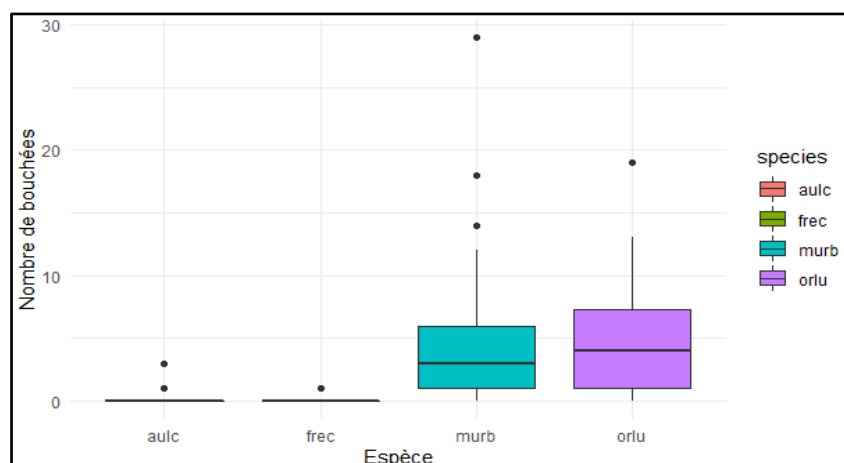


FIGURE 24 : Box-plots du nombre de bouchées lors du pâturage 2022 par espèce d'arbre. (aulc : aulne de Corse, frec : frêne commun, murb : mûrier blanc, orlu : orme Lutèce).

Discussion

L'objectif de ce travail est de déterminer l'effet de l'intensité de pâturage et de l'espèce sur la capacité de résilience et de tolérance de l'arbre au pâturage un an après le pâturage de juillet 2021 et deux mois après le pâturage de juillet 2022.

1. Analyse de la résilience et de la tolérance des arbres fourragers un an après le pâturage de juillet 2021

1.1 Variabilité de la pression de pâturage selon les espèces

L'analyse des préférences alimentaires des bovins lors du pâturage 2021 démontre une hiérarchisation de consommation entre les espèces d'arbres. L'orme Lutèce est majoritairement consommé avec une moyenne de 7 bouchées par arbre ; suivi du mûrier blanc avec une moyenne de 3 bouchées. Les aulnes de Corse et les frênes communs ont été peu pâturés avec une moyenne d'une bouchée par arbre.

Il convient ici de rappeler que le système de mesure du nombre de bouchées subies par l'arbre est un scan visuel de la parcelle à un instant t. L'observateur se déplace selon un chronométrage précis et consigne les interactions constatées dans son champ de vision. Ainsi, l'arbre peut subir un nombre supplémentaire de bouchées mais l'observateur se déplaçant dans la parcelle, elles ne sont pas visibles et ne sont donc pas comptabilisées. Le nombre de bouchées consignées est donc avant tout un indicateur de la fréquence moyenne de consommation de l'arbre par le bovin, et non une valeur précise de la biomasse totale consommée. Malgré cette limite, la méthode d'expérimentation choisie est scientifiquement validée puisque plusieurs auteurs l'ont utilisée dans des études antérieures portant sur le comportement alimentaire d'animaux au pâturage (Ginane et al., 2003; Gbêliho Zoffoun et al., 2011; Charpentier et al., 2016). Enfin, la similarité des résultats obtenus avec Vandermeulen et al. (2018 a) concernant la faible consommation du frêne commun par les bovins confirme la fiabilité de la méthode.

Les préférences alimentaires des bovins pour l'orme et le mûrier ne sont pas surprenantes puisque ces deux espèces sont utilisées à des fins fourragères depuis plusieurs siècles (Haas et al., 1998; Thiébault, 2005; Urbanek Krajnc et al., 2019). Le rejet du frêne commun par les bovins lors du pâturage est surprenant puisqu'il est également une espèce fourragère utilisée par le passé (Sigaut, 1987; Thiébault, 2005). Cependant, il est possible que ces études fassent référence à une consommation à l'auge. En effet, les tiges feuillées étaient régulièrement coupées, séchées, stockées puis distribuées en hiver aux animaux en stabulation (Haas et al., 1998; Martin et al., 2011). Le séchage pourrait entraîner des modifications de la composition nutritive des feuilles, rendant ainsi le frêne plus appétible en tant que fourrage. Ces relations étant encore peu étudiées, il est difficile de conclure sur cette hypothèse (Vandermeulen et al., 2018 b). Enfin, la présence d'autres espèces potentiellement plus appétibles comme l'orme ou le mûrier peut également limiter l'intérêt des bovins pour le frêne lors du pâturage.

1.2 Effet de l'espèce sur la résilience et la tolérance

L'analyse sur un an démontre une résilience au pâturage uniquement de la part des aulnes de Corse. À l'inverse, les frênes communs, les ormes Lutèce et les mûriers blancs ont subi une perte de biomasse similaire entre 2021 et 2022, ils ne sont donc pas résilients un an après le pâturage.

1.2.1 Aulne de Corse

L'unique espèce à démontrer de la résilience un an après le pâturage de 2021 est l'aulne de Corse. En effet, les aulnes ont en moyenne un indice de résilience de 11,5 % ; ce qui signifie que la biomasse en juillet 2022 est supérieure à celle de juillet 2021 avec un gain de 11,5%. Ce résultat peut s'expliquer dans un premier temps par les conditions climatiques favorables à sa croissance. L'aulne de Corse est une espèce d'origine méditerranéenne, endémique du Sud-Ouest de l'Italie et des montagnes du centre Sud de la Corse (Hall et al., 1990; Innangi et al., 2017). Ces régions sont caractérisées par des températures annuelles élevées entre 15 à 17°C. La pluviométrie annuelle est variable selon les régions, entre 600 et 2000 mm, et est répartie en deux pics de précipitations, un à l'automne et l'autre au printemps. Les étés sont généralement chauds et très secs, avec des températures qui peuvent avoisiner les 40°C (Mouillot et al., 2008; Scocco et al., 2016; Fratianni et al., 2017). Or, à Lusignan, le total des précipitations de juin à août 2021 est d'environ 181 mm, avec une moyenne trimestrielle pour les températures maximales estivales de 24,3°C (figure 25). Les conditions climatiques ne sont donc pas limitantes pour l'aulne de Corse.

De plus, les résultats montrent qu'en moyenne les aulnes ont été moins pâturés que les ormes et les mûriers. Durant l'été 2021, l'absence de stress abiotiques, pâturage ou sécheresse, permet aux aulnes de Corse de stocker une quantité élevée de sucres sous forme d'hydrates de carbone (Kupferschmid et al., 2013). Ces ressources et les conditions climatiques favorables au printemps 2022 permettent aux aulnes de croître rapidement et d'obtenir une biomasse en juillet 2022 supérieure à celle de 2021. Cependant, la faiblesse de pâturage empêche de conclure sur la résilience de l'aulne de Corse au pâturage, même si le gain de croissance observé laisse penser qu'un stress lié à du pâturage serait peu limitant.

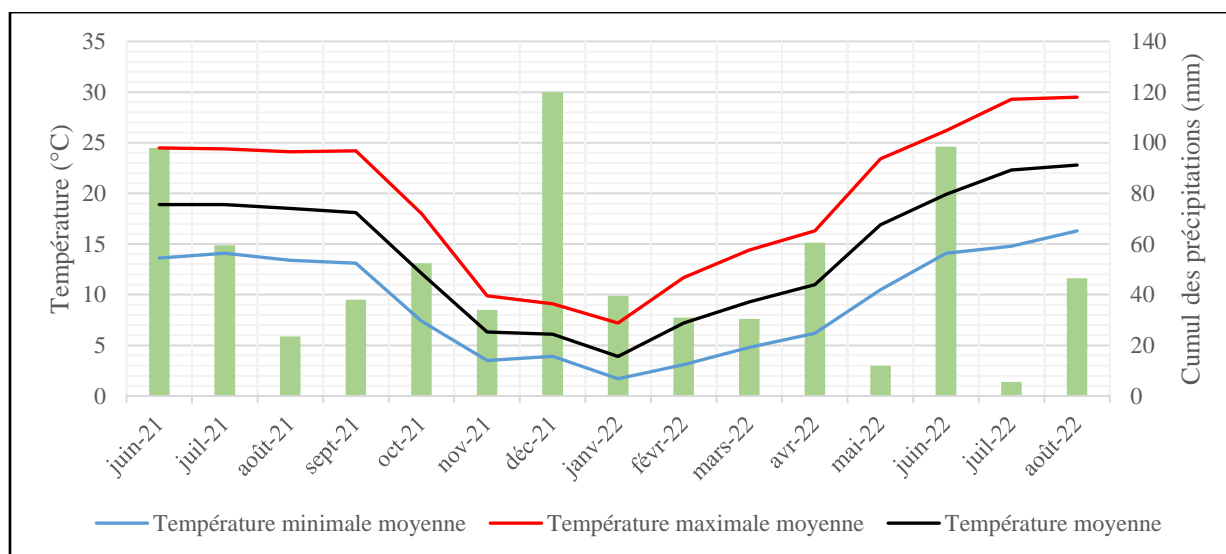


FIGURE 25 : Données climatiques mensuelles de juin 2021 à août 2022 à Lusignan.

Toutes les données climatiques de ce rapport ont été obtenues à partir de la station « Lusignan » du logiciel Climatik (2022) (version 2.2.7).

1.2.2 Frêne commun

Malgré une faible pression de pâturage, les frênes subissent une perte de biomasse entre 2021 et 2022 identique à celles des ormes et des mûriers, espèces ayant subi une pression de pâturage plus forte. Les conditions climatiques n'expliquent pas ce résultat, puisqu'elles ne sont pas limitantes. En effet, *Fraxinus excelsior* L. est une espèce présente dans une large gamme d'habitats tempérés avec des conditions environnementales variables (Dobrowolska et al., 2011). Espèce mésophile, elle est cependant tolérante au stress hydrique du fait de tissus malléables, tolérant la déshydratation (Marigo et al., 2000). Les frênes communs ont besoin l'été d'un cumul moyen de précipitations de minimum 22 mm lors du mois le plus sec (Varol et al., 2021). Or, à Lusignan, le cumul des précipitations en juin, juillet et août 2021 est de respectivement 98, 59,5 et 23,5 mm (figure 25), ce qui répond aux exigences hydriques du frêne. Cependant, le cumul des précipitations en mai 2022 n'excède pas 12 mm, ce qui pourrait expliquer un retard de croissance. En effet, suite à la taille à 1 mètre 10 en mars 2022, l'arbre doit ré-initier une croissance en avril qu'un manque d'eau peut pénaliser. Cependant, les mois d'avril et de juin 2022 ont été pluvieux avec respectivement 60,5 mm et 98,5 mm (figure 25). La réserve en eau dans le sol aurait, à priori, dû être suffisante pour que l'arbre supporte le manque de précipitations en mai, jusqu'au retour de la pluie le mois suivant. De plus, les arbres ont également dû faire face à des gelées tardives observées en avril 2022 (figure 26). Celles-ci peuvent être particulièrement dommageables puisqu'elles surviennent en avril, lors de la période de débourrement des arbres (Vitasse, 2009). Mais les frênes de la parcelle n'avaient pas encore débourré (figure 27). Les feuilles étant toujours protégées, ces gelées n'auraient, à priori, pas impacté négativement l'espèce.

