

Florian Bergoin

**Impact de la strate arbustive sur la
régénération du chêne vert (*Quercus ilex*)
dans la dehesa ibérique**

Essai

Présenté pour l'obtention du grade de

Maître ès sciences (M.Sc.)

Faculté de foresterie, de géographie et de géomatique

Université Laval

Janvier 2011

© Florian Bergoin, 2011

Résumé.

La dehesa ibérique est un système sylvo-pastoral pluri-centenaires, aujourd'hui reconnue pour ses productions de qualité, la durabilité de sa gestion et les multiples services environnementaux qu'elle rend. Avec plus de trois millions d'hectares répartis entre le Sud-Ouest de l'Espagne et le Sud du Portugal, c'est le système agroforestier le plus étendu d'Europe. La dehesa résulte de la simplification, en structures et en espèces, des forêts méditerranéennes. À l'intérieur de peuplements de chênes (*Quercus ilex*) matures de faible densité (30 à 100 arbres/ha), on y pratique à la fois le pâturage agricole, la sylviculture, la culture de céréales et la chasse.

Plusieurs problèmes semblent toutefois compromettre la durabilité de la dehesa ibérique dont le vieillissement des peuplements d'arbres et l'absence de régénération arborée. Notre étude est fondée sur l'hypothèse que le maintien d'une strate arbustive naturelle dans la dehesa peut jouer un rôle bénéfique dans la régénération du chêne vert. Cette étude visait à évaluer les effets de la strate arbustive sur la proportion de lumière totale transmise aux semis de chêne vert, la teneur en eau du sol, le rapport Fv/Fm et le taux de survie du chêne vert. Pour ce faire, nous avons mesuré ces variables sur deux sites contrastés par le type de composition spécifique de la strate arbustive (*Retama sphaerocarpa* vs *Cistus ladanifer*). Le dispositif expérimental correspondait à un plan factoriel combinant le site avec le type de milieu (pâturage ouvert, à proximité d'arbustes, à proximité d'arbres et à proximité d'arbres et d'arbustes). Nos résultats indiquent que la présence d'une strate arbustive ou arborée réduit significativement le stress lumineux et le taux de mortalité des semis de chêne vert, probablement grâce à une diminution du taux de lumière incidente. Aucun effet synergétique entre les deux strates n'a été observé.

Cette étude indique que l'envahissement temporaire des dehesas par les arbustes *Retama sphaerocarpa* et *Cistus ladanifer* permet d'améliorer la régénération du chêne vert des espaces dégradés, tout en protégeant les semis pré-établis. Tout indique que le retour des cycles traditionnels de jachère pourrait contribuer à améliorer la durabilité de ce système agroforestier, de façon moins coûteuse que les solutions actuelles basées sur l'enrichissement par la plantation.

Mots-clés : écophysiologie, interactions interspécifiques, facilitation, *Quercus ilex*, stress hydrique, stress photosynthétique, survie.

Remerciements.

L'auteur tient à remercier les personnes suivantes pour leur contribution à la réalisation de ce travail :

-David Rivest : pour avoir accepté de diriger et s'être impliqué dans mes travaux, pour son écoute et ses conseils avisés ;

-Gerardo Moreno : pour m'avoir permis de travailler sur ce sujet, pour m'avoir fait profiter de son expérience et de son professionnalisme, pour sa disponibilité, sa patience et sa gentillesse ;

-Victor Rolo : pour m'avoir conseillé, formé et aidé tout au long de mon séjour et durant la rédaction de cet essai ;

-Lourdes Lopez Diaz : pour son encadrement et ses conseils ;

-Jorge Rodriguez : pour m'avoir généreusement fourni un logement durant mon séjour, pour sa gentillesse et ses bons conseils ;

-Antonio « Ruben » Garcia : pour l'aide qu'il m'a fournie sur le terrain et au laboratoire, pour son amitié et sa bonne humeur ;

-Augusto, Jacinto, Enrique, Josele, Héloïse et Maria de l'IT Forestal pour m'avoir si bien accueilli et m'avoir fait partager leur bonne humeur quotidienne ;

-Claude Bergoin : pour son soutien quotidien et sa grande disponibilité ;

-Jordan Vacheron : pour ses conseils et l'attention qu'il a porté à la pré-lecture de ce travail.

Table des matières

Introduction générale	7
Chapitre 1. La dehesa ibérique : définition, perspective historique, enjeu de persistance et effets des strates végétales sur la régénération arborée.....	9
I. Présentation du système agroforestier : la dehesa	9
II. Historique de la dehesa	11
III. Causes de la régression des dehesas.....	12
IV. Les différentes strates de la dehesa.....	14
a. La strate arborée.....	14
b. La strate arbustive.....	16
c. La strate herbacée.....	17
V. Les interactions interspécifiques.....	18
a. Les interactions de compétition.....	18
b. Les interactions de facilitation.....	19
Chapitre 2. Impact de la strate arbustive sur la régénération du chêne vert.....	21
I. Objectif et hypothèse de recherche.....	21
II. Matériels et méthodes.....	22
a. Zone d'étude.....	22
b. Dispositif expérimental.....	23
c. Variables mesurées.....	23
d. Analyse des données.....	24
III. Résultats.....	25
a. La proportion de lumière totale transmise (PLTT).....	25
b. Réserve utile en eau du sol.....	25
c. État physiologique des plantules de chêne vert.....	26
d. Suivi de la survie des plantules de chêne vert.....	27
IV. Discussion.....	29
V. Conclusion.....	32
Conclusion générale.....	33
Bibliographie.....	35

Table des tableaux

Tableau 1: Caractéristiques principales des différentes strates de la dehesa.....	10
Tableau 2: Quelques espèces herbacées ubiquistes présentes dans la dehesa à pâturage, classées selon leur famille.....	17
Tableau 3: Valeurs moyennes de certaines propriétés du sol sous le couvert des arbres et en milieu ouvert, dans une dehesa ibérique.....	20
Tableau 4 : Proportion de lumière totale transmise dans quatre habitats de dehesas dans le centre-ouest de l'Espagne.....	25
Tableau 5: Réserve utile en eau du sol dans l'horizon 0-50 cm, le 21 avril 2010, dans deux sites et quatre habitats de dehesas dans le centre-ouest de l'Espagne.....	25
Tableau 6: Réserve utile en eau du sol dans l'horizon 0-50 cm, le 9 juin 2010, dans deux sites et quatre habitats de dehesas dans le centre-ouest de l'Espagne.....	26
Tableau 7: Réserve utile en eau du sol dans l'horizon 0-50 cm, le 18 août 2010, dans deux sites et quatre habitats de dehesas dans le centre-ouest de l'Espagne.....	26
Tableau 8: Effets de quatre habitats sur le rapport Fv/Fm de plantules de chêne vert sur les sites de Retortillo et de San Esteban dans le centre-ouest de l'Espagne.....	27

Table des figures

Figure 1: Répartition géographique des dehesas sur la péninsule ibérique.....	9
Figure 2: Variation historique de la surface occupée par les différents types de dehesas en Espagne et de montados au Portugal.....	12
Figure 3: Chêne vert touché par la <i>seca</i>	13
Figure 4: Les deux principales espèces d'arbres de la dehesa, dans l'ordre, le chêne vert et le chêne liège.....	14
Figure 5: Dehesa à faible densité et à densité moyenne.....	15
Figure 6: Port typique d'un chêne vert (<i>Quercus ilex</i>) adulte soumis à des tailles périodiques.....	16
Figure 7: Variation annuelle de la production du pâturage.....	18
Figure 8: Distribution de la densité de longueur racinaire (DLR) des plantes herbacées et des arbres en fonction de la distance au tronc et de la profondeur du sol dans la dehesa.....	19
Figure 9: Localisation de la ville de Plasencia et des deux sites d'étude, Retortillo et San Esteban.....	22
Figure 10: Photos hémisphériques prises dans différents habitats du site de Retortillo: sous le couvert d'un arbre, dans le pâturage et sous le couvert d'arbustes.....	24
Figure 11: Évolution du taux de survie des plantules de chêne vert entre le 25 mai et le 5 août 2010 sur les sites de Retortillo et de San Esteban dans le centre-ouest de l'Espagne.....	28

Introduction générale

Le modèle agricole moderne, s'appuyant sur le concept économique de l'offre et de la demande et étant régi par les lois des marchés financiers, est à un tournant de son histoire ; plusieurs spécialistes remettent en question sa viabilité économique et la qualité de ses productions, tout en critiquant ses multiples impacts négatifs sur l'environnement. Parallèlement, une volonté de recherche et d'implantation de systèmes alternatifs se fait sentir dans le monde, dans différents contextes géographiques et économiques.

En effet, le modèle agricole actuel, qui vise avant tout à optimiser l'emploi des surfaces cultivées ou pâturées, se traduit souvent par la création de paysages agricoles très homogènes, où l'on ne retrouve habituellement qu'un nombre très limité de productions et d'arrangements spatiaux. Malheureusement, cette forte concentration spatiale des superficies agricoles entraîne généralement une diminution de la qualité de l'eau et des sols, de la biodiversité (spécifique, génétique et des habitats) et de la résilience des agrosystèmes aux perturbations anthropiques (i.e., intrants agricoles) et naturelles (i.e., changements climatiques). Par ailleurs, le modèle agricole moderne favorise la dépendance des producteurs vis-à-vis d'un revenu quasi-unique, d'autant qu'ils ont à se conformer aux prix établis par l'industrie ou des organes gouvernementaux, sur la base de critères qui négligent parfois les coûts de production et les impacts sur l'environnement, ce qui exacerbe le processus d'intensification des activités agricoles.

