

LA RESTAURATION DES ÉCOSYSTÈMES CALCICOLES DE LA BASSE VALLÉE DE LA SEINE : L'IMPORTANCE DES ÉCHELLES SPATIO-TEMPORELLES POUR DÉFINIR UN ÉCOSYSTÈME DE RÉFÉRENCE

DIDIER ALARD¹

SUMMARY

Ecological restoration of the chalky slopes of the lower Seine river valley is considered in its historical and geographical context. Two issues are emphasised :

— Chalk grassland, on which restoration usually focuses, is only one possible reference among others which can be recorded along the complex history of these landscapes. Several historical ecosystems could thus be considered as possible references. Biogeographical data suggest that endemic species settled on chalk scree are probably inherited from the Ice Age. Soil seed bank and historical analysis have revealed the importance of former cultivation and vineyard in the past centuries while paleo-ecological analysis, based on shells of snail studies, suggests that forested periods are probably important in the past land uses.

— Considering the present situation, there is a myriad of ecological gradients which influence chalk grassland biodiversity, acting at different scales, in time and space. Our data suggest that biogeographical gradient, at the regional level, and successional gradient, at local level, play a major role to explain species occurrence or coexistence.

Restoration purposes have to take into account both of these aspects in order to define the kind of ecosystem or landscape to be restored and the structure and functioning of communities to be managed. Two major alternatives can be considered : *i*) the choice of one historical reference in past ecosystems and the design of management in order to lead to an “optimal stage”, generally grasslands, or *ii*) the consideration of the whole set of past ecosystems through changing management in a changing and heterogeneous landscape mosaic.

Criteria for such alternatives are to be found in biodiversity analysis, taking in account several taxonomic groups, diversity dimensions, scales, etc. We therefore need to adopt, for restoration programs, an integrative, interdisciplinary and hierarchical approach of biodiversity analysis in order to define such criteria.

RÉSUMÉ

La restauration des écosystèmes des coteaux crayeux de la vallée de la Seine est resituée dans son contexte historique et géographique. D'une part, les pelouses calcicoles, qui sont souvent les systèmes privilégiés dans cette restauration, ne sont que l'un des écosystèmes de référence possibles parmi d'autres qui caractérisent la trajectoire complexe de ces paysages.

¹ Université de Rouen, Laboratoire d'Ecologie, UPRES-EA 1293, ECODIV. F 76821 Mont Saint-Aignan Cedex. E-mail : Didier.Alard@univ-rouen.fr

D'autre part, les gradients actuels permettant d'expliquer la biodiversité des coteaux crayeux sont multiples et agissent à des échelles spatio-temporelles distinctes. La démarche de restauration se doit donc d'aborder ces deux aspects non indépendants, en réfléchissant à la structure et au fonctionnement des écosystèmes ou des paysages visés. Elle doit pour cela adopter une démarche intégrative, interdisciplinaire et hiérarchique, lui permettant de prendre en compte les diverses dimensions du concept de biodiversité.

INTRODUCTION

Les écosystèmes prairiaux calcicoles sont considérés en Europe comme des habitats semi-naturels remarquables pour leur diversité biologique élevée (Géhu, 1982 ; Hillier *et al.*, 1990). Dans le contexte de mutation de l'agriculture d'après guerre, l'abandon de la gestion pastorale de ces espaces a conduit à un enrichissement et une fragmentation des pelouses par colonisation pré-forestière. Ces processus sont considérés comme les principaux responsables de la baisse de la biodiversité qui a affecté ces milieux depuis quelques décennies (Dutoit & Alard, 1996a). La restauration des pelouses calcicoles, qui se généralise dans le cadre de nombreux programmes de conservation de la nature (Dutoit *et al.*, 1997a), pose la question légitime de « l'écosystème de référence » (Le Floch & Aronson, 1995) désignant l'objectif de la restauration ou de la gestion conservatoire.

Les coteaux crayeux de la vallée de la Seine (De Foucault & Frileux, 1988), ont fait récemment l'objet de recherches sur les processus des successions secondaires (Alard *et al.*, 1998 ; Decaëns *et al.*, 1997 ; Dutoit & Alard, 1995b ; Dutoit *et al.*, 1997b), d'expérimentations sur le rôle des perturbations dans le maintien de la diversité végétale (Dutoit *et al.*, 1999), et d'analyses historiques (Dutoit & Alard, 1995a ; Dutoit *et al.*, 1994). Les enjeux pour la restauration ou la conservation des habitats remarquables ont été étudiés dans plusieurs programmes de recherches (Alard, 1996, 2000). La restauration du pâturage, déjà réalisée à l'étranger et en France (Dutoit & Alard, 1996a ; Maubert & Dutoit, 1995), a été entreprise dans le contexte particulier de la basse vallée de Seine (Dutoit *et al.*, 1995). Cette gestion est appliquée par le Conservatoire Régional d'Espace Naturel de France (Dutoit & Alard, 1996b) et est maintenant étendue à la partie Ile-de-France de la vallée dans le cadre d'un programme LIFE-Nature (Alard, 2001 ; Douville, 2001).