La croissance du frêne est fortement corrélée aux conditions pédologiques. Cette espèce est notamment exigeante en azote, en magnésium et en phosphore (Boshier et al., 2005; Dobrowolska et al., 2011). Il pourrait être intéressant d'analyser la composition du sol de la prairie pour déterminer si le manque d'un de ces éléments pourrait expliquer la perte de biomasse observée. Enfin, celle-ci pourrait aussi être liée à l'expansion en Europe de la chararose du frêne, une maladie fongique. En effet, elle provoque un flétrissement des feuilles en juillet qui s'accompagne généralement de nécroses visibles sur les tiges et le tronc (Gerarts et al., 2015; Husson, 2018). Ces dernières n'ayant pas été observées, pour le moment, sur les arbres de la parcelle, un suivi sur plusieurs années serait nécessaire pour s'assurer de la présence ou de l'absence de la maladie.

Pour conclure, plusieurs hypothèses peuvent expliquer la perte de biomasse annuelle observée chez les frênes communs. Du fait de l'absence de pâturage, il est difficile de juger de leur tolérance au pâturage même si la perte de biomasse observée en l'absence de pâturage laisse supposer que l'ajout d'un stress supplémentaire d'herbivorie risquerait d'accentuer ces pertes.

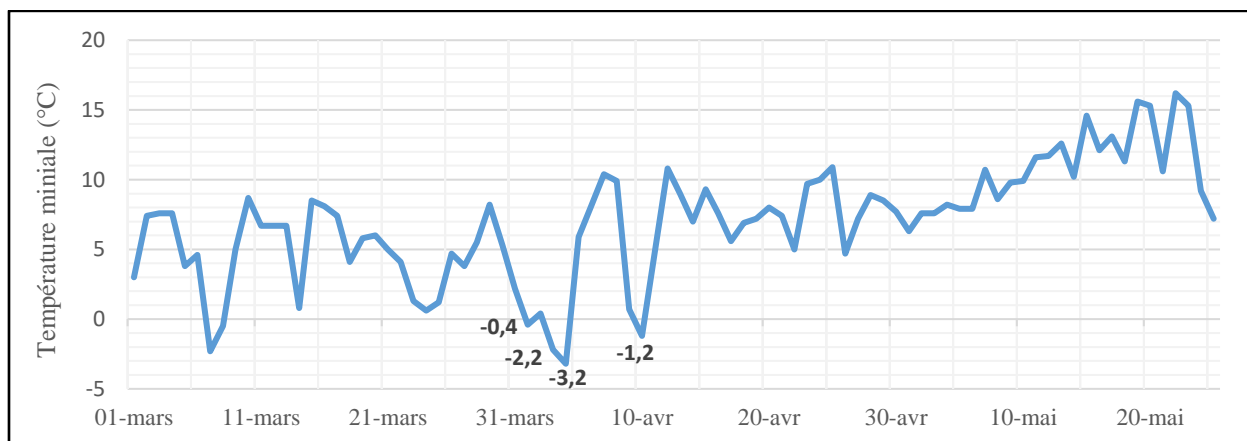


FIGURE 26 : Températures minimales journalières du 01 mars au 25 mai 2022 à Lusignan.

1.2.3 Mûrier blanc et orme Lutèce

Le mûrier blanc et l'orme Lutèce présentent un indice de résilience négatif identique à celui du frêne commun, illustrant une perte de biomasse d'environ 18%. Il a été démontré dans les paragraphes précédents que les conditions climatiques ne sont pas limitantes entre juillet 2021 et juillet 2022. Cependant, à l'inverse des frênes et des aulnes, les ormes et les mûriers ont subi une pression de pâturage supérieure. Il semblerait donc que le pâturage entraîne une perte de résilience un an après le pâturage initial. Cependant, les résultats obtenus pour le frêne commun nuancent cette conclusion. Un autre facteur abiotique pourrait également avoir une influence sur la perte de biomasse.

Le pâturage provoque une défoliation qui induit une croissance compensatoire de l'arbre. Cette repousse consomme une partie des réserves carbonées (Kupferschmid et al., 2013). La diminution de la biomasse entre juillet 2021 et 2022 laisse penser que les arbres des deux espèces n'ont pas été capables de synthétiser suffisamment de sucres avant octobre pour compenser totalement les pertes engendrées par la croissance compensatoire. Ainsi, le stock de réserves glucidiques en avril 2022 aurait été plus faible pour les espèces préférentiellement pâturées que pour les espèces peu pâturées, expliquant ainsi la perte de biomasse observée chez les ormes et les mûriers. Cette hypothèse est également considérée par Talamucci et al. (2002) pour expliquer une perte de biomasse plus importante après un pâturage en fin d'été que durant l'hiver. L'arbre aurait ré-initié une croissance compensatoire au début de l'automne, consommant ses réserves carbonées, qui n'auraient pas alors été disponibles pour la croissance au printemps suivant.

Enfin, l'analyse des préférences alimentaires démontre une prédilection pour l'orme Lutèce qui a donc subi une pression de pâturage supérieure au mûrier blanc. La similarité dans la perte de biomasse entre les deux espèces semble démontrer une meilleure tolérance au pâturage de l'orme Lutèce par rapport au mûrier blanc. Cependant, le mûrier est une espèce fourragère sélectionnée depuis plusieurs siècles en Asie pour nourrir les vers à soie (Urbanek Krajnc et al., 2019). La baisse de biomasse observée peut être due aux gelées tardives d'avril 2022 (figure 26), et non à une moins bonne tolérance au pâturage. En effet, les mûriers ont débourré plus tôt que les autres espèces, et les feuilles ont été brûlées par le gel (figure 27). Il a été démontré que les gels tardifs printaniers modifiaient les schémas de croissance de l'arbre, notamment en retardant la pousse de nouvelles feuilles (Chamberlain et al., 2021).

Pour conclure, dans des conditions climatiques non limitantes, l'orme Lutèce et le mûrier blanc sont tolérants au pâturage, ce qui explique leur utilisation fréquente comme arbres fourragers dans le passé. Cependant, l'exposition du mûrier blanc aux gelées printanières tardives aurait réduit sa croissance.



FIGURE 27 : Gauche : bourgeons d'un frêne commun, droite : feuilles de mûrier blanc brûlées par le gel, le 11 avril 2022 (© G. Mesbahi).

1.3 Effet de l'intensité de pâturage sur la résilience et la tolérance

L'analyse de la résilience et de la tolérance des arbres fourragers un an après le pâturage de juillet 2021 démontre que les arbres non pâturés ont une biomasse en juillet 2022 similaire à celle de juillet 2021. Cependant, le pâturage, quelle que soit son intensité, provoque une perte de biomasse sur un an. Cette diminution est considérée comme identique entre les arbres pâturés avec une intensité faible, i.e. subissant entre 1 à 4 bouchées, et moyenne, i.e. subissant entre 5 à 26 bouchées ; soit une perte en moyenne de 13%. La perte de biomasse entre les arbres pâturés avec une intensité moyenne et forte est également considérée comme similaire avec une perte en moyenne de 20,5%.

1.3.1 Absence de pâturage

En l'absence de pâturage, comme évoqué précédemment, la biomasse est identique entre juillet 2021 et juillet 2022. Les conditions climatiques non limitantes et l'absence de stress lié à l'herbivorie explique ce résultat. Il est cependant étonnant que l'arbre, en l'absence de stress, n'est pas eu un gain de biomasse. L'arbre non pâturé a crû sur un an, mais la taille à 1 mètre 10 en mars 2022 le ramène à une biomasse similaire à celle de mars 2021. Cette taille annuelle permet le maintien de matériel végétal consommable à une hauteur accessible pour les bovins et explique la similarité observée entre les biomasses finales et initiales des arbres non pâturés.

1.3.2 Pâturage

Dès lors qu'ils sont pâturés, les arbres subissent une perte de biomasse annuelle. En effet, l'étude démontre qu'un an après le pâturage, l'arbre n'est pas capable de réobtenir, en juillet 2022, une biomasse identique à celle pré-pâturage, en juillet 2021. Ce résultat nous permet de conclure sur l'absence de résilience des arbres fourragers un an après le pâturage, quel que soit son degré d'intensité. Espacer les pâturages non plus d'un an mais de deux ou trois ans pourrait permettre d'obtenir de la résilience. Par le passé, il était courant d'ététer, i.e. couper les branches latérales de l'arbre, pour obtenir du fourrage ligneux (Petit et al., 2004). La fréquence de cette pratique était en moyenne de 5 à 10 ans, voire de 2 à 6 ans pour les espèces à croissance rapide, pour offrir à l'arbre un délai de récupération suffisant (Candel-Pérez et al., 2022). L'ététage peut s'apparenter à un abroustissement artificiel et le délai entre chaque taille démontre la nécessité d'une récupération sur plusieurs années. Cependant, l'ététage est une pratique qui diminue plus drastiquement la biomasse que les pâturages réalisés en juillet 2021 et 2022. De ce fait, un délai de 2 ans entre deux pâturages pourrait déjà être suffisant pour augmenter la résilience des arbres fourragers. Enfin, il pourrait être intéressant de fertiliser les arbres fourragers pour améliorer leur croissance et donc leur résilience. En effet, la Chambre d'Agriculture Ariège (2021) préconise l'épandage annuel de fumier pour une bonne croissance du mûrier blanc. Cependant, certaines études affirment que la fertilisation des arbres n'améliore pas la croissance des arbres fourragers (Bendfeldt et al., 2001; Grado et al., 2001).

Malgré l'absence de résilience, il existe une variabilité dans la perte de biomasse annuelle selon l'intensité de pâturage. Il semblerait que l'intensité soit corrélée positivement à la perte de biomasse annuelle. Cependant, le regroupement en quatre groupes d'intensité est une limite de l'étude, car il entraîne une perte de précision. En effet, pour conclure sur la linéarité de la relation entre l'intensité de pâturage et la perte de tolérance, il pourrait être plus intéressant d'effectuer une jonction de la classe d'intensité moyenne en deux sous-groupes : un de 5 à 15 bouchées et un second de 16 à 26 bouchées. Cependant, du fait d'un manque d'effectif, il était impossible dans le cadre de cette étude de réaliser

cette séparation sans induire de biais statistiques. La tolérance de l'arbre au pâturage dépend du degré de défoliation. Selon Gill (1992), la régénérescence de l'arbre diminue à partir d'un taux de prélèvement foliaire de plus de 25%. Bourbouze et al. (1987) considèrent qu'une défoliation plus importante peut être tolérée, avec un seuil de défoliation qui devient impactant à partir d'une perte de 50% de la biomasse totale. Papanastasis et al. (1998) considèrent que les arbres caducifoliés peuvent supporter des taux de défoliation élevés, jusqu'à 90%. Enfin, Lewis (1980) démontre qu'un retrait inférieur à 50% de l'ensemble des aiguilles d'un conifère n'impacte pas sa croissance mais qu'à l'inverse, à partir de 75% la croissance est diminuée sur deux ans et qu'une défoliation complète du conifère augmente le risque de mortalité post-pâturage. Dans notre étude, le retrait de l'entièreté de la biomasse de l'arbre lors du pâturage, i.e. un pâturage à intensité forte, ne provoque pas la mort de l'arbre mais uniquement un retard de croissance plus important. Cependant, pour conclure avec certitude sur la pérennité des arbres selon les intensités de pâturage, il faudrait réaliser un suivi de biomasse sur deux ou trois ans au minimum.