Du point de vue des consommateurs, le résultat perçu de cette agriculture intensive est une abondance de produits bon marché, mais de faible qualité nutritionnelle et sanitaire, ainsi qu'une mauvaise image du milieu agricole, que l'on perçoit comme peu respectueux de l'environnement. De ce fait, un nombre croissant de consommateurs affirment leur volonté d'obtenir des aliments de qualité contrôlée, ayant un impact environnemental moindre et un impact social plus équitable, même si cela se traduit par un prix plus élevé.

Parmi les modèles agricoles alternatifs, on peut citer les productions biologiques et équitables ainsi que l'agriculture raisonnée. Ces modèles peuvent porter sur des systèmes de production conventionnels en rationalisant par exemple l'utilisation d'intrants ou de pesticides, mais aussi sur des systèmes de production émergents. Un autre modèle de production alternatif qui suscite de plus en plus d'intérêt, tant chez les agriculteurs et les chercheurs que chez les pouvoirs publics est l'agroforesterie. On entend par agroforesterie l'association délibérée d'espèces ligneuses à des productions végétales (i.e., agrosylviculture) ou animales (i.e., sylvopastoralisme). Il existe une très grande diversité d'applications de l'agroforesterie, que

l'on retrouve dans de nombreux contextes et régions du monde ; on qualifie de systèmes agroforestiers ces différents aménagements. Une des illustrations les plus représentatives du concept d'agroforesterie en milieu tempéré est le système méditerranéen appelé dehesa. Cet essai présente d'abord, dans le chapitre 1, une brève synthèse des principales caractéristiques de la dehesa ibérique, de son historique, de la problématique de sa régénération arborée et, enfin, des interactions entre les principales strates végétales qui la composent et qui peuvent affecter cette régénération. Le chapitre 2 de cet essai présente des résultats originaux qui sont issus de l'expérimentation sur deux sites de dehesa, dans le centre-ouest de l'Espagne. Ces résultats ont notamment permis d'apporter de nouvelles connaissances sur les effets des arbres et de la strate arbustive sur la disponibilité de la lumière totale transmise, la teneur en eau du sol, et sur l'état physiologique et la survie des plantules de chêne vert. Ces nouvelles connaissances vont sans doute contribuer à mieux orienter les stratégies de gestion visant à réhabiliter la dehesa par la régénération naturelle.

Chapitre 1. La dehesa ibérique : définition, perspective historique, enjeu de persistance et effets des strates végétales sur la régénération arborée.

I. Présentation du système agroforestier : la dehesa

L'appellation « dehesa » réfère à un type d'aménagement agroforestier dans lequel la forêt méditerranéenne a été partiellement éclaircie et simplifiée en termes d'espèces et de structure, de façon à créer des espaces de pâturage et de culture partiellement ombragés ainsi que des zones de chasse (Montero et al, 1998), tout en permettant des récoltes périodiques de bois de chauffage et la valorisation de produits forestiers non-ligneux comme le liège et les glands qui sont consommés *in situ* par les animaux domestiques.

De façon générale, le milieu dans lequel on retrouve les dehesas se caractérise par un climat de type méditerranéen, une faible fertilité des sols qui restreint les autres utilisations agricoles et une topographie plate ou collinéenne (Olea et San Miguel-Ayanz, 2006). La dehesa (appelée « montado » au Portugal) est le système agroforestier le plus répandu en Europe. Il couvrirait entre trois et cinq millions d'hectares sur la péninsule ibérique (Moreno et Pulido, 2009).

Les dehesas sont majoritairement concentrées dans le centre-ouest de la péninsule ibérique (figure 1), en particulier dans la province espagnole d'Estrémadure, avec une superficie de 1,25 millions d'hectares (Olea et San Miguel-Ayanz, 2006).

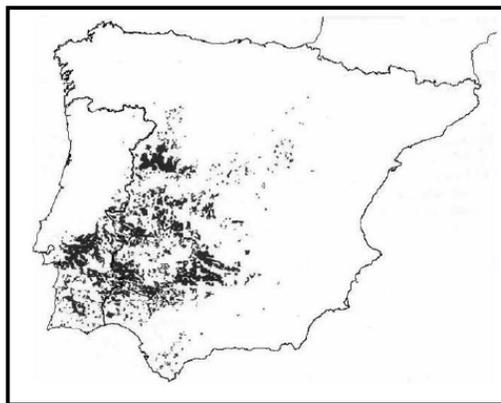


Figure 1: Répartition géographique des dehesas sur la péninsule ibérique (tiré de Blanco et al, 1997).

La dehesa se compose de trois types de végétation correspondant à trois strates, arborée, arbustive et herbacée, dont les caractéristiques générales sont présentées dans le tableau 1, et de façon détaillée dans les paragraphes suivants.

Tableau 1: Caractéristiques principales des différentes strates de la dehesa (d'après San Miguel-Ayanz, 2001).

Arborée	Arbustive	Herbacée
- Longue durée de vie	- Durée de vie intermédiaire	- Plantes annuelles
- Fonction de stabilisation	- Biomasse moyenne	- Forte variabilité spécifique
- Forte biomasse	- Forte compétitivité	- Faible biomasse accumulée
- Faible productivité	- Forte colonisation	- Production rapide
- Colonisation lente du milieu	- Peu désirable	

La dehesa est un système sylvopastoral considéré comme une illustration des possibilités de durabilité en matière de conservation naturelle et de développement rural de l'agroforesterie (Olea et San Miguel-Ayanz, 2006). L'intérêt de la dehesa au plan environnemental et social est aujourd'hui encore très important. En effet, ce système agroforestier a été reconnu pour sa forte biodiversité, ses qualités patrimoniales et paysagères ainsi que son potentiel touristique et récréatif. La dehesa est inscrite en tant que système d'intérêt communautaire à la directive européenne sur les habitats (Moreno et Pulido, 2009). Sur le plan socio-économique, elle tient toujours un rôle prééminent dans les régions rurales du sud-ouest de l'Espagne et du Portugal, où elle peut représenter la première utilisation des terres agricoles en occupant ces surfaces à hauteur d'environ 50 % (Campos et Martín-Bellido, 1997). La dehesa joue aussi un rôle majeur dans l'identité régionale, de par sa valeur de patrimoine et par les productions alimentaires de haute qualité qu'elle génère (Moreno et Pulido, 2009). Afin de mieux cerner l'importance que tient ce système agroforestier dans la péninsule ibérique, il est nécessaire de considérer son historique.

II. Historique de la dehesa.

La première référence historique à la dehesa remonte à l'an 924 (Corominas, 1997), l'appellation faisant référence à un type de propriété agricole fermée, le nom provenant du latin *defesa*, signifiant enclos. Le terme désignait alors des espaces de pâturage ou de chasse appartenant généralement aux seigneurs féodaux puis, suite à la privatisation des terres agricoles au 19^{ème} siècle, une grande propriété sans référence au type de végétation. Il faudra attendre 1944 pour que le nom de dehesa soit définitivement associé à un espace de pâturage partiellement couvert de chênes (Vicente et Alès, 2006).

La plus ancienne dehesa a été datée à 1294 et se trouve dans le village de Jaraicejo (Hoyas González, 1998), mais la plupart de celles que l'on retrouve aujourd'hui semblent avoir été établies au seizième siècle, suite à une augmentation de la population rurale ainsi que du nombre d'animaux de trait. Ces dehesas anciennes sont aujourd'hui appelées *dehasas boyales* et sont situées en bordure des villages. De la même manière, les *dehasas majadales*, d'âge moyen, ont généralement été mises en place entre 1750 et 1850 et, jusqu'à ce jour, ont fait l'objet d'une utilisation intense en tant qu'espace de pâturage. Viennent enfin les dehasas jeunes, créées aux alentours de 1920, durant la période de « conquête agricole » (Pleininger et al, 2003).

Durant les dernières décennies, des changements majeurs dans la situation socio-économique de l'Espagne et du Portugal ont, tout comme dans le restant de l'Europe, fait peser une menace sur les systèmes sylvopastoraux, particulièrement sur la dehesa ibérique. En effet, en raison de l'intensification de l'agriculture imposée par de nouvelles politiques et de nouveaux moyens techniques, l'utilisation extensive et variée des terres a laissé place à des usages intensifs et moins diversifiés. Ainsi, une partie des dehasas a été éliminée pour laisser place à des espaces ouverts, plus facile d'accès à la machinerie, et dans lesquels la densité en animaux domestiques a été largement augmentée (Pleininger et al, 2003 ; Moreno et Pulido, 2009). De cette manière, près de six millions d'arbres ont été déracinés durant la seconde moitié du 19^{ème} siècle (Elena-Rosello et al, 1987). La figure 2 illustre bien la régression brutale de la surface des dehasas à partir des années 1960, et le fait que les montados du Portugal furent moins touchés.