La prise en compte des données paléo-environnementales de la vallée de Seine (Fosse *et al.*, 1990 ; Renault-Miskovsky, 1991), l'analyse multi-scalaire de la biodiversité dans les habitats semi-naturels de ce corridor écologique majeur du nord-ouest de la France (Alard *et al.*, 2002 ; Alard & Poudevigne, 2000, 2001) amènent à reconsidérer ces travaux et ces expériences au delà de la simple restauration d'une pratique traditionnelle du début du vingtième siècle, quand bien même les changements des dernières décennies pourraient paraître comme les plus dramatiques pour la conservation de la nature (Debussche *et al.*, 1999). Le développement d'une démarche plus globale (Balent *et al.*, 1998), intégrant des échelles de temps et d'espaces plus vastes, autrement dit des processus écologiques et évolutifs de plus large amplitude, constitue un préambule indispensable pour rendre opérationnelles les approches théoriques de l'écologie de la restauration et de la biologie de la conservation (Barnaud, 1995 ; Blondel, 1995b).

Trois points seront développés dans cet article : *i*) l'identification des écosystèmes préexistants pouvant servir d'état de référence, ceci dans une gamme de temps couvrant la période - 10 000 BP à l'actuelle ; *ii*) l'analyse des gradients flo-

ristiques et environnementaux actuels et les processus qu'ils soulignent à des échelles spatiales et temporelles diverses ; *iii*) l'application des points précédents pour la gestion et la restauration de la biodiversité des coteaux calcaires de la basse vallée de la Seine.

BIOGÉOGRAPHIE HISTORIQUE DE LA BASSE VALLÉE DE LA SEINE

L'histoire biogéographique récente de la vallée de Seine est dominée par les épisodes périglaciaires du Quaternaire, succédant aux épisodes tropicaux (Eocène, Miocène) puis tempérés (Pliocène) du Tertiaire (Ozenda, 1994). La plupart des travaux sur les paléo-environnements (e.g. Renault-Miskovsky, 1991) s'accordent à voir pendant l'interglaciaire Riss-Würm (100 000 BP) une forêt de chênes et d'aulnes en bordure du fleuve, dominant la vallée de Seine, avec une empreinte de l'homme (de Neandertal) réduite dans le paysage. Au cours du dernier maximum würmien (20 000 BP), la végétation arctique et la toundra plus boisées (par le Bouleau notamment) dominaient la région. Le niveau marin environ 100 m au-dessous du niveau actuel se traduisait dans la Seine par un régime torrentiel qui apportait des cailloutis grossiers s'accumulant localement en terrasses tandis que les lœss se déposaient sur les plateaux. La diversité topographique des coteaux calcaires s'explique par les contrastes entre les pentes, déconnectées du fleuve par ces terrasses alluviales depuis 100 000 ou 200 000 ans et adoucies par gélifraction tandis que d'autres secteurs sont constamment érodés par le fleuve qui entretient des falaises de plusieurs dizaines de mètres de hauteur (Dominique Lefebvre, comm. pers.).

Les épisodes de recul des flores thermophiles ou tempérées lors des périodes froides furent peu compensés par un retour migratoire vers le nord du fait du barrage méditerranéen, ceci expliquant la relative pauvreté de la flore tempérée européenne actuelle (Ozenda, 1994). Le bassin parisien doit à sa flore récente et à l'ouverture de sa position géographique son très faible taux d'endémisme (Bournérias *et al.*, 2001), les plantes les plus rares étant malgré tout des taxons de large distribution (Arnal, 1996). Les coteaux crayeux de la basse vallée de la Seine sont l'une des rares exceptions dans ce contexte biogéographique : ils abritent des milieux d'éboulis dont l'origine est attribuée aux phénomènes de gélifraction périglaciaire de la craie sur lesquels se rencontre une flore endémique : *Viola hispida*, *Biscutella neustriaca* et *Galium fleurotii* (Stott, 1975). Parce que l'isolement géographique (spéciation allopatrique) est l'hypothèse la plus vraisemblable pour expliquer l'origine de cet endémisme (Blondel, 1995a), l'histoire récente de la basse vallée de la Seine a dû provoquer une rupture permettant l'originalité de cette flore relictuelle. Le réchauffement progressif à partir de 12 000 BP a été le facteur d'installation générale d'une flore tempérée avec la survie de quelques populations d'origine steppique (*Stipa pennata*) sur les sols les plus superficiels. C'est sans doute davantage à une pression humaine plus intense au cours des 5 000 dernières années qu'est due l'installation d'une flore sub-méditerranéenne et médio-européenne (Dutoit & Alard, 1996a) et la migration d'espèces des vignobles et des pelouses à partir de ces aires.

Des données paléo-écologiques et historiques acquises sur le site de Saint-Adrien, un des sites à *Viola hispida*, suggèrent une dynamique complexe. Une analyse malacologique (Thierry Dutoit, comm. pers.) de cinq sondages pédologiques sur les pelouses actuelles permet l'enregistrement de divers assemblages d'espèces

caractérisant des milieux ouverts (*Pupilla muscorum*, *Cecilioides acicula*), voire xérophiles (*Truncatellina callicratis*, *Helicella itala*, *Candidula unifasciata*) ou forestiers (*Aegopinella nitidula*, *Acicula fusca*) qui se succèdent ou se combinent, évoquant une mosaïque végétale changeante à l'échelle de quelques millénaires, ce que suggèrent également une autre étude en vallée de Seine (Rousseau, 1991). L'histoire plus récente des deux derniers siècles, analysée par les cadastres et photos aériennes, est également riche de contrastes entre parcelles cultivées ou pâturées, friches anciennes ou récentes. Les données floristiques qui couvrent cette période (Dutoit & Alard, 1995a) montrent la forte régression des assemblages d'espèces liées aux cultures et vignobles (*Ajuga chamaepitys*, *Iberis amara*, *Muscari racemosum*) et l'extension des espèces de pelouse (période 1850-1950), puis d'espèces pré-forestières (à partir de 1950).