Certaines hypothèses peuvent expliquer la corrélation observée entre l'accroissement de l'intensité de pâturage et l'augmentation de la perte de biomasse de l'arbre. Les arbres défoliés vont utiliser le stock d'hydrates de carbone non-structuraux (NSC), du fait de la baisse de photosynthèse, pour alimenter les processus de production de nouveau matériel végétal (Kupferschmid et al., 2013; Hartmann et al., 2016). Selon Wiley (2020), la vigueur de la repousse est liée à la concentration en NSC. En effet, plus l'intensité du pâturage est importante, plus l'arbre va consommer ses réserves de NSC pour assurer sa repousse. Le stock de réserves carbonées à reformer est donc d'autant plus conséquent que l'intensité de pâturage était forte. Ce qui se traduit au printemps suivant par des stocks en NCS plus faibles chez les arbres fortement pâturés la saison précédente. Ils obtiennent ainsi des biomasses finales en juillet 2022 moins importantes que celles des arbres moins pâturés en 2021. Cependant, selon Clarke et al. (2013) et Wiley (2020), le stockage en NSC peut ne pas être toujours corrélé à la vigueur de la repousse. Selon Aldea et al. (2006), la défoliation engendre une réduction de la capacité photosynthétique indirecte dans les tissus non endommagés par le pâturage. En effet, l'abroussement provoque la synthèse de molécules de défense qui vont entrer en compétition avec le métabolisme primaire pour l'utilisation de l'azote et du carbone. Il a ainsi été démontré que la modification du contenu pigmentaire de la plante suite à une situation de pâturage limitait l'efficacité du photosystème II, et donc du taux d'assimilation du carbone dans les feuilles endommagées. Enfin, l'endommagement des organes de transport peut aussi être une hypothèse dans la compréhension de l'accroissement de la perte de biomasse selon l'intensité de pâturage. En effet, l'abroussement peut engendrer une destruction ou une détérioration des conduits de la sève, et ce d'autant plus que l'intensité de pâturage est forte. Un manque de connexion entre des parenchymes ou un dysfonctionnement du phloème peuvent limiter la remobilisation des NSC et donc la vigueur de la croissance compensatoire (Wiley, 2020). Hillbrand (2019) démontre que la défoliation causée par des insectes endommage les canaux de transports chez certaines espèces ligneuses. La modification des fibres constitutives du xylème rend les parois plus minces, et donc moins rigides et circulaires. Ce phénomène peut rendre l'arbre plus sensible à des phénomènes de cavitation en cas de sécheresse, et alors limiter le transport de l'eau. Il a également été démontré que le diamètre des tubes criblés du phloème diminuait dans les branches défoliées, rendant le transport moins efficace. Ces mécanismes sont encore relativement méconnus, et des études complémentaires permettraient de mieux comprendre l'influence de la défoliation sur les organes et les processus physiologiques des arbres. Pour conclure, il est probable que ces différents mécanismes soient concomitants et que d'autres facteurs intrinsèques ou extrinsèques jouent également un rôle dans cette variation de la tolérance de l'arbre au pâturage selon son intensité.

1.4 Conclusions

Cette première analyse démontre l'absence de résilience des arbres fourragers un an après le pâturage de juillet 2021. Concernant le projet OasYs, ce résultat prouve qu'il pourrait être nécessaire d'espacer plus régulièrement les pâturages si l'on souhaite maintenir un système fourrager pérenne. Cependant, il est possible que malgré l'absence de résilience, l'arbre soit suffisamment tolérant pour supporter annuellement un pâturage. En effet, une intensité forte, i.e. une perte totale de biomasse, n'engendre pas de mortalité sur un an. Il semblerait donc que l'arbre soit tolérant au pâturage quel que soit l'intensité de celui-ci. Cependant, un suivi de cette expérimentation sur deux ou trois années pourrait permettre de conclure plus précisément sur la pérennité des arbres fourragers. Enfin, le choix de l'espèce influence le pâturage et la tolérance de l'arbre. Les aulnes de Corse sont bien adaptés mais semblent peu attractifs pour les bovins à l'inverse du mûrier blanc et de l'orme Lutèce qui sont tolérants au pâturage. La difficulté de croissance observée chez le frêne commun n'est pas expliquée et la compréhension de ce comportement devra être approfondie par des études supplémentaires.

2. Analyse de la résilience et de la tolérance des arbres fourragers deux mois après le pâturage de juillet 2022

2.1 Variabilité de la pression de pâturage selon les espèces

Lors du pâturage 2022, les bovins ont également consommé préférentiellement le mûrier blanc et l'orme Lutèce, avec en moyenne 5 bouchées subies par arbre. Le frêne commun et l'aulne de Corse ont été peu pâturés, avec en moyenne une bouchée subie par arbre.

2.2 Effet de l'espèce sur la résilience et la tolérance

L'analyse démontre qu'aucune espèce d'arbre n'est résiliente deux mois après le pâturage de juillet 2022. Cependant, la diminution de biomasse entre juillet et septembre 2022 est variable selon les espèces. Le mûrier blanc et l'aulne de Corse ont perdu similairement 5% de leur biomasse initiale, le frêne commun en moyenne 20,7% et l'orme Lutèce 34,5%.

2.2.1 Frêne commun et orme Lutèce

Le frêne commun est une espèce présente dans une large gamme d'environnements sous climat tempéré (Marigo et al., 2000). De même, l'orme Lutèce est un croisement de différentes variétés dont notamment l'orme champêtre, espèce également adaptée à des climats tempérés (San-Miguel-Ayaz et al., 2016). Or, l'été 2022 à Lusignan a été sec, 5,5 mm de précipitations en juillet (figure 25), et chaud avec des pics de températures de 37 à 40°C durant juillet et août (figure 28). Ces conditions climatiques limitantes ont pu provoquer un stress hydrique chez ces deux espèces hygrophiles (Dobrowolska et al., 2011; Rodríguez-Calcerrada et al., 2017), expliquant la perte de biomasse observée entre juillet 2022 et septembre 2022. Plusieurs études démontrent que le manque d'eau et l'exposition à de fortes chaleurs provoquent l'accroissement de la transpiration et limitent la croissance du frêne commun (Kerr et al., 2004; Roibu et al., 2020).

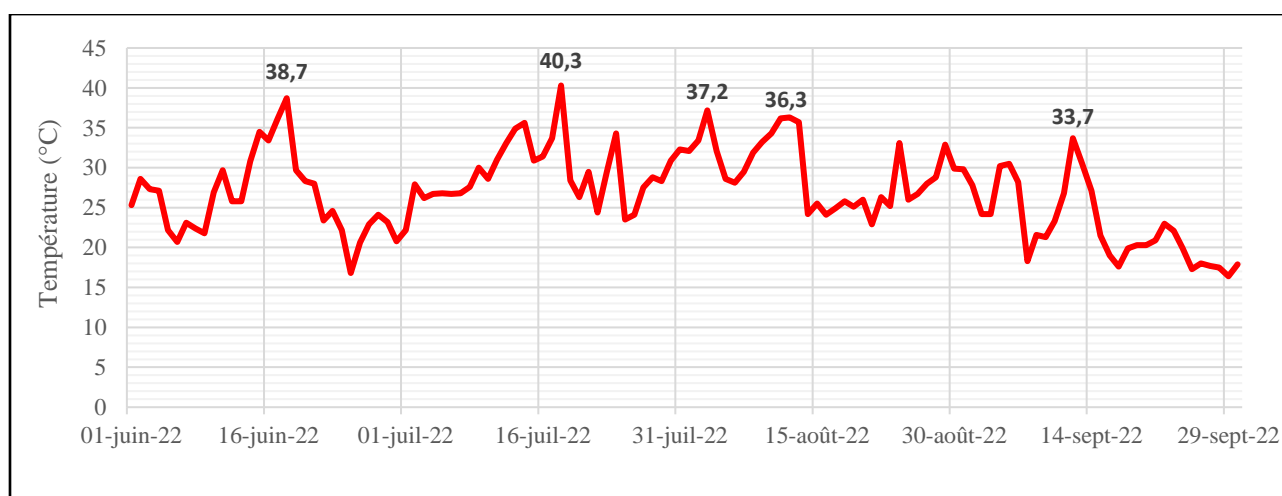


FIGURE 28 : Températures maximales journalières de juin à septembre 2022 à Lusignan.

Enfin, l'analyse démontre que la diminution de biomasse est plus importante chez l'orme Lutèce. Ce résultat peut s'expliquer par le fait que l'espèce a été plus consommée lors du pâturage que le frêne commun. Pour conclure, lorsque les conditions climatiques sont plus limitantes, le frêne commun et l'orme Lutèce sont peu tolérants au pâturage. En effet, le frêne perd quasiment 21% de biomasse et l'ajout d'un stress supplémentaire, provoqué par l'herbivorie, augmenterait cette diminution. Il faudrait étudier l'évolution de la biomasse de l'orme Lutèce, dans ces conditions climatiques, sur un à deux ans post-pâturage 2022 pour conclure sur sa tolérance au pâturage sur le long terme.

2.2.2 Aulne de Corse et mûrier blanc

L'aulne de Corse et le mûrier blanc ont une perte de biomasse similaire et relativement faible. Ces deux espèces partagent une niche écologique commune. En effet, le mûrier blanc est d'origine asiatique mais il est fréquemment cultivé dans des régions méditerranéennes où l'aulne de Corse est endémique (Karatassiou et al., 2008; Papanastasis et al., 2008; Innangi et al., 2017). Le climat méditerranéen est caractérisé par un été sec et chaud, avec des pics de température pouvant aller jusque 35-40°C (Mouillot et al., 2008; Scocco et al., 2016; Fratianni et al., 2017). L'aulne de Corse et le mûrier blanc sont donc tolérants à des épisodes de sécheresse et de stress hydrique réguliers (Hall et al., 1990; Karatassiou et al., 2008; Innangi et al., 2017) et cette adaptation peut expliquer la perte de biomasse moins conséquente que chez le frêne commun ou l'orme Lutèce. En effet, les espèces ligneuses méditerranéennes utilisent différentes stratégies d'adaptation pour survivre aux sécheresses estivales comme le développement d'un système racinaire profond ou encore la limitation de la transpiration par des modifications morphologiques de la feuille ou par une diminution de la taille des stomates ... (De Micco et al., 2012; Ackah et al., 2021). Il a également été démontré que les arbres méditerranéens stoppent leur croissance durant l'été pour la reprendre à l'automne, lorsque les conditions climatiques ne sont plus limitantes (De Micco et al., 2012; Tixier et al., 2020). Ainsi, leur adaptation à des sécheresses estivales récurrentes rend l'aulne de Corse et le mûrier blanc plus tolérants à un pâturage estival, lorsque les conditions climatiques sont limitantes. Cependant, un pâturage plus tardif, en septembre, pourrait alors être plus dommageable pour ces deux espèces.

De plus, l'analyse des préférences alimentaires des bovins lors du pâturage 2022 démontre que l'aulne de Corse et le frêne commun ont subi un prélèvement faible. A l'inverse, la pression de pâturage subie par l'orme Lutèce et le mûrier blanc était plus forte. Malgré une consommation et donc une défoliation plus importante, les mûriers blancs subissent une perte de biomasse similaire à celle des aulnes de Corse peu pâturés. Ce résultat témoigne de la tolérance des mûriers blancs au pâturage. Cette plante est cultivée en Asie depuis plus de 4 500 ans comme aliment fourrager pour les vers à soie (Urbanek Krajnc et al., 2019). Les plantes sont donc sélectionnées depuis des années selon des critères fourragers, ce qui expliquerait leur tolérance au pâturage.

2.3 Effet de l'intensité de pâturage sur la résilience et la tolérance

L'analyse statistique de la résilience des arbres fourragers deux mois après le pâturage de juillet 2022 démontre une perte de biomasse identique entre septembre et juillet 2022 pour les arbres non pâturés et ceux pâturés avec une intensité faible, soit respectivement -4,5 % et -11%. La perte de biomasse est également similaire pour les arbres pâturés avec une intensité moyenne et forte, soit -29% et -40%.