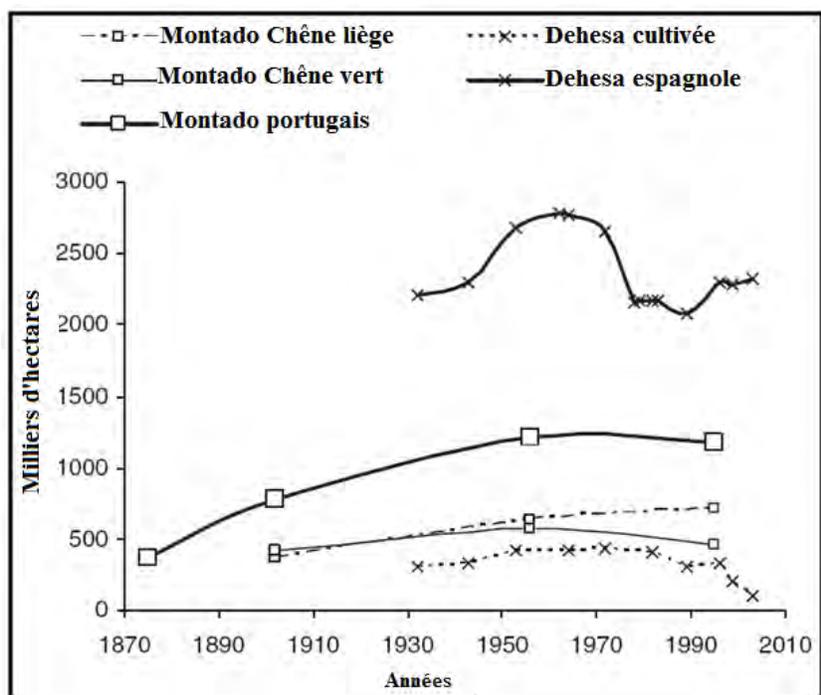


Figure 2 : Variation historique de la surface occupée par les différents types de dehesas en Espagne et de montados au Portugal (tiré de Moreno et Pulido, 2009).

III. Causes de la régression des dehesas.

La principale cause de régression des dehesas est un changement de la situation socio-économique de ses zones de distribution. Concrètement, ce changement s'est traduit par un exode rural, donc une diminution de la main d'œuvre disponible en zones agricoles ; une baisse de la demande en produits forestiers comme le charbon ou le bois de chauffage, qui ont été remplacés par le gaz de ville ou le pétrole ; une intensification des pratiques agricoles, en particulier le pâturage ; et un abandon progressif des périodes de transhumance et des cycles de jachère (Gómez-Gutiérrez, 1992 ; Plieninger et Wilbrand, 2001 ; Campos et al, 2003; Linares and Zapata, 2003 ; San Miguel, 2005, tels que cité par Moreno et Pulido, 2009).

L'élimination volontaire des arbres, principalement par déracinement, est aussi l'un des principaux facteurs de régression des surfaces occupées par les dehesas. L'absence de remplacement des arbres morts dû à un manque d'entretien des parcelles et au surpâturage est aussi un facteur important qui a contribué au déclin des dehesas soumises à une trop forte pression animale. En effet, en parallèle à l'intensification des pratiques, on a observé un

changement dans la composition des espèces animales du pâturage, les ovins et caprins laissant progressivement place aux bovins et équins, présents en plus grand nombre par unité de surface. Les effets combinés de ces deux facteurs s'est traduit par l'augmentation du piétinement et de la compaction des sols, créant des conditions limitant la régénération des arbres. À l'opposé, plusieurs parcelles ont été laissées à l'abandon afin d'être reconverties en espaces de chasse, ce qui constitue une des activités les plus rentables des dehesas. De ce fait, les arbres ne sont plus entretenus et les espaces de pâturage sont colonisés de manière permanente par les espèces arbustives (G. Moreno, comm. pers.).

À cela s'ajoute un phénomène encore vaguement connu, appelé la *seca* (figure 3), qui provoque le dessèchement progressif jusqu'à la mort des chênes verts et des chênes lièges. Les causes présumées de ce phénomène sont l'âge trop élevé des arbres, l'action d'un parasite fongique et le changement climatique, chacun de ces facteurs s'additionnant et ayant un effet synergétique (Moreno et Pulido, 2009). Afin de bien camper les travaux expérimentaux du présent essai qui portent sur la régénération du chêne vert (chapitre 2), les sections suivantes présentent la structure typique de la dehesa et la façon dont elle est gérée.



Figure 3 : Chêne vert touché par la *seca* (source : Daniel Gomez).

IV. Les différentes strates de la dehesa.

a. La strate arborée.

La présence des arbres dans la dehesa résulte d'une éclaircie sélective de la forêt méditerranéenne. La strate arborée est multi-productive. Elle peut produire à la fois du bois de chauffage, du liège, ainsi que des glands et du feuillage qui représentent un important complément à la diète des animaux d'élevage. La strate arborée joue aussi un rôle fondamental dans la stabilisation des sols, le maintien de la biodiversité, la création d'abris pour le bétail et la faune sauvage, la fixation du carbone atmosphérique et la conservation du patrimoine (Olea et San Miguel-Ayanz, 2006).

Le chêne vert (*Quercus ilex*) et le chêne liège (*Quercus suber*) sont les deux principales espèces d'arbre dans la dehesa. On retrouve aussi le chêne faginé (*Quercus faginea*), le chêne tauzin (*Quercus pyrenaica*) et le frêne à feuilles étroites (*Fraxinus angustifolia*), bien que leur présence y soit plus limitée (Moreno et Pulido, 2009).

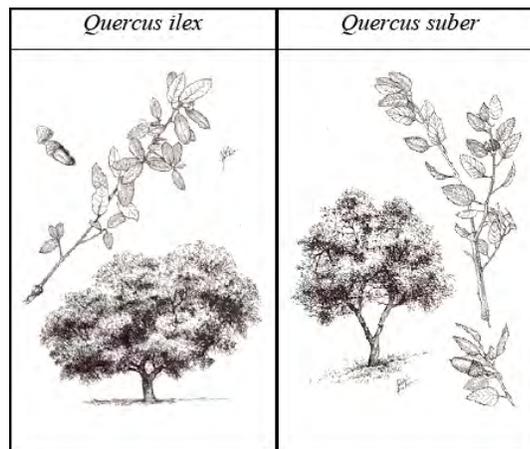


Figure 4 : Les deux principales espèces d'arbres de la dehesa, dans l'ordre, le chêne vert et le chêne liège (tiré de Almo Guerra Millán, 1996).

La densité des arbres dans les dehesas varie de 5 à 80 tiges à l'hectare, avec des valeurs généralement comprises entre 15 et 45 arbres à l'hectare (figure 5). Le couvert généré par le recouvrement des cimes varie en général entre 21 et 40 % de la surface totale (Moreno et Pulido, 2009).



Figure 5: Dehesa à faible densité (moins de dix arbres/ha, à gauche) et à densité moyenne (environ 40 arbres/ha, à droite).

Selon Gouveia et Freitas (2008), une densité de 40 arbres par hectare permettrait l'optimisation de l'utilisation de l'eau dans les dehesas. Les auteurs soulignent qu'une densité inférieure à 40 arbres à l'hectare provoquerait un stress hydrique par une trop faible disponibilité en eau résultant de la réduction de la rétention de l'eau de pluie par le système racinaire des arbres. Une densité supérieure à 40 arbres à l'hectare, pour sa part, provoquerait un stress hydrique résultant de la compétition intraspécifique pour l'eau.

On observe généralement une variation géographique de la densité d'arbres dans la dehesa ibérique. Les zones du sud de l'Estrémadure et du nord de l'Andalousie, qui correspondent à la zone méridionale de distribution, présentent des dehesas souvent plus denses que celles que l'on peut retrouver dans le sud de la Castille et Léon, qui est la zone la plus septentrionale de distribution de ce système (Moreno, 2010).

Durant les premières années suivant leur établissement, les arbres subissent une taille de formation dans le but de leur donner une forme désirée. On conserve généralement entre deux à sept branches principales à 1 ou 2 m du sol, ce qui favorise l'extension latérale de la cime et maximise la production de glands. Les arbres sont ensuite taillés dans le but de récolter du bois de chauffage et de maintenir leur forme et leur productivité (figure 6) (Joffre et al, 1988).



Figure 6 : Port typique d'un chêne vert adulte soumis à des tailles périodiques.

b. La strate arbustive.

La présence d'arbustes dans la dehesa est souvent considérée comme indésirable car ceux-ci remplacent des surfaces de pâturages ou de culture de manière invasive. En fait, traditionnellement, les arbustes étaient systématiquement éliminés par des cycles de pâturage de plusieurs années suivis d'opérations de nettoyage (Joffre et al, 1988). De nos jours, la situation est plus complexe. D'une part, plusieurs dehesas sont reconverties en espaces de chasse, peu entretenus et souvent envahis par les arbustes. D'autre part, des superficies importantes sont exploitées en pâturage intensif, ce qui entraîne souvent des problèmes majeurs de régénération (Pulido et al. 2010).

Il existe une grande variété d'espèces arbustives pouvant être retrouvées dans les dehesas (Tárrega et al, 2009). Dans la région d'Estremadure, on observe majoritairement deux types d'arbustes : *Cistus ladanifer* de la famille des *Cistaceae* et *Retama sphaerocarpa* de la famille des *Fabaceae*. Il est commun de voir l'une ou l'autre de ces espèces dominer la strate arbustive, bien qu'il soit assez rare des les retrouver ensemble dans une même parcelle (V. Rolo, comm. pers.).

c. La strate herbacée.

La strate herbacée peut se composer de pâturage naturel ou amélioré et de cultures vivrières, généralement des céréales comme l'avoine, le blé ou l'orge qui sont bien adaptées au climat méditerranéen (Olea et San Miguel-Ayanz, 2006). Les cultures sont généralement soumises à une régie conventionnelle comprenant un labour, un semis en automne et une fertilisation en azote, en phosphore et en potassium. Les cultures sont conduites sous des cycles de trois à six ans, ce qui permet de réduire l'invasion d'espèces arbustives, tout en assurant la production de grains ou de fourrages pour l'alimentation du bétail (Olea et San Miguel-Ayanz, 2006). Selon Moreno et Pulido (2009), les espèces herbacées du pâturage sont variables en fonction des conditions climatiques, édaphiques, écologiques et topographiques, bien que certaines espèces ubiquistes aient été recensées (tableau 2).