L'identification des écosystèmes préexistants pouvant être désignés comme des états de référence atteste de trajectoires complexes pour les paysages de coteaux crayeux de la basse vallée de Seine pendant toute la période holocène (Fig. 1). De nombreuses interrogations subsistent quant à cette dynamique spatio-temporelle, à la durée des phases boisées et ouvertes, à la multiplicité de cycles agro/sylvo/pastoraux, privilégiant localement et temporairement une ressource végétale ou animale, et qui ont pu affecter l'organisation et la structure des écosystèmes. Parce que l'histoire récente fut très contrastée, tous ces stades historiques coexistent encore actuellement, présentant parfois des paysages en mosaïques sur certains sites mais également, pour chacun, un écosystème de référence potentiel pour la restauration : les communautés d'adventices avec leurs dernières populations fragmentées et des banques de graines généralement persistantes (Dutoit, 1996), les communautés de pelouses, dont le pool d'espèces est très peu appauvri par rapport au début du siècle, les friches et la forêt secondaire occupant de nombreux sites, enfin la flore endémi-

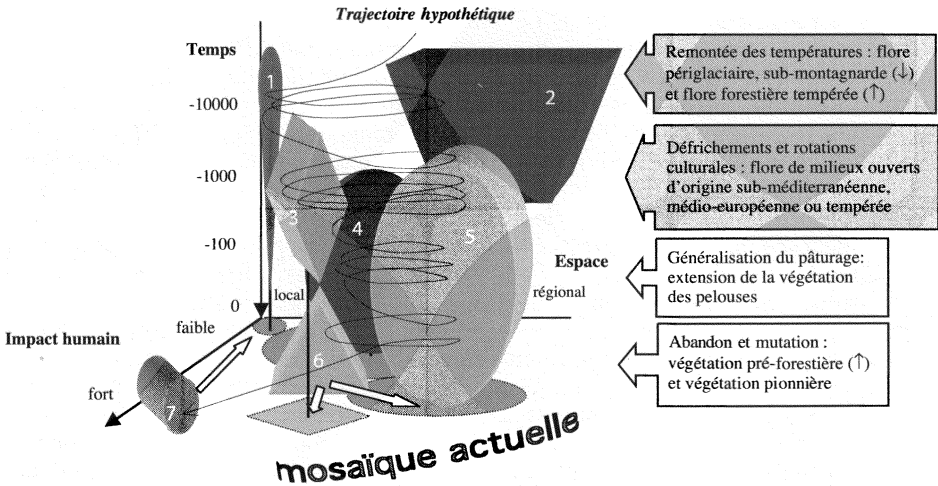


Figure 1. — Trajectoire hypothétique d'un paysage de coteaux crayeux de la basse vallée de la Seine depuis 10 000 ans. Les écosystèmes qui ont occupé tout ou partie de ce coteau sont les éboulis (1), la forêt primaire (2), et secondaire (4), les cultures (3), les pelouses (5), les friches (6) et les carrières (7). Ils sont figurés (non proportionnellement) dans un référentiel à trois dimensions. Les flèches blanches symbolisent les objectifs de restauration.

que qui subsiste sur quelques éboulis plus ou moins artificiels. La polémique « habitats naturels *versus* anthropisés » est donc sans fondement dans le contexte de la vallée de la Seine et le choix d'un écosystème de référence ne peut reposer sur ce critère. C'est une autre logique qui doit prévaloir, qu'elle vise la conservation d'une espèce ou d'un habitat, ce qui n'est pas sans susciter de nouveaux débats (Génot, 2000) et nécessite des critères opérationnels d'évaluation (Alard & Poudevigne, 2002).

BIOGÉOGRAPHIE RÉGIONALE : GRADIENTS FLORISTIQUES ET ENVIRONNEMENTAUX

La relation entre l'échelle spatiale des patrons de composition floristique et l'échelle de temps des processus qui les génèrent est une donnée constante des études phyto-écologiques (Allen & Hoekstra, 1991 ; Huston, 1994) et les hypothèses relatives aux processus en jeu seront donc fonction des échelles considérées (Fig. 2). La théorie de la hiérarchie (Allen & Starr, 1982) propose deux postulats : *i*) les échelles spatiales et temporelles sont liées et opposent des processus globaux et lents aux processus locaux et rapides ; *ii*) des processus qui agissent à des échelles différentes sont généralement indépendants. A l'échelle régionale ou paysagère, l'environnement joue le rôle d'un filtre écologique, excluant ou non les espèces (règles de déletion) suivant leurs traits de vie (Keddy, 1992). A une échelle plus locale, la coexistence entre espèces est organisée selon certaines règles d'assemblage ou de non équilibre (Wilson & Watkins, 1994).