2.3.1 Influence des conditions climatiques

La similarité dans la diminution de biomasse sur deux mois entre un arbre non pâturé et un arbre ayant subi une pression de pâturage faible permet de conclure qu'une perte de 8% de la biomasse est dû aux conditions environnementales, notamment le climat, et non au pâturage. En effet, comme précisé dans les paragraphes précédents, les conditions estivales de 2022 sont limitantes, avec un manque de précipitations par rapport à 2021 en mai et juillet 2022 (figure 29) ; ainsi que des pics de températures durant juillet, août et septembre 2022 (figure 29). Selon Dobbertin (2005), dans des situations de stress, l'arbre va réduire prioritairement la croissance de la tige afin de focaliser l'ensemble des produits de la photosynthèse dans le maintien de ses fonctions vitales. Le manque d'eau peut engendrer une modification comportementale de l'arbre, qui va limiter sa croissance. Cette hypothèse permet d'expliquer la perte de biomasse observée chez les arbres non pâturés et ceux pâturés à faible intensité entre septembre et juillet 2022.

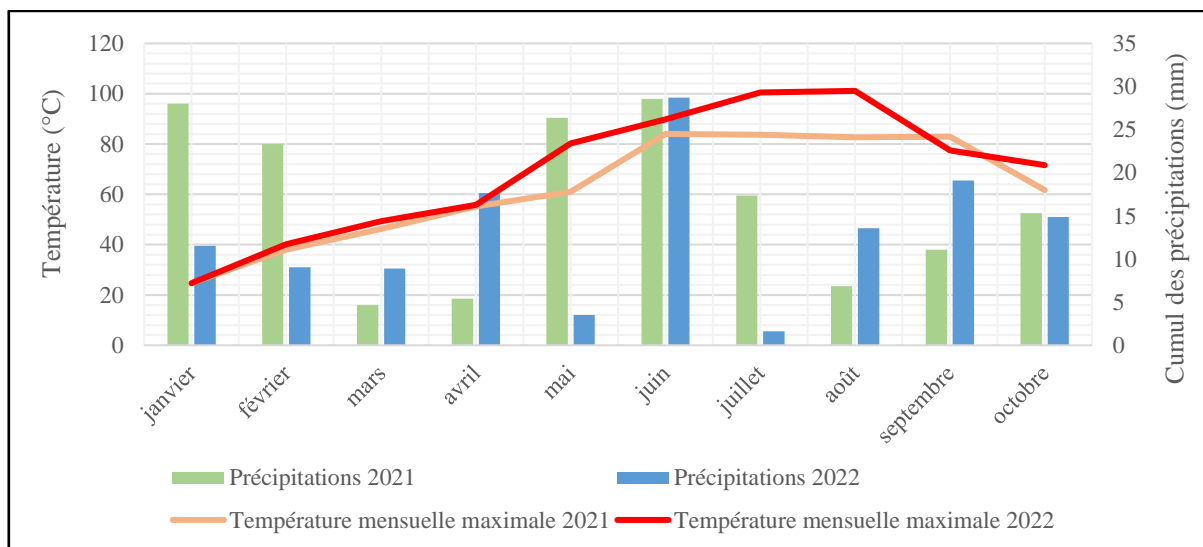


FIGURE 29 : Comparaison des températures maximales mensuelles et du cumul mensuel des précipitations entre 2021 et 2022 à Lusignan.

Cependant, il est également envisageable que la perte de biomasse observée chez les arbres non pâturés soit due à une imprécision dans le calcul des volumes. Par exemple, une augmentation de la vitesse de vent lors du passage du drone en septembre pourrait engendrer des variations dans les fichiers générés et donc dans les volumes mesurés informatiquement. Cependant, l'équation reliant les volumes et les biomasses est calibrée sur une large gamme de données, de 2021 et 2022, dont la validité a été testée. L'hypothèse de l'influence du climat sur la repousse semble donc plus probable, d'autant plus que les conditions de l'été 2022 sont différentes de celle de l'été 2021 qui était représentatif des conditions climatiques habituelles de la région.

2.3.2 Influence du pâturage

Notre analyse conclut qu'à partir d'une intensité de pâturage provoquant une défoliation relative à 4 bouchées, la croissance de l'arbre diminue du fait du pâturage. En effet, la perte de biomasse pour les arbres pâturés à moyenne et forte intensité est significativement différente de celle des arbres pâturés à faible intensité. Si l'on considère que 8% des pertes sont dues aux conditions climatiques, cela signifie qu'à partir d'une intensité moyenne, le pâturage provoque une perte de biomasse de 26% après deux mois post-pâturage.

Cependant, l'analyse ne nous permet pas de conclure sur l'existence d'une relation linéaire entre l'augmentation de l'intensité de pâturage et la diminution de la capacité de repousse sur deux mois. En effet, l'analyse montre l'effet similaire d'un prélèvement entre 5 à 26 bouchées et d'une élimination totale de la biomasse consommable sur la production de biomasse sur deux mois. Le choix du regroupement en quatre groupes d'intensité explique cette limite. Pour compléter ce résultat, il faudrait gagner en précision dans le degré d'intensité du pâturage en dissociant le groupe d'intensité moyenne en deux sous-groupes, ce qui n'était pas faisable dans cette étude d'un point de vue statistique.

2.4 Conclusions

Pour conclure, dans des conditions climatiques limitantes, températures extrêmes et stress hydrique, un délai de deux mois post-pâturage n'est pas suffisant pour permettre à l'arbre de synthétiser assez de matériel végétal pour atteindre une biomasse similaire à celle pré-pâturage ; et donc d'être résilient au pâturage. Pour un pâturage à intensité faible ou en l'absence de pâturage, le manque d'eau et les hautes températures limitent la croissance. L'augmentation de la pression de pâturage jusqu'à un seuil provoquant une défoliation relative à environ 4 bouchées accroît la limitation de la croissance. Enfin, l'analyse démontre l'importance de sélectionner une espèce fourragère adaptée aux conditions climatiques. Dans le cas de périodes estivales sèches, les espèces méditerranéennes sont à privilégier du fait de leur adaptation, les rendant plus tolérantes au pâturage.

Selon Roibu et al. (2020), des conditions climatiques limitantes provoquent la fermeture des stomates, engendrant ainsi une diminution de la photosynthèse et donc de la production d'hydrates de carbone. Ceux-ci étant utilisés l'année suivante pour assurer la croissance de l'arbre, cette limitation entraîne une perte de croissance l'année suivante. De plus, si les vaisseaux de transport de la sève du jeune bois ont subi de la cavitation, l'arbre va privilégier la synthèse de nouveaux vaisseaux, préalablement à la synthèse de nouvelles feuilles. Il semblerait donc que l'exposition à des conditions climatiques limitantes entrave la croissance annuelle de l'arbre. Pour étudier ces comportements, il pourrait être envisageable de réaliser un nouveau passage de drone, en pré-pâturage juillet 2023. L'étude de la variation de la biomasse des arbres fourragers entre le 01 juillet 2022 et le 01 juillet 2023 pourrait permettre d'étudier leur repousse sur un an, lorsque les conditions climatiques sont limitantes.

Contribution personnelle

Afin de mener à bien ce travail de recherche, l'étudiante a été amenée à réaliser toute une série d'activités enrichissantes. Elle a procédé à un état des lieux des connaissances sur le sylvopastoralisme et l'utilisation d'arbres fourragers via des recherches bibliographiques. Elle a également pris une part active aux expérimentations estivales dans le cadre du projet OasYs : passages du drone, effeuillage et retrait des pousses de plusieurs essences durant l'été et l'automne 2022, suivi comportemental des bovins lors des matinées de pâturage, récolte journalière des fèces, participation à la traite des vaches laitières, broyage et mise en pot des échantillons avant envoi au laboratoire ... Elle a développé de manière autonome des compétences informatiques, via l'utilisation du logiciel Qgis (QGIS Development Team, 2022), et statistiques afin d'analyser de façon adéquate les résultats obtenus avec RStudio (RStudio Team, 2022). Enfin, elle a fait preuve de réflexion et d'esprit critique dans l'interprétation des résultats. Dans ce but, plusieurs ressources ont été mobilisées. L'étudiante a effectué des recherches dans la littérature, a participé à un séminaire sur l'agroforesterie au sein du site INRAE de Lusignan, et a également, à plusieurs reprises, contacté des chercheurs extérieurs à l'unité pour leur présenter son travail échanger sur les résultats obtenus.

Conclusion

La résilience des arbres fourragers au pâturage varie selon des facteurs intrinsèques et extrinsèques. Afin de participer à l'approfondissement des connaissances sur le sujet, ce travail de recherche s'intéresse à l'influence de l'intensité de pâturage et de l'espèce sur la capacité de résilience de l'arbre fourrager suite à un pâturage de 5 matinées par des bovins. Les résultats démontrent l'absence de résilience des arbres fourragers, quel que soit l'intensité de pâturage. Espacer les périodes de pâturage de 2 ou 3 ans pourrait offrir à l'arbre un délai de récupération plus conséquent, et donc potentiellement une meilleure résilience.

Cependant, l'étude a établi que la tolérance de l'arbre diminuait avec l'augmentation de l'intensité de pâturage ; l'arbre étant tolérant même en cas d'intensité forte puisque les défoliations complètes n'ont pas entraîné de mortalité. La corrélation négative de la vigueur de la croissance compensatoire avec l'intensité de pâturage peut être expliquée par plusieurs hypothèses. Une augmentation de la pression de pâturage provoquerait une utilisation plus importante des hydrates de carbone stockés, limitant ainsi le stock disponible au printemps pour la synthèse de nouvelles feuilles. De plus, la défoliation engendrée par l'abrutissement limite les capacités photosynthétiques de l'arbre et endommage ses vaisseaux de transport ; ce qui limite son développement sur le long terme. Des recherches supplémentaires sont à réaliser pour valider ces hypothèses et mieux comprendre ces mécanismes.

Enfin, l'espèce a aussi une influence sur le degré de tolérance de l'arbre au pâturage, étroitement liée aux conditions climatiques. Lorsque celles-ci sont favorables, i.e. environ 800 mm de précipitations annuelles et l'absence de températures estivales extrêmes, l'aulne de Corse, le mûrier blanc et l'orme champêtre ne sont pas limités dans leur croissance et sont tolérants au pâturage. A l'inverse, le frêne commun présente une perte de biomasse plus importante post-pâturage, même si celle-ci reste assez faible, environ 20%, pour considérer l'espèce comme tolérante au pâturage. Enfin, lorsque les conditions climatiques deviennent limitantes, avec une baisse de la pluviométrie et des pics de température autour des 40°C en été, l'adaptation des espèces méditerranéennes, comme l'aulne de Corse ou le mûrier blanc, les rend plus aptes à tolérer le pâturage. Il est donc primordial de sélectionner des espèces ligneuses fourragères adaptées aux conditions climatiques locales si l'on souhaite rendre une pâture sylvopastorale pérenne.