Tableau 2 : Quelques espèces herbacées ubiquistes présentes dans la dehesa à pâturage, classées selon leur famille (d'après Moreno et Pulido, 2009).

Poacées	Légumineuses	Autres
- <i>Aira caryophylla</i>	- <i>Ornithopus compressus</i>	- <i>Xolantha guttata</i>
- <i>Airopis tenella</i>	- <i>Biserrula pelecinus</i>	- <i>Geranium molle</i>
- <i>Psilurus incurvus</i>	- <i>Lathyrus angulatus</i>	- <i>Spergularia rubra</i>
- <i>Bromus</i> sp.	- <i>Trifolium</i> (plusieurs espèces)	- <i>Silene inaperta</i>
		- <i>Silene portensis</i>
		- <i>Cerastium glomeratum</i>
		- <i>Tolpis barbata</i>
		- <i>Bellis annua</i>

La production annuelle de pâturage comporte deux périodes de croissance, une au début de l'été et l'autre au début de l'automne (figure 7). L'eau étant le principal facteur limitant de la productivité de la dehesa, ces deux périodes de croissance sont associées aux périodes saisonnières correspondant aux plus fortes précipitations. De la même façon, la productivité annuelle de la dehesa varie selon les écarts de pluviométrie interannuels.

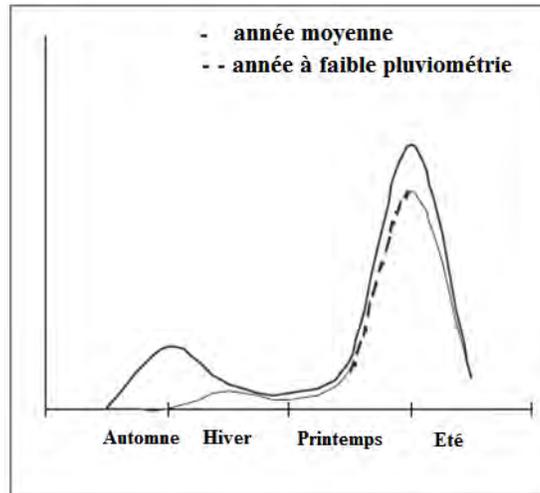


Figure 7: Variation annuelle de la production du pâturage (tiré de Olea et San Miguel-Ayanz, 2006).

V. Les interactions interspécifiques.

Dans tout système agroforestier, y compris la dehesa, les arbres et les plantes associées ont un impact les uns sur les autres. Il est donc nécessaire de piloter l'association de façon à optimiser leurs interactions positives (i.e., facilitation) tout en minimisant leurs interactions négatives (i.e., compétition) (Jose et al, 2004).

a. Les interactions de compétition.

Gouveia et Freitas (2008) ont démontré qu'il peut exister une compétition intraspécifique ou interspécifique au sein de la strate arborée pour la ressource en eau. Les auteurs ont argué que le régime annuel de précipitations est un facteur déterminant de la densité des arbres. De la même façon, il existe des interactions de compétition entre les différentes strates pour l'eau et les nutriments du sol, et ces interactions sont plus ou moins fortes selon la répartition spatiale des racines de chacune des strates (Moreno et al. 2005). En effet, si différentes espèces partagent la même couche de sol, elles risquent d'entrer en compétition pour les mêmes ressources. Cette co-existence racinaire au sein d'une même région du sol peut être observée au sein d'espèces de la même strate (i.e., plusieurs types d'arbustes à enracinement superficiel) ou au sein d'espèces de strates différentes (i.e., herbacées et arbustes à enracinement superficiel comme *Cistus ladanifer*).

Il est aussi possible d'observer des interactions de compétition pour la lumière. Par exemple, Moreno et al (2007) ont observé une diminution du rendement du pâturage et du taux de survie des semis de chêne vert résultant d'une forte réduction de la disponibilité de la lumière causée par un couvert arbustif dense.

b. Les interactions de facilitation.

Moreno et al (2007) ont démontré, dans un contexte de faible fertilité des sols, que la présence de la strate arborée peut avoir un effet positif sur la fertilité des horizons supérieurs du sol, notamment en augmentant la disponibilité de la plupart des nutriments, ce qui facilite la croissance des strates arbustive et herbacée. Les auteurs expliquent ce phénomène par la répartition racinaire des plantes formant les différentes strates végétales. Les arbres puisent les nutriments dans les couches plus profondes du sol, alors que les herbacées et les arbustes explorent généralement les couches superficielles du sol. Cette séparation spatiale des systèmes racinaires favorise généralement la complémentarité de l'utilisation des ressources entre différentes espèces coexistantes. La figure 8 illustre la répartition des racines des plantes herbacées et des arbres dans la dehesa. On constate que les herbacées ont un enracinement superficiel, alors que les arbres développent leur système racinaire en profondeur, ce qui minimise la compétition souterraine arbre-herbacées.

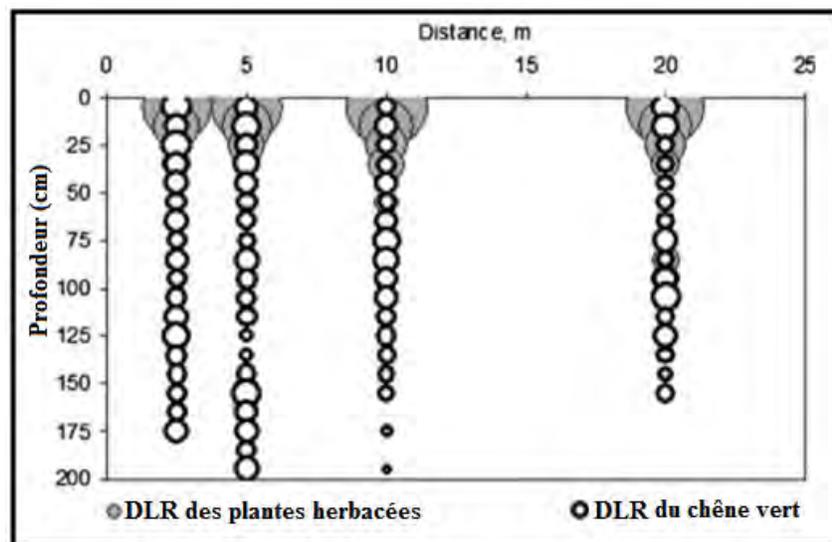


Figure 8 : Distribution de la densité de longueur racinaire (DLR) des plantes herbacées et des arbres en fonction de la distance au tronc et de la profondeur du sol dans la dehesa (tiré de Moreno et al, 2005).

Selon Jose et al (2004), un ombrage modéré (environ 50 %), tel qu'on peut typiquement le trouver sous la cime d'un chêne mature de la dehesa, a généralement un effet neutre ou favorable à la croissance des plantes herbacées ayant un métabolisme en C₃. Ainsi, Moreno et al (2007) ont observé que l'ombre générée par les arbres dans la dehesa n'affecte pas la croissance du pâturage, excepté à l'intérieur de la zone couverte par un rayon de 4 m partant du tronc, où l'interception de la lumière incidente est accrue. Les auteurs soulignent toutefois que cette zone de compétition ne couvre que 10 % de la superficie totale cultivée.

Gallardo et al (2000) ont pour leur part démontré que les arbres dans les dehesas entraînent une certaine hétérogénéité spatiale de l'azote, notamment en fournissant des conditions plus favorables aux micro-organismes responsables de la minéralisation de l'azote et en favorisant l'apport d'azote organique à ces micro-organismes au printemps et à l'automne. Le tableau 3 montre la différence observée pour différents paramètres édaphiques, dont l'azote total, entre une zone de pâturage ouvert et sous le couvert de chênes matures. Les auteurs ont mis en évidence que les teneurs du sol en azote total, en carbone organique total et en matière organique sous le couvert des arbres étaient significativement supérieures à celles en milieu ouvert.

Tableau 3: Valeurs moyennes de certaines propriétés du sol sous le couvert des arbres et en milieu ouvert, dans une dehesa ibérique (tiré de Gallardo et al, 2000).

	Sous le couvert de chênes	Prairie ouverte
Matière organique (%)	6,95	4,78
Carbone organique (%)	3,75	2,37
Azote total (%)	0,28	0,16
Rapport C/N	13,3	14,8
pH	5,80	6,10

Il est aussi supposé que les arbres et certains arbustes pourraient contribuer au phénomène d'ascenseur hydraulique (*hydraulic lift*), selon lequel ils permettraient l'ascension de l'eau des couches inférieures vers les couches supérieures du sol. En rendant l'eau accessible aux plantes à enracinement superficiel, ce phénomène peut aider à faciliter leur croissance, notamment lors des périodes de sécheresse (Jose et al, 2004). Par ailleurs, on suppose aussi que les buissons créés par les arbustes tiennent un rôle important dans la régénération de la strate arborée, en fournissant des abris aux jeunes pousses contre le broutage et en améliorant les conditions de croissance par la création de microclimats. C'est en partie sur quoi repose le chapitre suivant qui présente des résultats issus de l'expérimentation.

Chapitre 2. Impact de la strate arbustive sur la régénération du chêne vert.

I. Objectif et hypothèse de recherche.

Des travaux de recherche antérieurs ont démontré l'impact positif de la présence de la strate arborée sur la régénération et la productivité du système, ainsi que sur la fertilité des sols (Joffre et al, 1988) et la disponibilité en eau (Joffre et Rambal, 1993 ; Hoff et al, 2002). Cependant, peu de travaux ont porté spécifiquement sur les impacts de la strate arbustive sur le fonctionnement de la dehesa.