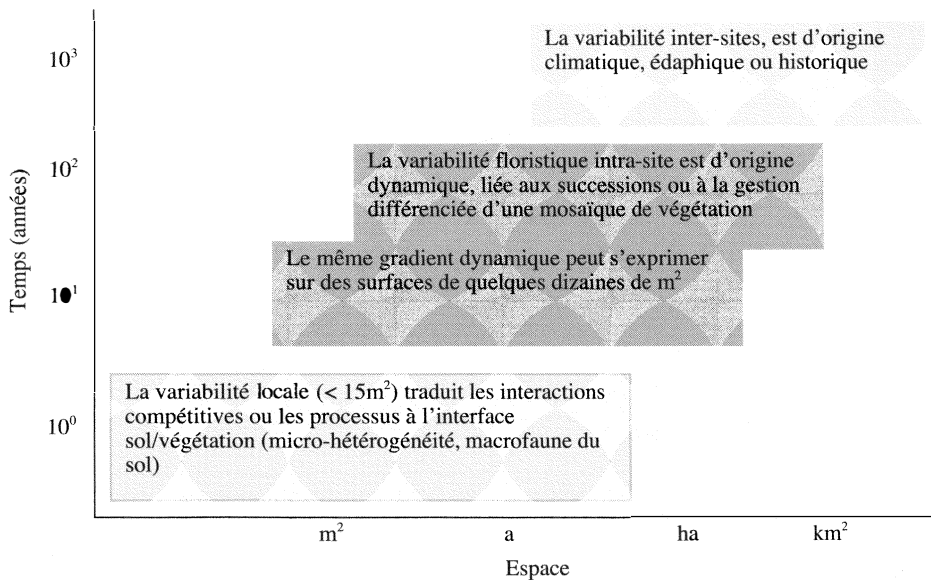


Figure 2. — Hypothèses sur les processus générant les gradients floristiques actuels dans les pelouses calcicoles et lien entre les échelles spatiales et temporelles.

L'analyse multiscale des gradients floristiques dans la vallée de la Seine a été réalisée afin d'expliquer la distribution des espèces dans les communautés par ces processus écologiques agissant à des échelles différentes et constituant des niveaux d'organisation distincts (Alard & Poudevigne, 2002). Une étude menée sur la végétation des pelouses calcicoles (Alard, 2001) permet de mesurer des gradients associés à certaines échelles spatiales (Fig. 3). Ces analyses permettent d'identifier deux niveaux d'organisation dans la structure des pelouses (Fig. 4) : un premier niveau fait intervenir, à l'échelle régionale, des paramètres climatiques qui sont importants ici parce que de nombreuses espèces sont en limite d'aire de répartition. Ce ne sont pas les mêmes pools d'espèces qui s'expriment près de l'estuaire ou en aval de Paris et on observe un remplacement d'espèces mésophiles par des thermophiles (*Aster lynosiris*, *Astragalus monspessulanus*) selon un axe nord-ouest/sud-est (Olivier Chabrierie, en prép.).

Un second niveau d'organisation est lié aux processus successionnels qui se détectent en l'absence de pâturage, à des échelles variées. Ce sont les mêmes phénomènes (histoires culturales ou pastorales contrastées, abandon, enrichissement) qui conditionnent la mosaïque de stades successionnels observée dans les différents

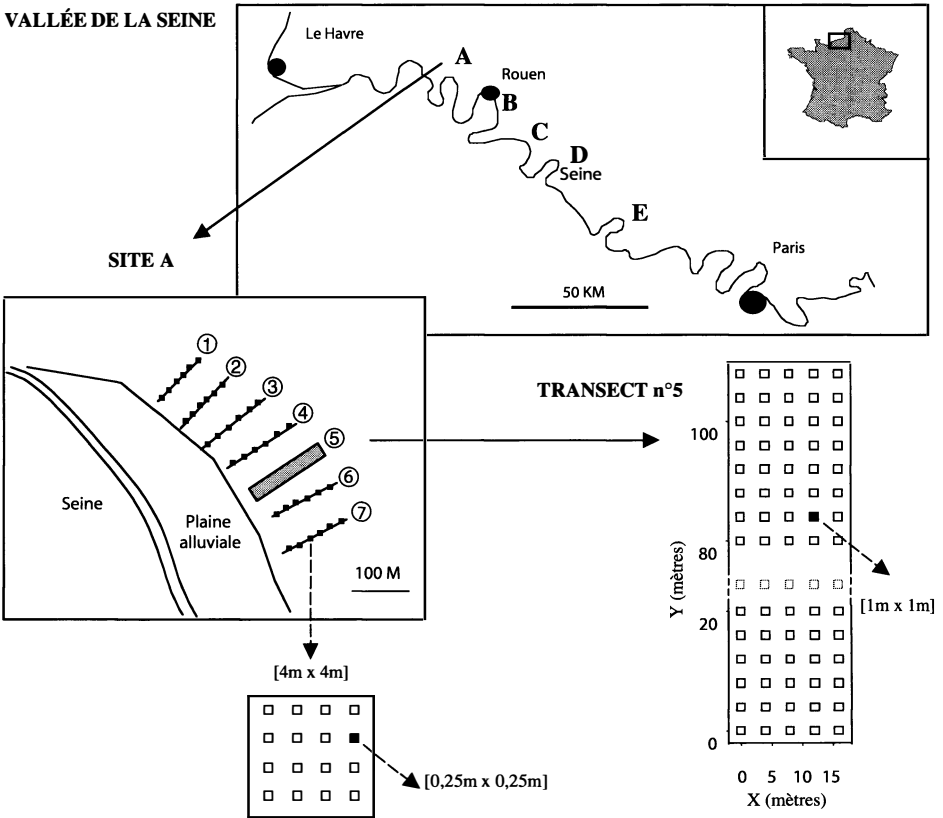
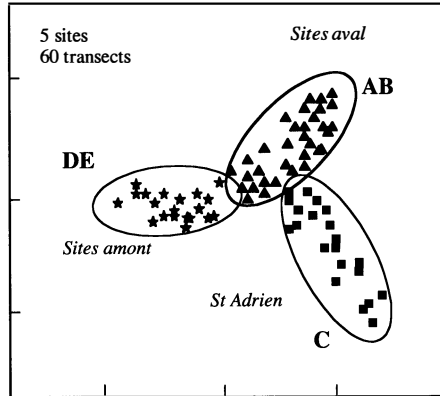