Références bibliographiques

- Ackah M., Shi Y., Wu M., Wang L., Guo P., Guo L., Jin X., Li S., Zhang Q., Qiu C., Lin Q. & Zhao W., 2021. Metabolomics Response to Drought Stress in *Morus alba* L. Variety Yu-711. *Plants* **10**(8), 1636, DOI:10.3390/plants10081636.
- Aldea M., Hamilton J.G., Resti J.P., Zangerl A.R., Berenbaum M.R., Frank T.D. & DeLucia E.H., 2006. Comparison of photosynthetic damage from arthropod herbivory and pathogen infection in understory hardwood saplings. *Oecologia* **149**(2), 221–232, DOI:10.1007/s00442-006-0444-x.
- Allcock K.G. & Hik D.S., 2004. Survival, growth, and escape from herbivory are determined by habitat and herbivore species for three Australian woodland plants. *Oecologia* **138**(2), 231–241, DOI:10.1007/s00442-003-1420-3.
- Anderson G.W., Hawke M. & Moore R.W., 1985. Pine needle consumption and bark stripping by sheep grazing annual pastures in young stands of widely spaced *Pinus radiata* and *P. pinaster*. *Agroforestry systems* **3**(1), 37–45.
- Animut G. & Goetsch A.L., 2008. Co-grazing of sheep and goats : Benefits and constraints. *Small Ruminant Research* **77**(2–3), 127–145, DOI:10.1016/j.smallrumres.2008.03.012.
- Archibald S. & Bond W.J., 2003. Growing tall vs growing wide : tree architecture and allometry of *Acacia karroo* in forest, savanna, and arid environments. *Oikos* **102**(1), 3–14.
- Aubron C., Noël L. & Lasseur J., 2016. Labor as a driver of changes in herd feeding patterns: Evidence from a diachronic approach in Mediterranean France and lessons for agroecology. *Ecological Economics* **127**, 68–79, DOI:10.1016/j.ecolecon.2016.02.013.
- Ballina-Gómez H.S., Iriarte-Vivar S., Orellana R. & Santiago L.S., 2010. Compensatory growth responses to defoliation and light availability in two native Mexican woody plant species. *J. Trop. Ecol.* **26**(2), 163–171, DOI:10.1017/S0266467409990514.
- Balna J., Gonne B., Madi O.P. & Abel T., 2015. Pratiques sylvicoles des pasteurs transhumants dans les agroforêts sèches du Nord Cameroun (Afrique centrale). *International Journal of Innovation and Applied Studies* **13**(3), 643–655.
- Barbehenn R.V. & Peter Constabel C., 2011. Tannins in plant–herbivore interactions. *Phytochemistry* **72**(13), 1551–1565, DOI:10.1016/j.phytochem.2011.01.040.
- Barrios E., Valencia V., Jonsson M., Brauman A., Hairiah K., Mortimer P.E. & Okubo S., 2018. Contribution of trees to the conservation of biodiversity and ecosystem services in agricultural landscapes. *International Journal of Biodiversity Science, Ecosystem Services & Management* **14**(1), 1–16, DOI:10.1080/21513732.2017.1399167.
- Bartušková A., Filartiga A.L., Herben T., Qian J. & Klimešová J., 2021. Comparative analysis of root sprouting and its vigour in temperate herbs: anatomical correlates and environmental predictors. *Annals of Botany* **127**(7), 931–941, DOI:10.1093/aob/mcab030.
- Baumer M., 1997. *L'agroforesterie pour les productions animales*, Wageningen; Nairobi: Centre Technique de Coopération Agricole et Rurale ACP-UE ; International Centre for Research in Agroforestry, 341.
- Beckert M.R., Smith P., Lilly A. & Chapman S.J., 2016. Soil and tree biomass carbon sequestration potential of silvopastoral and woodland-pasture systems in North East Scotland. *Agroforest Syst* **90**(3), 371–383, DOI:10.1007/s10457-015-9860-4.
- Bellingham P.J. & Sparrow A.D., 2000. Resprouting as a life history strategy in woody plant communities. *Oikos* **89**(2), 409–416.
- Benavides R., Douglas G.B. & Osoro K., 2009. Silvopastoralism in New Zealand: review of effects of evergreen and deciduous trees on pasture dynamics. *Agroforest Syst* **76**(2), 327–350, DOI:10.1007/s10457-008-9186-6.
- Bendfeldt E.S., Feldhake C.M. & Burger J.A., 2001. Establishing trees in an Appalachian silvopasture: response to shelters, grass control, mulch, and fertilization. *Agroforestry Systems* **53**(3), 291–295, DOI:10.1023/A:1013367224860.
- Bergmeier E., Petermann J. & Schröder E., 2010. Geobotanical survey of wood-pasture habitats in Europe: diversity, threats and conservation. *Biodivers Conserv* **19**(11), 2995–3014, DOI:10.1007/s10531-010-9872-3.

- Bitog J.P., Lee I.-B., Hwang H.-S., Shin M.-H., Hong S.-W., Seo I.-H., Kwon K.-S., Mostafa E. & Pang Z., 2012. Numerical simulation study of a tree windbreak. *Biosystems Engineering* **111**(1), 40–48, DOI:10.1016/j.biosystemseng.2011.10.006.
- Boege K. & Marquis R.J., 2005. Facing herbivory as you grow up: the ontogeny of resistance in plants. *Trends in Ecology & Evolution* **20**(8), 441–448, DOI:10.1016/j.tree.2005.05.001.
- Bond W.J. & Midgley J.J., 2003. The evolutionary ecology of sprouting in woody plants. *International Journal of Plant Sciences* **164**(3 Suppl.), S103–S114.
- Boshier D., Cordero J., Harris S., Pannell J., Rendell S. & Savill P., 2005. *Ash species in Europe: biological characteristics and practical guidelines for sustainable*, Oxford: Oxford Forestry Institute, 128.
- Bourbouze A. & Donadieu P., 1987. *L'élevage sur parcours en régions méditerranéennes*, Montpellier, 104.
- Bryant J.P., Provenza F.D., Pastor J., Reichardt P.B., Clausen T.P. & Du Toit J.T., 1991. Interactions between woody plants and browsing mammals mediated by secondary metabolites. *Annual review of ecology and systematics* **22**, 431–446.
- Candel-Pérez D., Hernández-Alonso H., Castro F., Sangüesa-Barreda G., Mutke S., García-Hidalgo M., Rozas V. & Olano J.M., 2022. 250-Year reconstruction of pollarding events reveals sharp management changes in Iberian ash woodlands. *Trees* **36**(6), 1909–1921, DOI:10.1007/s00468-022-02343-8.
- Casals P., Baiges T., Bota G., Chocarro C., de Bello F., Fanlo R., Sebastià M.T. & Tauli M., 2009. Silvopastoral Systems in the Northeastern Iberian Peninsula: A Multifunctional Perspective. In: Rigueiro-Rodríguez, A., McAdam, J., Mosquera-Losada, M.R. eds. *Agroforestry in Europe*, Advances in Agroforestry. Dordrecht: Springer Netherlands, 161–181.
- Casanova-Lugo F., Villanueva-López G., Alcudia-Aguilar A., Nahed-Toral J., Medrano-Pérez O.R., Jiménez-Ferrer G., Alayón-Gamboa J.A. & Aryal D.R., 2022. Effect of Tree Shade on the Yield of *Brachiaria brizantha* Grass in Tropical Livestock Production Systems in Mexico. *Rangeland Ecology & Management* **80**, 31–38, DOI:10.1016/j.rama.2021.09.006.
- Chamberlain C.J. & Wolkovich E.M., 2021. Late spring freezes coupled with warming winters alter temperate tree phenology and growth. *New Phytologist* **231**, 987–995.
- Chambre d'Agriculture Ariège, 2021. Expérimentation mûriers fourragers - Banque fourragère de mûriers blancs plantés à haute densité.
- Champagne E., Tremblay J.-P. & Côté S.D., 2012. Tolerance of an Expanding Subarctic Shrub, *Betula glandulosa*, to Simulated Caribou Browsing. *PLoS ONE* **7**(12), e51940, DOI:10.1371/journal.pone.0051940.
- Chapin F.S., Schulze E. & Mooney H.A., 1990. The Ecology and Economics of Storage in Plants. *Annual Review of Ecology and Systematics* **21**(1), 423–447, DOI:10.1146/annurev.es.21.110190.002231.
- Charpentier A. & Delagarde R., 2016. Comportement alimentaire des chèvres laitières au pâturage lors de leur première mise à l'herbe, puis en fonction de la gestion du pâturage. *Rencontres autour des Recherches sur les Ruminants* **23**, 251–254.
- Chen J., Saunders S.C., Crow T.R., Naiman R.J., Brososke K.D., Mroz G.D., Brookshire B.L. & Franklin J.F., 1999. Microclimate in Forest Ecosystem and Landscape Ecology. *BioScience* **49**(4), 288–297, DOI:10.2307/1313612.
- Clarke P.J., Lawes M.J., Midgley J.J., Lamont B.B., Ojeda F., Burrows G.E., Enright N.J. & Knox K.J.E., 2013. Resprouting as a key functional trait: how buds, protection and resources drive persistence after fire. *New Phytol* **197**(1), 19–35, DOI:10.1111/nph.12001.
- CLIMATIK, 2022. Institut national de recherche pour l'agriculture, l'alimentation et l'environnement (INRAE). <https://agroclim.inrae.fr/climatik/>.
- Combe J., 1982. Agroforestry techniques in tropical countries: potential and limitations. *Agroforest Syst* **1**(1), 13–27, DOI:10.1007/BF00044326.
- Comité de l'agriculture, 2022. L'État des ressources en terres et en eau pour l'alimentation et l'agriculture dans le monde (2021) - 18-22 juillet 2022 (No. 17), FAO.
- Cornelis W.M. & Gabriels D., 2005. Optimal windbreak design for wind-erosion control. *Journal of Arid Environments* **61**(2), 315–332, DOI:10.1016/j.jaridenv.2004.10.005.
- Crawley M.J., 2013. *The R Book*, Chichester, West Sussex, UK: Wiley, 1051.
- De Micco V. & Aronne G., 2012. Morpho-Anatomical Traits for Plant Adaptation to Drought. In: Aroca, R. ed. *Plant Responses to Drought Stress*. Berlin, Heidelberg: Springer Berlin Heidelberg, 37–61.