Il est supposé que les arbustes tiennent un rôle positif important dans le processus de régénération de la dehesa, notamment par la création d'un abri qui protège les jeunes pousses d'un excès de lumière et de chaleur, du piétinement et de l'herbivorie (Pulido et al. 2010). La strate arbustive peut aussi augmenter la disponibilité en eau, notamment par le phénomène d'ascenseur hydraulique et de certains nutriments (azote pour *Retama sphaerocarpa* et phosphore pour *Cistus ladanifer*) (G. Moreno et V. Rolo, comm. pers.).

Le but de ce travail est d'analyser les effets de la présence d'arbustes sur le fonctionnement et, dans une moindre mesure, la productivité de la dehesa, en comparant différents milieux formés de la présence ou non des strates arborée et arbustive. Notre étude adresse un focus particulier à la régénération naturelle du chêne vert et aux interactions interspécifiques. Nous avons comparé les effets de deux différentes espèces d'arbustes indigènes, *Retama sphaerocarpa* et *Cistus ladanifer*, sur l'émergence, la survie et l'état physiologique des plantules de chêne vert dans la dehesa.

Mon hypothèse de recherche est la suivante : comparativement au milieu ouvert, le milieu créé par la présence d'une strate arbustive réduit le stress physiologique et augmente la survie des plantules de chêne vert.

II. Matériels et méthodes.

a. Zone d'étude.

Les travaux ont été menés dans deux sites de dehesa, Retortillo (338 m au dessus du niveau de la mer) et San Esteban (455 m), situés dans le centre-ouest de l'Espagne, près de la ville de Plasencia (40°01'50''N ; 6°05'18''O), dans le Nord de la Province de Caceres (figure 9). Ces deux sites ont été sélectionnés pour leurs caractéristiques similaires en termes de type de sol, de topographie, de climat et d'altitude. Les sites de Retortillo et de San Esteban ont été colonisés par *Retama sphaerocarpa* et *Cistus ladanifer*, respectivement.

Dans les deux sites, la strate arborée est composée majoritairement de chênes verts, avec la présence rare de chênes lièges pour une densité totale d'environ 40 arbres à l'hectare. On retrouve aussi sur les deux sites un pâturage naturel composé majoritairement de plantes annuelles indigènes.



Figure 9 : Localisation de la ville de Plasencia et des deux sites d'étude, Retortillo et San Esteban.

Le climat est de type méditerranéen semi-aride, caractérisé par une température annuelle moyenne oscillant entre 13 et 17 °C et une pluviométrie annuelle de moins de 600 mm, intervenant principalement entre les mois d'octobre et de mai (Cubera et Moreno, 2007b). Le mois le plus froid est janvier (-0,2 °C) alors que le plus chaud est juillet (34 °C), avec des valeurs extrêmes enregistrées de -6 °C et 41,5 °C en 2007. Dans les deux sites, la topographie est plate et le type de sol est un Cambisol dystrique (Garcia-Navarro et López-Piñeiro, non daté), avec une roche mère du précambrien supérieur à ardoise et grauwaacke (Sistema de Información Geológico Minero de Extremadura, 2010).

b. Dispositif expérimental.

Le dispositif expérimental est composé de deux sites différents. Dans chacun des sites, quatre habitats ont été définis : le pâturage ouvert, sous le couvert d'un arbre, sous le couvert d'arbustes et sous le couvert d'un arbre et d'arbustes. Dans chacun de ces habitats, six cages métalliques ont été implantées, pour un total de 24 cages par site. Les cages sont composées de grillage métallique serré (1 cm) et implantées à 30 cm sous le sol, afin de prévenir la consommation des jeunes pousses et des glands par les rongeurs et le broutage par les animaux en pâturage. Cinquante glands de chêne vert ont été ensemencés dans chacune des cages de façon aléatoire, à l'automne 2007, soit près de deux années avant la prise de mesures. Le pâturage a été coupé minutieusement à deux reprises durant les périodes de sa croissance afin qu'il ne crée pas de compétition excessive et n'entrave pas la survie des jeunes pousses.

c. Variables mesurées.

Un suivi de la dynamique temporelle de la survie de chaque plantule ayant germé et survécu a été effectué dans chacun des habitats des deux sites, à leur troisième année de croissance, en 2010, le 25 mai (date initiale), le 30 juin, le 16 juillet et le 5 août. Le taux de survie à chacune des dates a été calculé et normalisé à partir des valeurs à la date initiale (taux de survie = 100 %).

Afin de déterminer l'état physiologique des plantules de chêne vert, à la troisième année de croissance, le 10 juin 2010, des mesures de photosynthèse chlorophyllienne (rapport Fv/Fm) avec un fluorimètre (OS5p, Opti-sciences, NH, USA) ont été réalisées sur chaque pousse ayant germé et survécu. Le rapport Fv/Fm donne une mesure du rendement quantique maximal du photosystème II. Une diminution du rapport Fv/Fm est un bon indicateur de stress du photosystème, bien que la mesure du rapport Fv/Fm ne donne pas vraiment de précisions sur la nature du stress en question (Baker, 2008). Dans notre étude, compte tenu du climat méditerranéen qui prévaut sur nos sites, nous estimons que la sécheresse et la radiation solaire incidente excessive sont responsables du stress subi par l'appareil photosynthétique des pousses de chêne vert.

Afin de déterminer la proportion de la lumière totale transmise (PLTT) aux plantules de chêne vert, une photo hémisphérique a été prise sous chaque cage avec une caméra équipée d'une lentille de type « fisheye », toujours orientée dans la direction Nord. La figure 10 illustre différents exemples de structures de canopée dans la dehesa de Retortillo. Les photos hémisphériques ont été analysées avec le logiciel Gap Light Analyzer 2.0 (Frazer et al, 2000).

Ce logiciel nous a permis d'estimer la PLTT pour la période comprise entre le 1^{er} juin et le 31 octobre, qui correspond à la période anticipée de stress physiologique des plantules de chêne vert.



Figure 10 : Photos hémisphériques prises dans différents habitats du site de Retortillo: sous le couvert d'un arbre (à gauche), dans le pâturage (au centre) et sous le couvert d'arbustes (à droite).

Dans chaque site et pour chacun des quatre habitats, des mesures de réserve utile en eau (mm) du sol ont été effectuées dans la couche du sol correspondant aux 50 premiers cm du sol, grâce à un appareil de mesure capacitif Diviner 2000 (Sentek technologies, Australie). Les mesures ont été prises en 2010, le 21 avril, le 19 juin et le 18 août, avec quatre mesures par habitat sur chaque site.

d. Analyse des données.

L'analyse de la variance (ANOVA) a été utilisée selon les modèles d'analyses conformes aux plans d'expériences. Pour la PLTT, le rapport Fv/Fm et la teneur en eau du sol, les sources de variation comprenaient : le site et l'habitat. Une ANOVA a été effectuée pour chacune des dates d'échantillonnage de la teneur en eau du sol. Un test LSD de Fisher a été utilisé pour comparer les moyennes entre elles. Le seuil de signification retenu lors des analyses a été de 5 %. Toutes les analyses statistiques ont été effectuées à l'aide au logiciel Statistica 8.0 (StatSoft Inc., Tulsa, OK, USA).

III. Résultats.

a. La proportion de lumière totale transmise (PLTT).

Un effet significatif de l'habitat sur la PLTT a été observé ($p < 0,0001$). La PLTT était la plus élevée dans le pâturage, intermédiaire sous le couvert d'arbustes et la plus faible sous le couvert d'un arbre seulement ou sous le couvert d'un arbre et d'arbustes (tableau 4). Aucun effet significatif du site ($p = 0,08$) ou du site en interaction avec le milieu ($p = 0,22$) n'a été observé.

Tableau 4 : Proportion de lumière totale transmise dans quatre habitats de dehesas dans le centre-ouest de l'Espagne.

Habitat	Lumière totale transmise (%)
Pâturage	81,0 a
Sous le couvert d'arbustes	52,6 b
Sous le couvert d'un arbre	39,9 c
Sous le couvert d'un arbre et d'arbustes	42,2 c

Les moyennes ($n = 12$) suivies d'une lettre différente sont significativement différentes selon le test LSD de Fisher ($p < 0,05$).

b. Réserve utile en eau du sol.

À chacune des trois dates échantillonnées en 2010, aucun effet significatif de l'habitat, ni de l'habitat en interaction avec le site sur la réserve utile en eau du sol n'a été mesuré ($p > 0,05$). Les valeurs de réserve utile en eau du sol relativement élevées du 21 avril (tableau 5) par rapport à celles du 9 juin (tableau 6) et du 18 août (tableau 7) reflètent la variation temporelle du patron de précipitations communément observé dans notre zone d'étude, où les précipitations printanières sont plus fréquentes et abondantes par rapport à celles durant la période estivale.

Tableau 5 : Réserve utile en eau du sol dans l'horizon 0-50 cm, le 21 avril 2010, dans deux sites et quatre habitats de dehesas dans le centre-ouest de l'Espagne.

Habitat	Réserve utile (mm d'eau)	
	Retortillo	San Esteban
Pâturage	34,1	36,4
Sous le couvert d'arbustes	35,2	31,6
Sous le couvert d'un arbre	34,9	34,5
Sous le couvert d'un arbre et d'arbustes	35,2	34,8

Pour chacune des combinaisons site x habitat, $n = 4$.

Tableau 6 : Réserve utile en eau du sol dans l'horizon 0-50 cm, le 9 juin 2010, dans deux sites et quatre habitats de dehesas dans le centre-ouest de l'Espagne.