Figure 3. — Echantillonnage hiérarchisé correspondant aux trois analyses phyto-écologiques réalisées sur les matrices [relevés-espèces] aux trois échelles indiquées.

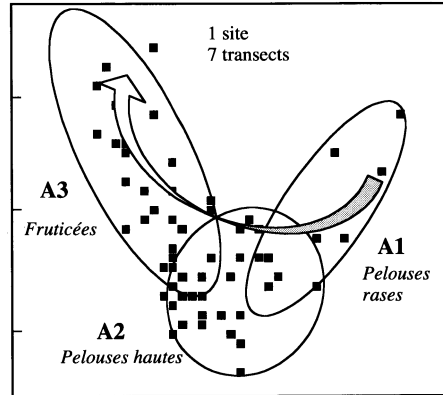
ANALYSE RÉGIONALE [I]
sur 210 placettes (chaque symbole est une placette ou un groupe de placettes)

La variabilité inter-sites, d'origine climatique ou édaphique, est en général supérieure à la variabilité intra-site



ANALYSE LOCALE INTRA-SITE [II]
sur les 50 placettes d'Hénouville

A l'échelle d'un site, la variabilité floristique est essentiellement d'origine dynamique faisant coexister des stades successionnels différents de la pelouse rase à la brachypodaie puis la fruticée (A1 → A2 → A3) au sein d'une mosaïque de végétation



ANALYSE INTRA-TRANSECT [III]
sur 280 quadrats de 1 m²

A l'échelle d'un transect, on retrouve le même gradient dynamique (A1 → A2 → A3) que pour [II] traduisant le fait que cette mosaïque de stades successionnels peut s'exprimer sur des surfaces allant de quelques hectares à quelques dizaines de m².

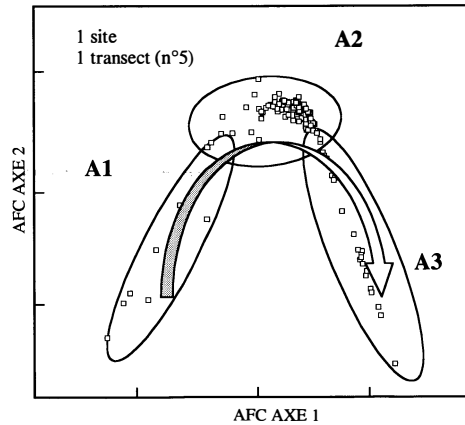


Figure 4. — Analyses Factorielles des Correspondances des trois matrices aux trois échelles (Fig. 3) et interprétation écologique.

sites (Dutoit & Alard, 1995a). Ces gradients floristiques intra-sites (Fig. 4) sont dus aux mêmes processus élémentaires et antagonistes : extension des graminées compétitives (*Brachypodium pinnatum*, *Bromus erectus*, *Arrhenatherum elatius*) d'une part, colonisation des ligneux d'autre part, s'établissant là où ces graminées sociales ont une faible productivité et n'empêchent pas leur régénération (Alard, 2000).

La pelouse calcicole, un écosystème historique de référence parmi d'autres, révèle à l'échelle de la basse vallée de la Seine différents niveaux d'organisation qui font intervenir des variables régionales de large amplitude (d'origine climatique) ou des variables plus locales (dynamique successionale). Ces processus élémentaires constituent des niveaux d'organisation distincts d'un processus global à savoir la co-occurrence d'espèces dans des assemblages locaux. La décomposition spatio-temporelle de ce processus global permet de détecter des facteurs pertinents dans une certaine gamme d'échelles et caractérisant ces niveaux d'organisation (Wu, 1999). Au plan finalisé, les questions relatives à la gestion et aux priorités de conservation sont donc différentes selon l'échelle : à l'échelle régionale, les critères orientent sur les cortèges messicoles et xerobromion au sud vs. mesobromion au nord ; à l'échelle locale, ces choix de gestion reposent sur la préservation de certains stades (ou d'une mosaïque) pour accueillir certaines espèces.