- De Oliveira Joaquim E., Moura Silva T., Leone Figueiredo-Ribeiro R. de C., Gomes de Moraes M. & Machado de Carvalho M.A., 2018. Diversity of reserve carbohydrates in herbaceous species from Brazilian campo rupestre reveals similar functional traits to endure environmental stresses. *Flora* **238**, 201–209, DOI:10.1016/j.flora.2017.01.001.
- De Stefano A. & Jacobson M.G., 2018. Soil carbon sequestration in agroforestry systems: a meta-analysis. *Agroforest Syst* **92**, 285–299, DOI:10.1007/s10457-017-0147-9.
- Desgagné-Penix I., 2017. Distribution of alkaloids in woody plants. *Plant Sci. Today* **4**(3), 137–142, DOI:10.14719/pst.2017.4.3.320.
- Díaz-Yáñez O., Mola-Yudego B., Eriksen R. & González-Olabarria J.R., 2016. Assessment of the Main Natural Disturbances on Norwegian Forest Based on 20 Years of National Inventory. *PLoS ONE* **11**(8), 1–16, DOI:10.1371/journal.pone.0161361.
- Dobbertin M., 2005. Tree growth as indicator of tree vitality and of tree reaction to environmental stress: a review. *Eur J Forest Res* **124**(4), 319–333, DOI:10.1007/s10342-005-0085-3.
- Dobrowolska D., Hein S., Oosterbaan A., Wagner S., Clark J. & Skovsgaard J.P., 2011. A review of European ash (*Fraxinus excelsior* L.): implications for silviculture. *Forestry* **84**(2), 133–148, DOI:10.1093/forestry/cpr001.
- Douglas G.B., Walcroft A.S., Hurst S.E., Potter J.F., Foote A.G., Fung L.E., Edwards W.R.N. & van den Dijssel C., 2006. Interactions between Widely Spaced Young Poplars (*Populus* spp.) and Introduced Pasture Mixtures. *Agroforest Syst* **66**(2), 165–178, DOI:10.1007/s10457-005-6641-5.
- Dove H., 2010. Ingestive Behavior, Diet Selection, and Feed Intake. In: *Goat Science and Production*. Ames (Iowa): Wiley-Blackwell.
- Dumont B., Andueza D., Niderkorn V., Lüscher A., Porqueddu C. & Picon-Cochard C., 2015. A meta-analysis of climate change effects on forage quality in grasslands: specificities of mountain and Mediterranean areas. *Grass Forage Sci* **70**(2), 239–254, DOI:10.1111/gfs.12169.
- Dupraz C. & Liagre F., 2011. *Agroforesterie: des arbres et des cultures*, Agriproduction, Paris: Groupe France Agricole éd, 432.
- Estell R.E., 2010. Coping with shrub secondary metabolites by ruminants. *Small Ruminant Research* **94**(1–3), 1–9, DOI:10.1016/j.smallrumres.2010.09.012.
- Fadzly N., Jack C., Schaefer H.M. & Burns K.C., 2009. Ontogenetic colour changes in an insular tree species: signalling to extinct browsing birds? *New Phytologist* **184**(2), 495–501, DOI:10.1111/j.1469-8137.2009.02926.x.
- Fermaniuk C., Fleurial K.G., Wiley E. & Landhäusser S.M., 2021. Large seasonal fluctuations in whole-tree carbohydrate reserves: is storage more dynamic in boreal ecosystems? *Annals of Botany* **128**(7), 943–957, DOI:10.1093/aob/mcab099.
- Fратиани S. & Acquatta F., 2017. The Climate of Italy. In: Soldati, M., Marchetti, M. eds. *Landscapes and Landforms of Italy*, World Geomorphological Landscapes. Cham: Springer International Publishing, 29–38.
- Frelich L.E., 2008. *Forest dynamics and disturbance regimes: studies from temperate evergreen-deciduous forests*, Cambridge: Cambridge University Press.
- Furze M.E., Huggett B.A., Aubrecht D.M., Stolz C.D., Carbone M.S. & Richardson A.D., 2019. Whole-tree nonstructural carbohydrate storage and seasonal dynamics in five temperate species. *New Phytol* **221**(3), 1466–1477, DOI:10.1111/nph.15462.
- Gallandat J.D., Gillet F., Havlicek E. & Perrenoud A., 1995. Typologie et systématique phyto-écologiques des pâturages boisés du Jura suisse (Rapport final de mandat Offices fédéraux et cantonaux), Laboratoire d'écologie végétale, Université de Neuchâtel.
- Gallé R., Urák I., Nikolett G.-S. & Hartel T., 2017. Sparse trees and shrubs confers a high biodiversity to pastures: Case study on spiders from Transylvania. *PLoS ONE* **12**(9), 1–12, DOI:10.1371/journal.pone.0183465.
- Gbêliho Zoffoun A., Babatounde S., Houinato M., Apollinaire Mensah G. & Sinsin et B., 2011. Comportement alimentaire des taurillons Girolando sur deux types de pâturages cultivés en zone subéquatoriale. *Can. J. Anim. Sci.* **91**(4), 675–683, DOI:10.4141/cjas2010-027.
- Geißler C., Lang A.C., von Oheimb G., Härdtle W., Baruffol M. & Scholten T., 2012. Impact of tree saplings on the kinetic energy of rainfall—The importance of stand density, species identity and tree architecture in subtropical forests in China. *Agricultural and Forest Meteorology* **156**, 31–40, DOI:10.1016/j.agrformet.2011.12.005.

- Gerarts F., Chandelier A., Claessens H., Herman M., Lassois L. & Delahaye L., 2015. Evolution de la charalrose du frêne en Wallonie. *Forêt.Nature* **134**, 34–45.
- Gilbert Y., 1989. Elevage, forêt et société. Analyse socio-historique. *Forêt Méditerranéenne* **11**(3), 203–216.
- Gill R.M.A., 1992. A Review of Damage by Mammals in North Temperate Forests: 3. Impact on Trees and Forests. *Forestry* **65**(4), 363–388, DOI:10.1093/forestry/65.4.363-a.
- Ginane C., Petit M. & D’Hour P., 2003. How do grazing heifers choose between maturing reproductive and tall or short vegetative swards? *Applied Animal Behaviour Science* **83**(1), 15–27, DOI:10.1016/S0168-1591(03)00110-2.
- Gleason S.M. & Ares A., 2004. Photosynthesis, carbohydrate storage and survival of a native and an introduced tree species in relation to light and defoliation. *Tree Physiology* **24**(10), 1087–1097, DOI:10.1093/treephys/24.10.1087.
- Goebes P., Bruelheide H., Härdtle W., Kröber W., Kühn P., Li Y., Seitz S., von Oheimb G. & Scholten T., 2015. Species-Specific Effects on Throughfall Kinetic Energy in Subtropical Forest Plantations Are Related to Leaf Traits and Tree Architecture. *PLoS ONE* **10**(6), DOI:10.1371/journal.pone.0128084.
- Gordon I.J., 2003. Browsing and grazing ruminants: are they different beasts? *Forest Ecology and Management* **181**(1–2), 13–21, DOI:10.1016/S0378-1127(03)00124-5.
- Goust J., 2017. *Arbres fourragers: de l'élevage paysan au respect de l'environnement*, Escalquens: Terran, 222.
- Grado S.C., Hovermale C.H. & St. Louis D.G., 2001. A financial analysis of a silvopasture system in southern Mississippi. *Agroforestry Systems* **53**, 313–322.
- Grimaldi M., Schroth G., Teixeira W.G. & Huwe B., 2002. Soil structure. In: Schroth, G., Sinclair, F.L. eds. *Trees, Crops and Soil Fertility: Concepts and Research Methods*. UK: CABI Publishing, 191–208.
- Guerreiro M.F., Nicodemo M.L.F. & Porfirio-da-Silva V., 2015. Vulnerability of ten eucalyptus varieties to predation by cattle in a silvopastoral system. *Agroforest Syst* **89**(4), 743–749, DOI:10.1007/s10457-015-9797-7.
- Guitton J.-L., Dupraz C., De Montard F.-X. & Rapey H., 1993. Vingt ans de recherche agroforestière en Nouvelle-Zélande: quels enseignements pour l'Europe? 2e partie: les pratiques agroforestières néo-zélandaises sont-elles transposables en France? *Revue Forestière Française, AgroParisTech* **45**(1), 43–58.
- Gupta V., 2020. Role of agroforestry in soil conservation and soil health management: A review. *Journal of Pharmacognosy and Phytochemistry* **9**, 555–558.
- Haas J.N., Karg S. & Rasmussen P., 1998. Beech Leaves and Twigs used as Winter Fodder: Examples from Historic and Prehistoric Times. *Environmental Archaeology* **1**(1), 81–86, DOI:10.1179/env.1996.1.1.81.
- Haines P.J., 1997. *Integrating trees with livestock grazing to reduce use of conventional fencing*, Barton, ACT: Rural Industries Research and Development Corp.
- Hall R.B. & Burgess D., 1990. Evaluation of *Alnus* species and hybrids. *Biomass* **22**(1–4), 21–34, DOI:10.1016/0144-4565(90)90004-4.
- Hartel T., Hanspach J., Abson D.J., Máthé O., Moga C.I. & Fischer J., 2014. Bird communities in traditional wood-pastures with changing management in Eastern Europe. *Basic and Applied Ecology* **15**(5), 385–395, DOI:10.1016/j.baae.2014.06.007.
- Hartel T., Plieninger T. & Varga A., 2015. Wood-pastures in Europe. In: Kirby, K.J., Watkins, C. eds. *Europe's Changing Woods and Forests: From Wildwood to Managed Landscapes*. UK: CABI, 61–76.
- Hartmann H. & Trumbore S., 2016. Understanding the roles of nonstructural carbohydrates in forest trees – from what we can measure to what we want to know. *New Phytol* **211**(2), 386–403, DOI:10.1111/nph.13955.
- Häsler H., Senn J. & Edwards P.J., 2008. Light-dependent growth responses of young *Abies alba* to simulated ungulate browsing. *Funct Ecology* **22**, 48–57, DOI:10.1111/j.1365-2435.2007.01346.x.
- Haukioja E. & Koricheva J., 2000. Tolerance to herbivory in woody vs. herbaceous plants. *Evolutionary Ecology* **14**(4), 551–562, DOI:10.1023/A:1011091606022.
- Hawkes C.V. & Sullivan J.J., 2001. The impact of herbivory on plants in different resource conditions: a meta-analysis. *Ecology* **82**(7), 2045–2058.
- Hayashi M., Fujita N. & Yamauchi A., 2007. Theory of grazing optimization in which herbivory improves photosynthetic ability. *Journal of Theoretical Biology* **248**(2), 367–376, DOI:10.1016/j.jtbi.2007.05.018.

- Hernández-Morcillo M., Burgess P., Mirck J., Pantera A. & Plieninger T., 2018. Scanning agroforestry-based solutions for climate change mitigation and adaptation in Europe. *Environmental Science & Policy* **80**, 44–52, DOI:10.1016/j.envsci.2017.11.013.
- Hester A.J., Millard P., Baillie G.J. & Wendler R., 2004. How does timing of browsing affect above- and below-ground growth of *Betula pendula*, *Pinus sylvestris* and *Sorbus aucuparia*? *Oikos* **105**(3), 536–550, DOI:10.1111/j.0030-1299.2004.12605.x.
- Hetier J.P. & Lilin C., 1989. Elevage et espaces boisés méditerranéens. *Forêt Méditerranéenne* **11**(3), 187–198.
- Hidalgo-Galvez M.D., Barkaoui K., Volaire F., Matías L., Cambrollé J., Fernández-Rebollo P., Carbonero M.D. & Pérez-Ramos I.M., 2022. Can trees buffer the impact of climate change on pasture production and digestibility of Mediterranean dehesas? *Science of The Total Environment* **835**, 155535, DOI:10.1016/j.scitotenv.2022.155535.
- Hillabrand R.M., 2019. Drought and Defoliation-induced Alterationsto the Structure and Function of the Vascular Tissue in Trees (Doctor of Philosophy in Forest Biology and Management).
- Hofmann R.R., 1989. Evolutionary steps of ecophysiological adaptation and diversification of ruminants: a comparative view of their digestive system. *Oecologia* **78**(4), 443–457.
- Holecheck J., 1984. Comparative contribution of grasses, forbs, and shrubs to the nutrition of range ungulates. *Rangelands* **6**(6), 261–263.
- Husson C., 2018. L'émergence de la chararose en France. *Rev. For. Fr.* (6), 613, DOI:10.4267/2042/70311.
- Iason G., 2005. The role of plant secondary metabolites in mammalian herbivory: ecological perspectives. *Proc. Nutr. Soc.* **64**(1), 123–131, DOI:10.1079/PNS2004415.
- Innangi M., Danise T., d'Alessandro F., Curcio E. & Fioretto A., 2017. Dynamics of Organic Matter in Leaf Litter and Topsoil within an Italian Alder (*Alnus cordata* (Loisel.) Desf.) Ecosystem. *Forests* **8**(7), 240, DOI:10.3390/f8070240.
- Isselstein J., Jeangros B. & Pavlu V., 2005. Agronomic aspects of biodiversity targeted management of temperate grasslands in Europe—a review. *Agronomy research* **3**(2), 139–151.
- Jarrige R., Farce M.-H., Journet M., Demarquilly C. & Ruckebusch Y., 1995. *Nutrition des ruminants domestiques: Ingestion et digestion*, Quae, 927.
- Jose S. & Dollinger J., 2019. Silvopasture: a sustainable livestock production system. *Agroforest Syst* **93**(1), 1–9, DOI:10.1007/s10457-019-00366-8.
- Jouquet P., Dauber J., Lagerlöf J., Lavelle P. & Lepage M., 2006. Soil invertebrates as ecosystem engineers: Intended and accidental effects on soil and feedback loops. *Applied Soil Ecology* **32**(2), 153–164, DOI:10.1016/j.apsoil.2005.07.004.
- Kamal R., Dutt T., Patel M., Dey A., Bharti P.K. & Chandran P.C., 2018. Heat stress and effect of shade materials on hormonal and behavior response of dairy cattle: a review. *Trop Anim Health Prod* **50**(4), 701–706, DOI:10.1007/s11250-018-1542-6.
- Kamau S., Barrios E., Karanja N.K., Ayuke F.O. & Lehmann J., 2017. Soil macrofauna abundance under dominant tree species increases along a soil degradation gradient. *Soil Biology and Biochemistry* **112**, 35–46, DOI:10.1016/j.soilbio.2017.04.016.
- Karatassiou M., Parissi Z.M., Abraham E.M. & Kyriazopoulos A.P., 2008. Growth of *Morus alba* L. under water deficit conditions. *Options Méditerranéennes, CIHEAM* **79**, 315–318.
- Karki U. & Goodman M.S., 2015. Microclimatic differences between mature loblolly-pine silvopasture and open-pasture. *Agroforest Syst* **89**(2), 319–325, DOI:10.1007/s10457-014-9768-4.
- Kazi Tani C., 2008. Formes des arbustes dans les monts de Tlemcen en relation avec le broutage : tentative d'explication à travers le cas du chêne kermès (*Quercus Coccifera* L.). Presented at the Journée Scientifique sur l'Agriculture et l'Environnement Sidi Bel Abbés, Algérie: Département d'Agronomie, Faculté des Sciences, Université Abou Bekr Belkaïd, 24.
- Kerr G. & Cahalan C., 2004. A review of site factors affecting the early growth of ash (*Fraxinus excelsior* L.). *Forest Ecology and Management* **188**(1–3), 225–234, DOI:10.1016/j.foreco.2003.07.016.
- Klein H.-D., Rippstein G., Huguenin J., Toutain B., Guerin H. & Louppe D., 2014. *Les cultures fourragères*, 262.
- Kupferschmid A.D., 2017. The compensation capacity of central european tree species in response to leader shoot browsing. In: *Ungulates: Evolution, Diversity, and Ecology*, Animal Science, Issues and Research. New-York: Nova Science Publishers, 1–63.