Habitat	Réserve utile (mm d'eau)	
	Retortillo	San Esteban
Pâturage	16,2	17,7
Sous le couvert d'arbustes	15,6	15,3
Sous le couvert d'un arbre	16,3	16,9
Sous le couvert d'un arbre et d'arbustes	15,7	17,9

Pour chacune des combinaisons site x habitat, $n = 4$.

Tableau 7 : Réserve utile en eau du sol dans l'horizon 0-50 cm, le 18 août 2010, dans deux sites et quatre habitats de dehesas dans le centre-ouest de l'Espagne.

Habitat	Réserve utile (mm d'eau)	
	Retortillo	San Esteban
Pâturage	11,7	13,4
Sous le couvert d'arbustes	13,3	11,2
Sous le couvert d'un arbre	12,5	12,6
Sous le couvert d'un arbre et d'arbustes	13,2	13,8

Pour chacun e des combinaisons site x habitat, $n = 4$.

c. État physiologique des plantules de chêne vert.

Une interaction significative site x habitat a été mesurée ($p = 0,002$) en ce qui concerne le rapport Fv/Fm. Sur le site de Retortillo le rapport Fv/Fm sous le couvert d'arbustes était significativement supérieur à celui dans le pâturage. À l'opposé, sur le site de San Esteban, le rapport Fv/Fm dans le pâturage était significativement inférieur à celui dans les trois autres habitats formant différents couverts de ligneux. Un effet significatif de l'habitat a aussi été mesuré ($p < 0,0001$) : indépendamment du site, le rapport Fv/Fm dans le pâturage était significativement inférieur à celui dans les trois autres habitats.

Tableau 8 : Effets de quatre habitats sur le rapport Fv/Fm de plantules de chêne vert sur les sites de Retortillo et de San Esteban dans le centre-ouest de l'Espagne.

Habitat	Rapport Fv/Fm	
	Retortillo	San Esteban
Pâturage	0,73 b	0,63 c
Sous le couvert d'arbustes	0,80 a	0,78 a
Sous le couvert d'un arbre	0,77 ab	0,79 a
Sous le couvert d'un arbre et d'arbustes	0,77 ab	0,78 a

Pour chacun des sites, les moyennes ($n = 54-105$ plantules) suivies d'une lettre différente sont significativement différentes selon le test LSD de Fisher ($p < 0,05$).

d. Suivi de la survie des plantules de chêne vert.

Dans les deux sites, le taux de mortalité des plantules de chêne vert dans le pâturage a été plus rapide et plus important que dans les autres habitats. Par conséquent, à la dernière date d'échantillonnage, le 5 août 2010, le taux de survie des plantules de chêne vert était nettement plus faible dans le pâturage, comparativement aux trois autres habitats (figure 11). Sur les deux sites, le taux de survie dans l'habitat arbre-arbuste est demeuré très élevé tout au long de l'étude. L'effet de l'arbre seul a donné des résultats opposés selon le site : au terme de l'étude, le taux de survie sous le couvert de l'arbre a été nul sur le site de Retortillo (*Retama sphaerocarpa*), alors qu'il était de 92 % sur le site de San Esteban (*Cistus ladanifer*). Il nous faut toutefois considérer les résultats du site de Retortillo avec circonspection car, probablement en partie à cause des rongeurs, le nombre de plantules ayant germé était très faible, notamment pour le milieu Arbre qui ne comportait que huit pousses. Ce phénomène qui fût hors de notre contrôle explique peut-être l'écart important du taux de survie entre les deux sites dans l'habitat Arbre.

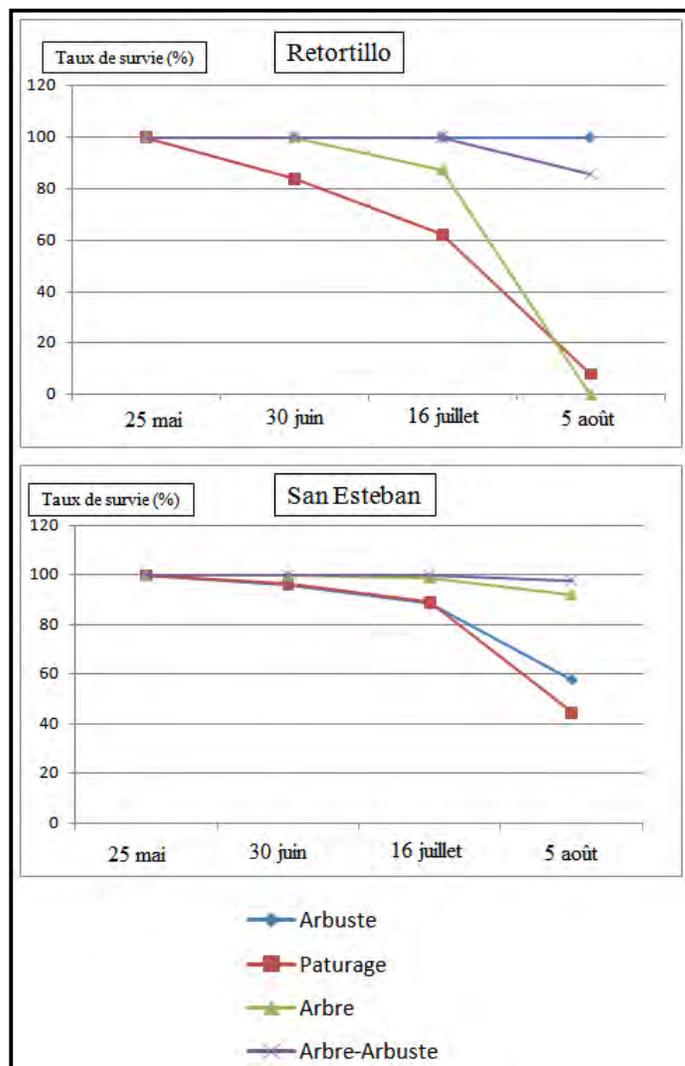


Figure 11: Évolution du taux de survie des plantules de chêne vert entre le 25 mai et le 5 août 2010 sur les sites de Retortillo et de San Esteban dans le centre-ouest de l'Espagne.

IV. Discussion

Nos résultats indiquent que la présence d'un couvert arbustif, qu'il soit composé de *Cistus ladanifer* ou de *Retama sphaerocarpa*, combiné avec ou sans le couvert d'un arbre mature, se traduit par une interception de près de 50 % de la lumière totale transmise, ce qui minimise le stress physiologique des plantules de chêne vert (i.e., augmentation du rapport Fv/Fm) et favorise leur survie. Puisque qu'aucun effet significatif des différents habitats sur la réserve en eau utile de l'eau n'a été observé, il est fort probable que l'amélioration du statut physiologique des semis de chêne vert sous le couvert arbustif soit attribuable à l'ombrage modérée qui peut potentiellement atténuer la transpiration et le stress hydrique des plantules, sans affecter leur taux de photosynthèse (Pausas et al, 2009). À l'opposé, nos mesures de fluorimétrie montrent clairement que l'absence de couvert a affecté négativement l'appareil photosynthétique des chênes juvéniles, qui étaient soumis à un stress plus important dans le pâturage ouvert que dans tout autre milieu. En effet, une faible diminution du rapport Fv/Fm, de 0,8 à 0,7 ou 0,6 traduit une diminution de l'activité des centres photosynthétiques de l'ordre de 40 à 50 % dans un contexte de stress lumineux (Baquedano et Castillo, 2006). Les valeurs pour l'habitat pâturage (0,73 à Retortillo et 0,63 à San Esteban) reflètent donc bien un réel état de stress lumineux comparativement aux valeurs des autres habitats ayant des valeurs de l'ordre de 0,8. Par ailleurs, une trop forte irradiation solaire aggraverait le phénomène de stress engendré par la sécheresse durant l'été (Moreno et Cubera, 2008 ; Montero et al, 2008). Le rapport Fv/Fm ne différait toutefois pas significativement entre les habitats Arbre, Arbuste et Arbre-Arbuste, ce qui indique que l'effet de la strate arbustive est similaire à celui de la strate arborée et qu'il n'existe pas d'effet synergétique, du point de vue de l'écophysiologie des plantules de chêne vert, lorsque les deux strates sont associées. Tout indique donc que la présence d'au moins une de ces strates est bénéfique dans la réduction du stress physiologique pour les jeunes pousses de chêne vert. Toutefois, un trop fort couvert arboré ou arbustif pourrait pénaliser les jeunes chênes, en réduisant la disponibilité en eau, comme l'ont montré Gouveia et Freitas (2008).