CONSERVATION ET RESTAURATION DES PELOUSES CALCICOLES

S'il existe plus d'une centaine de modèles expliquant la richesse spécifique des pelouses calcicoles, ils font intervenir des échelles spatio-temporelles différentes, centrées sur des facteurs locaux ou régionaux, impliquant des traits de vie différents et des réponses distinctes des espèces à ces facteurs (Palmer, 1994 ; Tilman & Pacala, 1993). La richesse spécifique, si elle peut être un objectif dans la restauration ou la conservation, n'est cependant qu'une dimension de la biodiversité comme le soulignent les logiques d'espèces ou d'habitats qui reposent sur des critères de rareté et d'originalité d'une part, de richesse et de diversité d'autre part. Le terme de biodiversité recouvre en lui-même une réalité complexe (Blondel, 1995b). De nombreux auteurs et non des moindres ont contribué à la confusion sémantique (Gaston, 1996 ; Noss, 1990). La biodiversité des pelouses calcicoles, mesurée au sein des assemblages d'espèces, peut être considérée comme un processus à structure hiérarchique résultant d'une multitude de facteurs agissant à des échelles diverses (Alard & Poudevigne, 1999).

Au sens strict, la biodiversité est la diversité qui s'exprime au sein des systèmes biologiques. Mais les critères utilisés pour décrire cette diversité peuvent être totalement indépendants pour un même assemblage d'espèces végétales : *i*) les critères d'affinité ou de similarité définissent sa diversité de composition, en référence à une échelle spatiale donnée (Scheiner, 1992) ; *ii*) les critères de richesse ou d'équitabilité, sa diversité structurelle ou informationnelle (Kolasa & Rollo, 1991) ; *iii*) les critères d'attributs vitaux des espèces, sa complexité (Pignatti, 1996) ; *iv*) les critères d'attributs de niche des espèces, sa diversité ou inversement sa cohérence écologique (Alard & Poudevigne, 2000) ; *v*) la combinaison des deux critères précédents, sa diversité fonctionnelle (Lavorel *et al.*, 1997). Si tous ces critères suggèrent que les espèces ne sont pas équivalentes (Grime, 1997 ; Tilman *et al.*, 1997), ni même redondantes (Gitay *et al.*, 1996), leur combinaison suggère également que tous les assemblages d'espèces ne sont pas équivalents car les mécanis-

mes contrôlant la coexistence peuvent relever de processus à l'équilibre (cohérence écologique) ou non, intégrant les interactions neutres (ségrégation), négatives (compétition) ou positives (facilitation) entre espèces (Hraber & Milne, 1997). On peut considérer les communautés végétales comme des systèmes complexes (Gisiger, 2001), exhibant des patrons de composition, spatiaux et temporels qui suggèrent leurs propriétés d'auto-organisation (Kolasa & Pickett, 1989 ; Wilson, 1997) le long de trajectoires spontanées (Fig. 5) en réponse à un environnement donné (Alard *et al.*, 2002 ; Alard & Poudevigne, 2002).

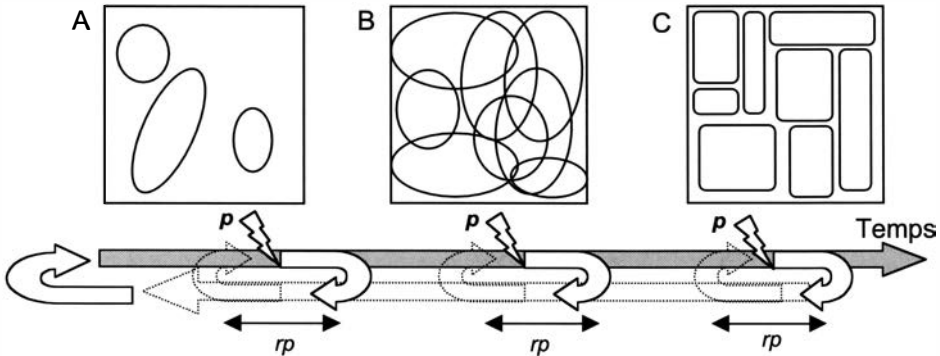


Figure 5. — Les mécanismes de coexistence des espèces dans les communautés (chaque ellipse représente la niche écologique théorique d'une espèce pour deux gradients de l'environnement). L'hypothèse de l'auto-organisation aboutit à une trajectoire (A → B → C) de toute communauté vers un équilibre dynamique, impliquant successivement différents mécanismes de coexistence. Tout changement dans l'environnement (perturbation, p) initie une nouvelle trajectoire vers un nouvel équilibre. Certains régimes de perturbation (rp) comme les éboulis, le pâturage, peuvent maintenir les communautés à un certain stade.

A : la phase de colonisation pour laquelle les interactions sont faibles entre les espèces pionnières dans des espaces écologiques non saturés. B : la coexistence hors équilibre qui constitue des assemblages écologiquement incohérents pour lesquels les mécanismes d'exclusion compétitive sont importants. C : la ségrégation écologique qui minimalise les interactions compétitives et maximalise les interactions positives ou neutres dans des assemblages stables.

Toute tentative de restauration de la « qualité » biologique des écosystèmes calcicoles est conditionnée par les indices qui permettent de l'évaluer. Selon les critères retenus, les conséquences d'une restauration pourront donc être perçues comme positives ou négatives. La prise en compte de groupes taxonomiques différents peut également aboutir à des conclusions contradictoires car la végétation phanérogame, les insectes, la microflore ou la faune du sol sont susceptibles de réagir différemment aux mêmes gradients écologiques (Alard *et al.*, 1998). L'intégration de connaissances fragmentées qui sont très abondantes mais aussi très ciblées (sur un site, une espèce ou une communauté) reste encore à réaliser : il y a peu d'analyses globales des mécanismes régulant la biodiversité des pelouses calcicoles à l'échelle du nord-ouest de l'Europe et couvrant les principaux groupes taxonomiques étudiés.