- Kupferschmid A.D. & Bugmann H., 2013. Timing, light availability and vigour determine the response of *Abies alba* saplings to leader shoot browsing. *Eur J Forest Res* **132**(1), 47–60, DOI:10.1007/s10342-012-0653-2.
- Larcher W., 2003. *Physiological plant ecology: ecophysiology and stress physiology of functional groups*, Berlin ; New York: Springer, 513.
- Le Houérou H.N., 2006. Agroforestry and sylvopastoralism: The role of trees and shrubs (Trubs) in range rehabilitation and development. *Science et changements planétaires / Sécheresse* **17**(1), 343–348.
- Lebon A., Mailleret L., Dumont Y. & Grognaud F., 2014. Direct and apparent compensation in plant–herbivore interactions. *Ecological Modelling* **290**, 192–203, DOI:10.1016/j.ecolmodel.2014.02.020.
- Lee K.H., Ehsani R. & Castle W.S., 2010. A laser scanning system for estimating wind velocity reduction through tree windbreaks. *Computers and Electronics in Agriculture* **73**(1), 1–6, DOI:10.1016/j.compag.2010.03.007.
- Lewis C.E., 1980. Simulated Cattle Injury to Planted Slash Pine: Combinations of Defoliation, Browsing, and Trampling. *Journal of Range Management* **33**(5), 345–348, DOI:10.2307/3897879.
- Li C., Barclay H., Roitberg B. & Lalonde R., 2021. Ecology and Prediction of Compensatory Growth: From Theory to Application in Forestry. *Front Plant Sci* **12**, 1–17, DOI:10.3389/fpls.2021.655417.
- López-Santiago J.G., Casanova-Lugo F., Villanueva-López G., Díaz-Echeverría V.F., Solorio-Sánchez F.J., Martínez-Zurimendi P., Aryal D.R. & Chay-Canul A.J., 2019. Carbon storage in a silvopastoral system compared to that in a deciduous dry forest in Michoacán, Mexico. *Agroforest Syst* **93**(1), 199–211, DOI:10.1007/s10457-018-0259-x.
- Luick R., 2009. Wood Pastures in Germany. In: Rigueiro-Rodríguez, A., McAdam, J., Mosquera-Losada, M.R. eds. *Agroforestry in Europe: Current Status and Future Prospects*, Advances in Agroforestry. Dordrecht: Springer Netherlands, 359–376.
- Mahieu S., Novak S., Barre P., Delagarde R., Niderkorn V., Gastal F. & Emile J.-C., 2021. Diversity in the chemical composition and digestibility of leaves from fifty woody species in temperate areas. *Agroforest Syst* **95**(7), 1295–1308, DOI:10.1007/s10457-021-00662-2.
- Manning A.D., Fischer J. & Lindenmayer D.B., 2006. Scattered trees are keystone structures – Implications for conservation. *Biological Conservation* **132**(3), 311–321, DOI:10.1016/j.biocon.2006.04.023.
- Marigo G., Peltier J.-P., Girel J. & Pautou G., 2000. Success in the demographic expansion of *Fraxinus excelsior* L. *Trees* **15**(1), 1–13, DOI:10.1007/s004680000061.
- Marsden C., Martin-Chave A., Cortet J., Hedde M. & Capowiez Y., 2020. How agroforestry systems influence soil fauna and their functions - a review. *Plant Soil* **453**(1–2), 29–44, DOI:10.1007/s11104-019-04322-4.
- Martin L., Delhon C., Argant J. & Thiébault S., 2011. Un aperçu de l'élevage au Néolithique par l'archéobotanique. L'exemple d'une bergerie dans le nord du Vercors. *Ethnozootecnie* **91**, 37–45.
- Mazid M., Khan T.A. & Mohammad F., 2011. Role of Secondary Metabolites in Defense Mechanisms of Plants. *Biology and Medicine* **3**(2), 232–249.
- McAdam J.H., Burgess P.J., Graves A.R., Rigueiro-Rodríguez A. & Mosquera-Losada M.R., 2009. Classifications and Functions of Agroforestry Systems in Europe. In: Rigueiro-Rodríguez, A., McAdam, J., Mosquera-Losada, M.R. eds. *Agroforestry in Europe: Current Status and Future Prospects*, Advances in Agroforestry. Dordrecht: Springer Netherlands, 21–41.
- McKell C.M., 1989. Shrub palatability. In: *The Biology and Utilization of Shrubs*. San Diego, California, 267–282.
- Mesbahi G., Barre P., Delagarde R., Bourgoïn F. & Perceau R., 2022. Dynamic of 16 fodder trees' nutritive values from June to October. Presented at the 6th European Agroforestry Conference. EURAF2022, Agroforestry for the Green Deal transition. Research and innovation towards the sustainable development of agriculture and forestry Nuoro, Italy, 340–342.
- Meuret M., 1997. Préhensibilité des aliments chez les petits ruminants sur parcours en landes et sous-bois. *Productions animales, Institut National de la Recherche Agronomique* **10**(5), 391–401.
- Montagnini F. & Nair P.K.R., 2004. Carbon sequestration: An underexploited environmental benefit of agroforestry systems. In: Nair, P.K.R., Rao, M.R., Buck, L.E. eds. *New Vistas in Agroforestry*, Advances in Agroforestry. Dordrecht: Springer Netherlands, 281–295.

- Moreno G., Franca A., Pinto-Correia T. & Godinho S., 2014. Multifunctionality and dynamics of silvopastoral systems. *Options Méditerran. A* **109**.
- Mosa K.A., Ismail A. & Helmy M., 2017. *Plant Stress Tolerance*, SpringerBriefs in Systems Biology, Springer International Publishing.
- Mosquera-Losada M.R., McAdam J.H., Romero-Franco R., Santiago-Freijanes J.J. & Rigueiro-Rodríguez A., 2009. Definitions and Components of Agroforestry Practices in Europe. In: Rigueiro-Rodríguez, A., McAdam, J., Mosquera-Losada, M.R. eds. *Agroforestry in Europe: Current Status and Future Prospects*, Advances in Agroforestry. Dordrecht: Springer Netherlands, 3–19.
- Mouillot F., Paradis G., Andrei-Ruiz M.-C. & Quilichini A., 2008. Corsica. In: Vogiatzakis, I., Pungetti, G., Mannion, A.M. eds. *Mediterranean Island Landscapes*, Landscape Series. Dordrecht: Springer Netherlands, 220–244.
- Nair P.K.R., 1993. *An introduction to agroforestry*, Dordrecht ; Boston: Kluwer Academic Publishers in cooperation with International Centre for Research in Agroforestry, 499.
- Nair P.K.R., 2011. Agroforestry Systems and Environmental Quality: Introduction. *J. Environ. Qual.* **40**(3), 784–790, DOI:10.2134/jeq2011.0076.
- Naumann H.D., Tedeschi L.O., Zeller W.E. & Huntley N.F., 2017. The role of condensed tannins in ruminant animal production: advances, limitations and future directions. *R. Bras. Zootec.* **46**(12), 929–949, DOI:10.1590/s1806-92902017001200009.
- Nicodemo M.L.F. & Porfírio-da-Silva V., 2019. Bark stripping by cattle in silvopastoral systems. *Agroforest Syst* **93**(1), 305–315, DOI:10.1007/s10457-018-0185-y.
- Novak S., Barre P., Delagarde R., Mahieu S., Niderkon V. & Emile J.-C., 2020. Composition chimique et digestibilité in vitro des feuilles d'arbre, d'arbuste et de liane des milieux tempérés en été. *Fourrages (AFPF)* **242**, 35–47.
- Pagare S., Bhatia M., Niraj T., Pagare S. & Bansal Y.K., 2015. Secondary metabolites of plants and their role: overview. *Current Trends in Biotechnology and Pharmacy* **9**(3), 293–304.
- Papachristou T.G., Dziba L.E. & Provenza F.D., 2005. Foraging ecology of goats and sheep on wooded rangelands. *Small Ruminant Research* **59**(2–3), 141–156, DOI:10.1016/j.smallrumres.2005.05.003.
- Papachristou T.G., Platis P.D., Papachristou I., Samara T., Spanos I., Chavales E. & Bataka A., 2020. How the structure and form of vegetation in a black locust (*Robinia pseudoacacia* L.) silvopastoral system influences tree growth, forage mass and its nutrient content. *Agroforest Syst* **94**(6), 2317–2330, DOI:10.1007/s10457-020-00552-z.
- Papanastasis V.P., Platis P.D. & Dini-Papanastasi O., 1998. Effects of age and frequency of cutting on productivity of Mediterranean deciduous fodder tree and shrub plantations. *Forest Ecology and Management* **110**(1–3), 283–292, DOI:10.1016/S0378-1127(98)00293-X.
- Papanastasis V.P., Yiakoulaki M.D., Decandia M. & Dini-Papanastasi O., 2008. Integrating woody species into livestock feeding in the Mediterranean areas of Europe. *Animal Feed Science and Technology* **140**(1–2), 1–17, DOI:10.1016/j.anifeedsci.2007.03.012.
- Pasman H., Kottawar K. & Jain P., 2020. Resilience of Process Plant: What, Why, and How Resilience Can Improve Safety and Sustainability. *Sustainability* **12**(15), 6152, DOI:10.3390/su12156152.
- Pauler C.M., Zehnder T., Staudinger M., Lüscher A., Kreuzer M., Berard J. & Schneider M.K., 2022. Thinning the thickets: Foraging of hardy cattle, sheep and goats in green alder shrubs. *Journal of Applied Ecology* **59**(5), 1394–1405, DOI:10.1111/1365-2664.14156.
- Pearce R.B., 1996. Antimicrobial defences in the wood of living trees. *New Phytologist* **132**(2), 203–233.
- Petit S. & Watkins C., 2004. Pratiques paysannes oubliées: L'étêtage et l'émondage des arbres en Grande-Bretagne (1600-1900). *etudesrurales* (169–170), 197–214, DOI:10.4000/etudesrurales.8062.
- Phillips C., 2002. Nutritional Behavior. In: *Cattle Behaviour & Welfare*. Malden, MA, USA: Blackwell Science Ltd, 123–151.
- Plieninger T. & Huntsinger L., 2018. Complex Rangeland Systems: Integrated Social-Ecological Approaches to Silvopastoralism. *Rangeland Ecology & Management*, Integrated Social-Ecological Approaches to Silvopastoralism **71**(5), 519–525, DOI:10.1016/j.rama.2018.05.002.
- Pölme S., Bahram M., Kõljalg U. & Tedersoo L., 2014. Global biogeography of *Alnus*-associated *Frankia* actinobacteria. *New Phytol* **204**(4), 979–988, DOI:10.1111/nph.12962.