Plusieurs travaux ont montré que les habitats formés d'un couvert arbustif peuvent aussi augmenter la disponibilité des nutriments au sol, réduire la compaction des sols et favoriser le maintien de population de petits mammifères, en particulier les rongeurs, qui permettent la dispersion des glands (Muñoz et al, 2009). En fait, l'hypothèse d'un effet bénéfique global de la strate arbustive sur la survie de jeunes arbres est supportée par un nombre grandissant d'études (Plieninger et al, 2010). Par exemple, la méta-analyse de Gómez-Aparico et al (2004) qui concerne plus de 18 000 semis de 11 espèces ligneuses implantées sous le couvert de 16 espèces différentes d'arbustes en climat méditerranéen a démontré clairement un effet significatif de facilitation des arbustes sur la survie et la croissance des semis. Les auteurs soulignent toutefois que cet effet de facilitation dépend de l'espèce arbustive et que son importance est accrue sur les sites xériques de faible altitude dont la pente favorise une exposition prolongée au soleil. Dans la présente étude, l'absence d'un effet significatif de l'interaction entre le site et habitat sur la PLTT indique que *Retama sphaerocarpa* et *Cistus ladanifer* créent des conditions d'ombrage similaires pour la régénération de chêne vert. Rivist et al (2010) ont toutefois démontré que *Retama sphaerocarpa*, par le biais de processus de facilitation, induit des effets positifs sur le rendement du pâturage et la croissance de l'arbre. En revanche, *Cistus ladanifer*, par le biais de processus de compétition, induit des effets négatifs sur le rendement du pâturage, la croissance de l'arbre et la production de glands du chêne vert. Les auteurs ont argué que ces contrastes étaient sans doute attribuables à certains traits fonctionnels dominants qui distinguent ces deux espèces. En effet, *Retama sphaerocarpa* est une espèce fixatrice de l'azote atmosphérique ayant un système racinaire qui se développe dans les horizons profonds du sol (Hasse et al, 1996). *Cistus ladanifer* est pour sa part une espèce potentiellement allélopathique (Herranz et al, 2006) qui développe un système racinaire dense et superficiel (Silva et al, 2002).

Concernant la réserve utile en eau du sol, l'absence d'une interaction significative entre le site et l'habitat laisse croire que les deux espèces arbustives ont un comportement similaire vis-à-vis de la disponibilité en eau, même durant la période estivale, où le stress hydrique pour les végétaux est maximal (Baquedano et Castillo, 2007). Par contre, 2010 a été une année où les précipitations étaient supérieures à la normale. Par exemple, la station Aldehuela del Jerte, qui est située à quelques dizaines de km de nos sites, a enregistré des précipitations de l'ordre 727 mm de pluie entre octobre 2009 et septembre 2010, alors que la normale des dix dernières

années pour la même période était de 568 mm. Or, on peut s'attendre à ce que les effets des strates arbustive et arborée soient perceptibles lors d'années aux précipitations normales et que la magnitude de ces effets s'accroisse lors des années sèches (Rivest et al, 2010 ; Rolo et Moreno, 2010). Lors d'épisodes de sécheresse prolongée, on peut aussi s'attendre à ce que *Retama sphaerocarpa* intervienne en faveur des jeunes chênes verts, en assurant l'ascension d'eau des couches profondes vers les couches superficielles du sol, durant la nuit, ce qui permettrait à ceux-ci de récupérer du stress hydrique subi durant la journée (Montero et al, 2010). Le couvert arboré n'a pas quant à lui affecté la disponibilité en eau dans les 50 premiers cm du sol comme nos résultats l'ont montré. Ce phénomène peut s'expliquer par l'enracinement très profond des chênes verts matures qui sont ainsi peu dépendants de l'eau en surface (Moreno et al, 2005). De plus, l'arbre, grâce au couvert qu'il forme par sa cime étendue, peut potentiellement réduire l'évaporation de l'eau du sol (Cubera et Moreno, 2007a), ce qui pourrait expliquer que la réserve utile en eau du sol dans les habitats comprenant l'arbre soit équivalente à celle dans les autres habitats. Enfin, le pâturage, dont l'enracinement est très superficiel (Moreno et al, 2005), peut potentiellement entrer en compétition avec les plantules, mais son effet réel a été impossible à isoler dans notre étude, celui-ci étant présent dans tous les habitats.

V. Conclusion.

Nos résultats permettent d'affirmer que l'absence totale d'un couvert ligneux nuit à l'état physiologique des jeunes pousses de chêne vert, probablement en les exposant à un excès de rayonnement lumineux qui provoque un stress sur leur appareil photosynthétique et qui peut potentiellement diminuer la disponibilité en eau dans les couches superficielles du sol lors d'années sèches. La principale conséquence observée résultant de ces conditions environnementales dans le milieu ouvert est l'augmentation de la mortalité des plantules de chêne vert. Il apparaît par ailleurs que la strate arbustive n'affecte généralement pas négativement les conditions environnementales pour les plantules comparativement à la strate arborée. La strate arbustive n'entrave donc pas la survie de jeunes chênes plus que les chênes matures.

Durant la saison de croissance de cette étude (2010) qui fût influencée par des précipitations supérieures à la moyenne, les principales différences observées entre les deux sites semblent résulter plus des propriétés intrinsèques des sites comme le type, la structure et la texture du sol ou encore la densité en arbres, que du comportement des deux espèces d'arbustes. Lors d'années normales ou sèches, on peut toutefois supposer que *Cistus ladanifer* soit plus compétitif avec les jeunes pousses de chêne pour les ressources souterraines que *Retama sphaerocarpa*. Par conséquent, il serait intéressant d'effectuer des travaux permettant de déterminer l'impact des deux espèces d'arbustes sur le cyclage des éléments nutritifs du sol. On peut s'attendre à des résultats probants étant donné que *Retama sphaerocarpa* est une légumineuse qui enrichit le sol en azote et que *Cistus ladanifer* est connue pour augmenter la disponibilité du phosphore. L'augmentation des connaissances sur le phénomène d'ascenseur hydraulique permettrait d'avoir une meilleure idée de la compétition pour la ressource en eau. Enfin, une comparaison des effets des espèces arbustives sur la l'abondance des mammifères nuisibles pour les chênes verts, c'est-à-dire de consommateurs de glands ou de jeunes pousses, pourrait éventuellement mettre en évidence un type de milieu plus favorable à l'émergence de pousses et compléter le travail effectué visant à comprendre comment la strate arbustive peut influencer la survie des plantules de chêne vert.

Conclusion générale.

Comme le suggère le premier chapitre de cet essai, les effets des interactions interspécifiques entre les arbustes et les chênes verts sur la régénération de la dehesa demeurent insuffisantes. Ce n'est que récemment qu'on a commencé à entrevoir l'importance que pourrait tenir la strate arbustive dans la durabilité de la dehesa. Or, compte tenu que cette strate a été jusqu'à présent systématiquement éliminée dans les parcelles ayant conservé leur vocation agricole et que les phénomènes de vieillissement et de non remplacement du peuplement arboré se sont accrus, il est indispensable de connaître tous les facteurs pouvant ralentir le dépérissement de la dehesa. Il faut garder en tête que celle-ci est un modèle unique et reconnu de durabilité agricole qui permet de répondre à une demande croissante en produits agricoles contrôlés et de haute qualité.

Les résultats de cet essai ont permis de démontrer qu'un habitat disposant d'une certaine couverture de plantes ligneuses est particulièrement favorable à la survie des jeunes pousses de chêne vert. Il y a donc tout lieu de croire que la présence d'une strate arbustive peut favoriser le retour du chêne vert dans les dehesas où la strate arborée a été soit éliminée volontairement, soit progressivement endommagée par le phénomène de *seca*, ou tout simplement non renouvelée. Nos résultats corroborent l'hypothèse selon laquelle les arbustes peuvent intervenir positivement dans le cycle de régénération de la dehesa. Nos résultats appuient la théorie selon laquelle cette régénération se faisait auparavant (i.e., avant l'ère de l'agriculture moderne) au cours des périodes de plusieurs années durant lesquelles certaines zones d'un site de dehesa étaient envahies par les arbustes. En effet, certains soulignent que l'émergence de la problématique de régénération de la dehesa concorde avec l'apparition de la machinerie agricole moderne et l'intensification des pratiques agricoles qui ont permis aux propriétaires de dehesa de maîtriser systématiquement la progression des arbustes avec une efficacité sans précédent, ce qui s'est cependant traduit par une pression grandissante sur la régénération naturelle des chênes juvéniles (Pulido et al, 2001).

Parmi les solutions envisagées pour palier au manque de régénération de la dehesa on peut citer la plantation de semis assistée de protections individuelles, notamment dans les zones sensibles à l'érosion et dans les milieux où la régénération naturelle n'est plus envisageable (e.g., zones totalement déboisées). Il faut toutefois reconnaître que cette pratique coûteuse et laborieuse a apporté des résultats mitigés. En revanche, le présent essai supporte l'idée que l'association contrôlée et stratégique d'une strate arbustive aux arbres et aux herbacées fourragères constitue une pratique de gestion écoviable de la dehesa. Nous croyons ainsi que la

réhabilitation des dehesas par la régénération naturelle devrait occuper une place de premier plan dans les politiques de gestion de la dehesa qui sont en développement. Il est souhaité que les programmes d'incitatifs financiers pour les propriétaires soient assouplis afin d'encourager l'adoption de ce nouveau modèle de gestion de la dehesa axé sur le maintien temporaire d'une strate arbustive. Cela devrait sans doute permettre de rendre à cet agro-écosystème riche de biodiversité, sa durabilité qui lui a fait traverser les siècles.

Bibliographie.

Almoguerra Millán, J., 1996, Modelo dehesa sobre las relaciones pastizal-encinar-ganado. Trabajo de fin de carrera, Universidad Politécnica de Madrid.

Baker, N.R., 2008, Chlorophyll fluorescence: a probe of photosynthesis in vivo. Annual Review of Plant Biology 58, pp. 89 à 113.

Baquedano, F.J. et Castillo F.J., 2006, Comparative ecophysiological effects of drought on seedlings of the Mediterranean water-saver *Pinus halepensis* and water-spenders *Quercus coccifera* and *Quercus ilex*. Trees 20, pp. 689 à 700.

Baquedano, F.J. et Castillo, F.J., 2007, Drought tolerance in the Mediterranean species *Quercus coccifera*, *Quercus ilex*, *Pinus halepensis*, and *Juniperus phoenicea*. Photosynthetica 45, pp. 229 à 238.