La biodiversité, un des objectifs de la restauration, peut se décliner pour tous les groupes biologiques (les plantes, les insectes,...), pour toutes les échelles de temps et d'espace (la parcelle, le paysage), pour toutes les dimensions possibles du concept (génétique, taxonomique, fonctionnelle, écologique, etc.). Devant cette

multitude d'approches, il n'est donc pas sans intérêt de clarifier le débat, cela pour deux raisons. La première est que, sans ce débat préalable, il y a risque réel que chaque spécialiste « défende » son groupe taxonomique et que les résultats des observations de chacun soient contradictoires car réalisées à des échelles et sur des dimensions différentes. Comment proposer un cahier des charges satisfaisant dès lors qu'une seule et même pratique peut favoriser les plantes aux dépens des insectes, augmenter la diversité écologique aux dépens de la diversité taxonomique, etc. La seconde raison est que l'objectif de la gestion ou de la restauration est parfois non conforme à la réalité des systèmes biologiques. Il ne peut s'agir, pour un même site, d'accueillir le maximum d'espèces de plantes, d'insectes, etc. car aucune donnée, actuelle ou ancienne, ne peut autoriser à penser que toutes ces espèces visées dans l'objectif de la restauration ont un jour coexisté sur un seul habitat. Aucun site n'est en mesure d'accueillir la totalité du pool régional d'espèces pour les plantes supérieures, à la fois pour des raisons qui tiennent de la biogéographie insulaire (la loi d'Arrhénius) mais aussi de l'incompatibilité de certains mécanismes ou processus qui seraient nécessaires pour réaliser les niches écologiques de toutes les espèces.

De nombreux problèmes restent donc à résoudre pour véritablement quantifier et hiérarchiser la biodiversité d'un écosystème. Comment mesurer, quoi mesurer et quand, quelles espèces sont importantes, lesquelles sont secondaires... sont autant de questions auxquelles doit répondre le gestionnaire dans l'analyse de son état initial pour proposer ensuite des outils opérationnels d'évaluation. Il est illusoire dans une évaluation de la biodiversité d'un site d'espérer prendre en compte toutes les dimensions et échelles possibles. Mais, en précisant la composante et le niveau d'organisation de la biodiversité auxquels on s'adresse, on définit le domaine de validité de ses résultats et on rend les comparaisons possibles entre observations.

LA BIODIVERSITÉ : DU CONCEPT AU PARADIGME

Pour comprendre les enjeux en terme de gestion, soulignons deux aspects essentiels : *i*) l'analyse et le suivi de la biodiversité ne peuvent se satisfaire d'une logique de site mais doivent reposer sur une approche hiérarchique ; *ii*) la gestion ne peut se satisfaire d'une logique d'espèce mais doit reposer sur une approche fonctionnelle.

C'est le choix des échelles spatiales et temporelles d'observation et des critères d'évaluation qui définit l'approche hiérarchique. L'analyse des états de référence nécessite ainsi la prise en compte de données actuelles et historiques, tandis que celle des enjeux en terme de biodiversité nécessite la prise en compte de données locales et régionales. La connaissance du pool régional d'espèces (Eriksson, 1993) est par conséquent aussi importante que la connaissance des espèces incluses dans le périmètre évalué. Les problèmes de connexions spatiales ou fonctionnelles entre les populations animales ou végétales à l'extérieur des sites gérés sont d'importance comparable aux problèmes de la gestion dans les sites eux-mêmes (Husband & Barrett, 1996 ; Johnson *et al.*, 1992). Si la gestion au quotidien est « intra-site », le raisonnement qui la motive doit s'appuyer autant sur des connaissances locales que sur des références historiques (qu'y avait-il avant ?) ou spatiales (qu'y a-t-il autour ?).

L'approche fonctionnelle est, quant à elle, définie par l'utilisation des critères d'évaluation des écosystèmes qui peuvent être structurels (spécifiques) ou au contraire décrire les mécanismes d'assemblages des communautés (complexité, diver-

sité écologique). La gestion conservatoire ou la restauration d'un écosystème doivent être définies en référence à un objectif, quant à la structure de l'écosystème visé (sa richesse, sa composition) mais également à son fonctionnement et sa dynamique. Cherche-t-on à produire des formes d'organisation stables de la végétation (au travers de la forte cohérence écologique des assemblages d'espèces), en répétant des pratiques de gestion année après année ou en gérant un niveau donné d'hétérogénéité ; ou vise-t-on à favoriser les mécanismes de non-équilibre en variant les pratiques et en gérant des mosaïques changeantes d'habitats ? (Fig. 6)