- Potter D.A. & Kimmerer T.W., 1989. Inhibition of herbivory on young holly leaves: evidence for the defensive role of saponins. *Oecologia* **78**(3), 322–329.
- Power I.L., Dodd M.B. & Thorrold B.S., 2001. Deciduous or evergreen: Does it make a difference to understorey pasture yield and riparian zone management? *ProNZG* **63**, 121–125, DOI:10.33584/jnzc.2001.63.2443.
- Pujic P., Alloisio N., Miotello G., Armengaud J., Abrouk D., Fournier P. & Normand P., 2022. The Proteogenome of Symbiotic *Frankia alni* in *Alnus glutinosa* Nodules. *Microorganisms* **10**(3), 651, DOI:10.3390/microorganisms10030651.
- QGIS Development Team, 2022. QGIS Geographic Information System. Open Source Geospatial Foundation Project. <http://qgis.osgeo.org>
- R Core Team, 2022. R: A language and environment for statistical computing. R Foundation for Statistical Computing, Vienna, Austria. <https://www.R-project.org/>.
- Richardson A.D., Carbone M.S., Keenan T.F., Czimeczik C.I., Hollinger D.Y., Murakami P., Schaberg P.G. & Xu X., 2013. Seasonal dynamics and age of stemwood nonstructural carbohydrates in temperate forest trees. *New Phytol* **197**(3), 850–861, DOI:10.1111/nph.12042.
- Rodríguez-Calcerrada J., Li M., López R., Cano F.J., Oleksyn J., Atkin O.K., Pita P., Aranda I. & Gil L., 2017. Drought-induced shoot dieback starts with massive root xylem embolism and variable depletion of nonstructural carbohydrates in seedlings of two tree species. *New Phytol* **213**(2), 597–610, DOI:10.1111/nph.14150.
- Roibu C.-C., Sfeclă V., Mursa A., Ionita M., Nagavciuc V., Chiriloaei F., Leşan I. & Popa I., 2020. The Climatic Response of Tree Ring Width Components of Ash (*Fraxinus excelsior* L.) and Common Oak (*Quercus robur* L.) from Eastern Europe. *Forests* **11**(5), 600, DOI:10.3390/f11050600.
- Rojas-Downing M.M., Nejadhashemi A.P., Harrigan T. & Woznicki S.A., 2017. Climate change and livestock: Impacts, adaptation, and mitigation. *Climate Risk Management* **16**, 145–163, DOI:10.1016/j.crm.2017.02.001.
- RStudio Team, 2022. RStudio: Integrated Development Environment for R. RStudio, PBC, Boston, MA <http://www.rstudio.com/>.
- San-Miguel-Ayanz J., de Rigo D., Caudullo G., Houston Durrant T. & Mauri A., 2016. *European atlas of forest tree species*, LU: Publications Office of the European Union.
- Sanon H.O., Kaboré-Zoungrana C. & Ledin I., 2007. Behaviour of goats, sheep and cattle and their selection of browse species on natural pasture in a Sahelian area. *Small Ruminant Research* **67**(1), 64–74, DOI:10.1016/j.smallrumres.2005.09.025.
- Scocco P., Piermarteri K., Malfatti A., Tardella F.M. & Catorci A., 2016. Increase of drought stress negatively affects the sustainability of extensive sheep farming in sub-Mediterranean climate. *Journal of Arid Environments* **128**, 50–58, DOI:10.1016/j.jaridenv.2016.01.006.
- Shankarnarayan K.A., Harsh L.N. & Kathju S., 1987. Agroforestry in the arid zones of India. *Agroforest Syst* **5**(1), 69–88, DOI:10.1007/BF00046414.
- Sharrow S.H., 1997. The biology of silvopastoralism. *Agroforestry Notes (USDA-NAC)* **7**, 1–4.
- Shitan N., 2016. Secondary metabolites in plants: transport and self-tolerance mechanisms. *Bioscience, Biotechnology, and Biochemistry* **80**(7), 1283–1293, DOI:10.1080/09168451.2016.1151344.
- Sigaut F., 1987. L’arbre fourrager en Europe : rôle et évolution des techniques. Exemple historique d’utilisation des espaces boisés dans les Préalpes de Digne. *Fourrages (AFPF) Hors-série*(2), 45–54.
- Talamucci P., Pardini A. & Argent G., 2002. Effects of the grazing animals and the cutting on the production and the intake of a *Morus alba* – subterranean clover association. Presented at the FAO electronic conference on mulberry for animal production, 1–10.
- Tedersoo L., Suvi T., Jairus T., Ostonen I. & Põlme S., 2009. Revisiting ectomycorrhizal fungi of the genus *Alnus* : differential host specificity, diversity and determinants of the fungal community. *New Phytologist* **182**(3), 727–735, DOI:10.1111/j.1469-8137.2009.02792.x.
- Thiébaud S., 2005. L’apport du fourrage d’arbre dans l’élevage depuis le Néolithique. *Anthropozoologica* **40**(1), 95–108.
- Tixier A., Guzmán-Delgado P., Sperling O., Amico Roxas A., Laca E. & Zwieniecki M.A., 2020. Comparison of phenological traits, growth patterns, and seasonal dynamics of non-structural carbohydrate in Mediterranean tree crop species. *Sci Rep* **10**(1), 347, DOI:10.1038/s41598-019-57016-3.

- Torquebiau E.F., 2000. A renewed perspective on agroforestry concepts and classification. *Comptes Rendus de l'Académie des Sciences - Series III - Sciences de la Vie* **323**(11), 1009–1017, DOI:10.1016/S0764-4469(00)01239-7.
- Urbanek Krajnc A., Ugulin T., Paušič A., Rabensteiner J., Bukovac V., Mikulič Petkovšek M., Janžekovič F., Bakonyi T., Berčič R.L. & Felicijan M., 2019. Morphometric and biochemical screening of old mulberry trees (*Morus alba* L.) in the former sericulture region of Slovenia. *Acta Soc Bot Pol* **88**(1), 1–22, DOI:10.5586/asbp.3614.
- Vandenbergh C., 2006. The influence of cattle activity on tree regeneration in wood-pastures.
- Vandenbergh C., Freléchoux F., Moravie M.-A., Gadallah F. & Buttler A., 2007. Short-Term Effects of Cattle Browsing on Tree Sapling Growth in Mountain Wooded Pastures. *Plant Ecol* **188**(2), 253–264, DOI:10.1007/s11258-006-9160-1.
- Vandermeulen S., Ramírez-Restrepo C.A., Marche C., Decruyenaere V., Beckers Y. & Bindelle J., 2018 a. Behaviour and browse species selectivity of heifers grazing in a temperate silvopastoral system. *Agroforest Syst* **92**(3), 705–716, DOI:10.1007/s10457-016-0041-x.
- Vandermeulen S., Ramírez-Restrepo C.A., Beckers Y., Claessens H. & Bindelle J., 2018 b. Agroforestry for ruminants: a review of trees and shrubs as fodder in silvopastoral temperate and tropical production systems. *Anim. Prod. Sci.* **58**(5), 767, DOI:10.1071/AN16434.
- Varol T., Canturk U., Cetin M., Ozel H.B. & Sevik H., 2021. Impacts of climate change scenarios on European ash tree (*Fraxinus excelsior* L.) in Turkey. *Forest Ecology and Management* **491**, 119199, DOI:10.1016/j.foreco.2021.119199.
- Vera F.W.M., 2000. *Grazing ecology and forest history*, Wallingford, Oxon ; New York, NY: CABI Pub, 506.
- Vesk P.A. & Westoby M., 2004. Funding the bud bank: a review of the costs of buds. *Oikos* **106**(1), 200–208, DOI:10.1111/j.0030-1299.2004.13204.x.
- Viani R.A.G., de Moraes J.P.G., Domene F., Eugênio E.R., Campana M., Latarini Neto E. & de Oliveira A.C.C., 2020. Bark-stripping of African mahogany trees (*Khaya* spp.) by cattle in silvopastoral systems in Brazil. *Agroforest Syst* **94**(6), 2385–2390, DOI:10.1007/s10457-020-00558-7.
- Vila B., Torre F., Guibal F. & Martin J.-L., 2003. Growth change of young *Picea sitchensis* in response to deer browsing. *Forest Ecology and Management* **180**(1), 413–424, DOI:10.1016/S0378-1127(02)00655-2.
- Vitasse Y., 2009. Déterminismes environnemental et génétique de la phénologie des arbres de climat tempéré – Suivi des dates de débourrement et de sénescence le long d'un gradient altitudinal et en tests de provenances.
- Wall A.J., Mackay A.D., Kemp P.D., Gillingham A.G. & Edwards W.R.N., 1997. The impact of widely spaced soil conservation trees on hill pastoral systems. *ProNZG* **59**, 171–177, DOI:10.33584/jnzg.1997.59.2238.
- Wallace E.E., McShane G., Tych W., Kretschmar A., McCann T. & Chappell N.A., 2021. The effect of hedgerow wild-margins on topsoil hydraulic properties, and overland-flow incidence, magnitude and water-quality. *Hydrological Processes* **35**(3), DOI:10.1002/hyp.14098.
- Walters M.B., Farinosi E.J. & Willis J.L., 2020. Deer browsing and shrub competition set sapling recruitment height and interact with light to shape recruitment niches for temperate forest tree species. *Forest Ecology and Management* **467**, 118134, DOI:10.1016/j.foreco.2020.118134.
- Wiley E., 2020. Do Carbon Reserves Increase Tree Survival during Stress and Following Disturbance? *Curr Forestry Rep* **6**(1), 14–25, DOI:10.1007/s40725-019-00106-2.
- Wise M.J. & Abrahamson W.G., 2005. Beyond the compensatory continuum: environmental resource levels and plant tolerance of herbivory. *Oikos* **109**(3), 417–428.
- Young A., 1987. Soil productivity, soil conservation and land evaluation. *Agroforest Syst* **5**(3), 277–291, DOI:10.1007/BF00119126.
- Zhu X., Yuan X., Lu E., Yang B., Wang H., Du Y., Singh A.K. & Liu W., 2022. Soil splash erosion: An overlooked issue for sustainable rubber plantation in the tropical region of China. *International Soil and Water Conservation Research* DOI:10.1016/j.iswcr.2022.05.005.