Blanco, E., Casado, M. A., Costa, M., Escribano, R., García, M., Génova, M., Gómez, A., Gómez, F., Moreno, J.C., Morla, C., Regato, P. et Sainz, H., 1997, Los Bosques Ibéricos. Planeta, Madrid.

Campos, P. et Martín-Bellido, M., 1997, Conservación y desarrollo de las dehesas portuguesa y española. Ministerio de Agricultura, Pesca y Alimentación, Madrid.

Campos Palacín, P., 1992, Spain. In: Wibe, S. et Jones, T. (eds) Forests, market and intervention failures. Five case studies, pp. 165 à 200. Earthscan, London.

Corominas, J., 1997, Breve diccionario etimológico de la lengua castellana. Gredos, Madrid, 627 pp.

Cubera, E. et Moreno, G., 2007a, Effect of land-use on soil water dynamic of dehesas in Central-Western Spain. Catena 71, pp. 298 à 308.

Cubera, E. et Moreno, G., 2007b, Effect of single *Quercus ilex* trees upon spatial and seasonal changes in soil water content in dehesas of central western Spain. *Annals of Forest Sciences* 64, pp. 355 à 364.

Elena-Roselló, M., López, J.A., Casas, M. et Sánchez del Corral, A., 1987, El carbón de encina y la dehesa. Instituto Nacional de Investigaciones Agrarias del Ministerio de Agricultura, Pesca y Alimentación, Madrid.

Frazer, G.W., Canham, C.D. et Lertzman, K.P., 2000, Gap light analyzer 2.0. *Bulletin of the Ecological Society of America* 81, pp. 191 à 197.

Gallardo, A., Rodríguez-Saucedo, J.J, Covelo, F. et Fernando-Ales, R., 2000, Soil nitrogen heterogeneity in a Dehesa ecosystem. *Plant and Soil* 222, pp.71 à 82.

García-Navarro, A. et López-Piñeiro, A., non daté, Carte des sols de la province de Cáceres, échelle 1 : 300.000, Servicio Publicaciones, Universidad de Extremadura, Cáceres.

Gómez-Aparicio L. et al., 2004, Applying plant facilitation to forest restoration: a meta-analysis of the use of shrubs as nurse plants. *Ecological Applications* 14, pp. 1128 à 1138.

Gouveia, A. et Freitas, H., 2008, Intraspecific competition and water use efficiency in *Quercus suber*: evidence of an optimum tree density? *Trees* 22, pp. 521 à 530.

Haase, P., Pugnaire, F.I., Fernández, E.M., Puigdefábregas, J., Clark, S.C. et Incoll, L.D., 1996, An investigation of rooting depth of the semiarid shrub *Retama sphaerocarpa* (L.) Boiss. by labelling of ground water with a chemical tracer. *Journal of Hydrology* 177, pp. 23 à 31.

Herranz, J.M., Ferrandis, P., Copete, M.A., Duro, E.M. et Zalaca, A., 2006. Effect of allelopathic compounds produced by *Cistus ladanifer* on germination of 20 Mediterranean taxa. *Plant Ecology* 184, pp. 259 à 272.

Hoff, C., Rambal, S., et Joffre, R., 2002, Simulating carbon and water flows and growth in a Mediterranean evergreen *Quercus ilex* coppice using the FOREST-BGC model. *Forest Ecology and Management* 164 pp. 121 à 136.

Hoyas González, J., 1998, Jaraicejo – Historia, Monumentos e Instituciones. Editions Cicon, Cáceres, 218 pp.

Joffre, R., Rambal, S. et And Ratte, J.P., 1999, The dehesa system of southern Spain and Portugal as a natural ecosystem mimic. *Agroforestry Systems* 45, pp. 57 à 79.

Joffre, R. et Rambal, S., 1993, How tree cover influences the water balance of Mediterranean rangelands. *Ecology* 74, pp. 570 à 582.

Joffre, R., Vacher, J., De Los Lannos, C. et Long, G., 1988, The Dehesa: an agrosylvopastoral system of the Mediterranean region with special reference to the Sierra Morena area of Spain. *Agroforestry Systems* 6, pp. 71 à 96.

Jose, S., Gillespie, A.R. et Pallardy, S.G., 2004, Interspecific interactions in temperate agroforestry, *Agroforestry Systems* 61, pp. 237 à 255.

Montero, G., San Miguel, A. et Cañellas, I., 1998, Systems of Mediterranean Silviculture “La Dehesa”. In: Jiménez Díaz, R.M. et Lamo de Espinos, J. (eds) *Agricultura Sostenible*. Mundi Prensa, Madrid, pp. 519 à 554.

Montero, M.J., Moreno, G. et Bertomeu, M., 2008, Light distribution in scattered-trees open woodlands in Western Spain. *Agroforestry Systems* 73, pp. 233 à 244.

Moreno G., 2010, Evaluación de los efectos ecológicos y productivos de un nuevo modelo de gestión en mosaico de las dehesas, informe de seguimiento anual. Ministerio De Educación Y Ciencia, Dirección General De Investigación.

Moreno, G. et Cubera, E., 2008, Impact of stand density on water status and leaf gas exchange in *Quercus ilex*, *Forest Ecology and Management* 254, pp. 74 à 84.

Moreno, G. et Pulido, F.J., 2009, The Functioning, Management and Persistence of Dehesas. *Advances in Agroforestry* 6, pp. 127 à 160.

Moreno, G., Obrador, J.J., Garcia, E., Cubera, E., Montero, M.J., Pulido, F. et Dupraz, C., 2007, Driving competitive and facilitative interactions in oak dehesas through management practices. *Agroforestry Systems* 70, pp. 25 à 40.

Moreno, G., Obrador, J.J., Cubera, E. et Dupraz, C., 2005, Fine root distribution in Dehesas of Central-Western Spain. *Plant and Soil* 277, pp. 153 à 162.

Muñoz A, Bonal R, Díaz M. 2009. Ungulates, rodents, shrubs: interactions in a diverse Mediterranean ecosystem. *Basic Appl Ecol* 10:151–60.

Olea, L. et San Miguel-Ayanz, A., 2006, The Spanish dehesa. A traditional Mediterranean silvopastoral system linking production and nature conservation, 21st General Meeting of the European Grassland Federation, Badajoz. Opening Paper.

Pausas J.G., Ribeiro E., Dias S.G., Pons J. et Beseler C., 2006, Regeneration of a marginal *Quercus suber* forest in the eastern Iberian Peninsula. *Journal of Vegetation Science* 17, pp. 729 à 738.

Plieninger, T., 2006, Habitat loss, fragmentation, and alteration – Quantifying the impact of land-use changes on a Spanish dehesa landscape by use of aerial photography and GIS. *Landscape Ecology* 21, pp. 91 à 105.

Pleininger T., Pulido F. et Konold W., 2003, Effects of land-use history on size structure of holm oak stands in Spanish dehesas: implications for conservation and restoration, *Environmental Conservation* 30, pp.61 à 70.

Pulido, F.J., Díaz, M. et de Trucios, S.J.H., 2001, Size structure and regeneration of Spanish holm oak (*Quercus ilex*) forests and dehesas: effects of agroforestry use on their long-term sustainability. *Forest Ecology and Management* 146, pp. 1 à 13.

Pulido, F., García, E., Obrador, J. et Moreno, G. 2010, Multiple pathways for tree regeneration in anthropogenic savannas: incorporating biotic and abiotic drivers into management schemes. *Journal of Applied Ecology* 47, pp. 1271 à 1281.

Rigueiro-Rodríguez, A., Fernández-Núñez, E., González-Hernández, P., McAdam, J.H. et Mosquera-Losada, M.R., 2009, Agroforestry systems in Europe: productive, ecological and social perspectives. *Advances in Agroforestry* 6, pp.43 à 65.

Rivest, D., Rolo, V., Lopez-Diaz, L. et Moreno, G., 2010, Shrub encroachment in Mediterranean silvopastoral systems: *Retama sphaerocarpa* and *Cistus ladanifer* induce contrasting effects on pasture and *Quercus ilex* production. *Agriculture Ecosystems and Environment*. Sous presse.

Rolo, V. et Moreno, G., 2010, Shrub species affect distinctively the physiological functioning of scattered *Quercus ilex* in Mediterranean open woodlands. *Forest Ecology and Management*. Sous presse.

San Miguel Ayanz, A. 2001, Pastos naturales españoles. Fundación Conde del Valle de Salazar y Ediciones Mundi-Prensa, Madrid.

Savé, R., Castell, C., et Terradas, J., 1999, Gas Exchange and Water Relations. In: Rodá, F., Retana, J., Gracia C.A. et Bellot, J. (eds). *Ecological Studies* vol 137. *Ecology of Mediterranean Evergreen Oak Forests*. Springer, Berlin, pp.135 à 144.

Silva, J.S., Rego, F.C., Martins-Louçao, M.A., 2002. Belowground traits of Mediterranean woody plants in a Portuguese shrubland. *Ecol. Mediter.* 28, pp. 5 à 13.

Sistema de Información Geológico Minero de Extremadura, <http://sinet3.juntaex.es/sigeo/web/asp/sgpresentacion.asp> consulté le 26 août 2010.

Tarrega, R., Calvo, L., Taboado, A., Garci-Tejero, S. et Marcos, E., 2009, Abandonment and management in Spanish dehesa systems: Effects on soil features and plant species richness and composition. *Forest Ecology and Management* 257, pp. 731 à 738.

Vicente, A.M. et Alès, R.F., 2006, Long term persistence of dehesas. Evidences from history. *Agroforestry Systems* 67, pp. 19 à 28.