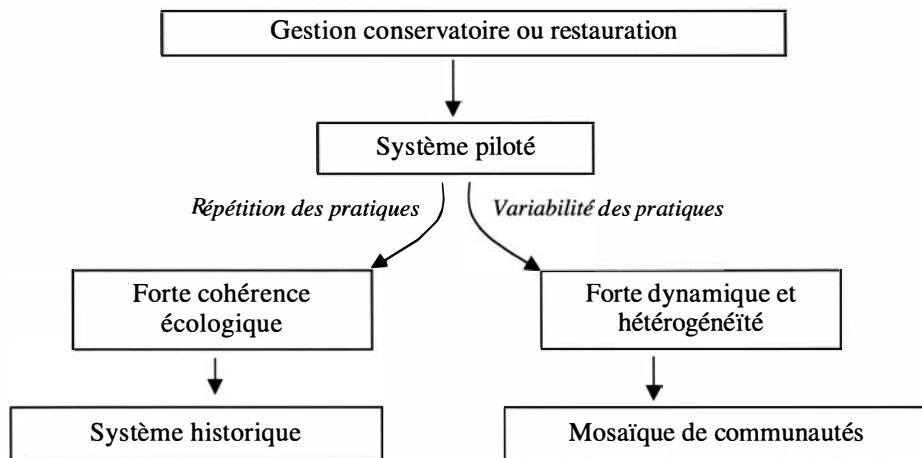


Figure 6. — Utilisation de la notion d'écosystème de référence dans deux modalités de gestion : orientation de la gestion vers un écosystème historique ou vers une mosaïque dynamique.

Ce choix n'est pas neutre et porte à conséquence. Miser sur la restauration d'un système historique stable permet de conserver un patrimoine biologique au détriment de la capacité d'accueil d'autres espèces. Miser sur la création d'une mosaïque dynamique permet la coexistence simultanée de plusieurs systèmes de référence, en jouant sur les processus démographiques (extinction/colonisation). Parmi les critères à privilégier dans la gestion ou la restauration d'un site, on peut donc prendre en compte l'environnement de ce site (l'échelle du paysage), son histoire (les écosystèmes « de référence »), son importance patrimoniale (la représentativité du pool d'espèces), son fonctionnement (les mécanismes d'assemblages), ou tout autre critère mesurant une dimension particulière de la diversité biologique.

La notion même de biodiversité apparaît donc assez confuse au sein même de la communauté scientifique : ce ne sont pas toujours les mêmes dimensions qui sont considérées en écologie fonctionnelle ou en biologie de la conservation. Au regard de cette multiplicité d'approches (échelles, dimensions), l'idée que la biodiversité est peu opérationnelle au plan finalisé, et qu'elle ne constitue, du point de vue théorique, ni un concept ni un paradigme, se développe (Blondel, 1995b). On peut penser au contraire qu'il s'agit d'une notion qui, sur les plans fondamentaux et appliqués, peut permettre l'émergence d'une véritable écologie intégrative encore à constituer. La biodiversité est bien un concept car elle désigne une représentation

générale des processus évolutifs et écologiques générant la diversité dans les systèmes biologiques. Bien plus, elle constitue également un paradigme, dans la mesure où son analyse, nécessairement intégrative, amène à reconsidérer la dynamique des systèmes écologiques par le biais d'approches « phénoménologiques » (Thom, 1977) ou d'analyses des processus (Kolasa & Pickett, 1989 ; Callaway & Walker, 1997) directement ou via les patrons de composition (Scheiner, 1992) ou les patrons spatio-temporels (Gisiger, 2001). Il s'agit bien là d'une rupture épistémologique (Kuhn, 1983), autour d'un concept holistique permettant une réelle interdisciplinarité plutôt qu'une multi-disciplinarité autour d'un mot récurrent désignant des réalités diverses selon les disciplines. De fait, le concept de biodiversité apparaît sans doute comme le concept fédérateur de la biologie moderne puisqu'il contient, par essence, l'approche intégrative et multiscale.

L'étude de la biodiversité est bien une démarche scientifique qui s'intéresse à la diversité dans les systèmes écologiques, sous toutes ses dimensions biologiques. Mais il est indéniable que les causes et les conséquences de sa dynamique, dans les systèmes et aux échelles gérées, sont à rechercher dans les activités humaines et que ces recherches appartiennent à d'autres champs disciplinaires (agronomie, géographie) ce qui a sans doute contribué au flou sémantique (Blondel, 1995b). Même si c'est bien d'une analyse sociologique (quelle nature voulons-nous ?) que relèvent les choix de gestion, en d'autres termes que se désignent les choses que nous mettons derrière les mots (Foucault, 1966), la biodiversité demeure un concept biologique par essence et à ce titre est pleinement opératoire dans le champ disciplinaire de l'écologie.

REMERCIEMENTS

Je remercie Vincent Boulet, Frédéric Hendoux (Conservatoire Botanique National de Bailleul), Dominique Lefebvre, David Sebag (Université de Rouen) pour leurs suggestions ; Olivier Chabrierie (Rouen) pour l'utilisation de données inédites issues de son doctorat en cours ; Thierry Dutoit (Marseille) et Pierre Margerie (Rouen) pour leurs commentaires critiques sur ce texte ainsi que Jean-Louis Chapuis (MNHN) et Serge Muller (Metz) pour leur relecture qui a permis d'améliorer une première version ; le Ministère de l'Aménagement du Territoire et de l'Environnement pour son soutien dans le cadre du programme « Recréer la Nature » DGAD/SRAE/95067/MNHN ; la commission Européenne et la région Haute-Normandie au travers du programme Life Nature « Bassin aval de la Seine » coordonné par le Conservatoire des sites naturels de Haute-Normandie.

RÉFÉRENCES

- ALARD, D. (1996). — *Facteurs de contrôle de la biodiversité des pelouses calcaires de Normandie au cours d'une dynamique successionnelle post-culturelle. Application pour une gestion conservatoire.* Ministère de l'Aménagement du Territoire et de l'Environnement, DGAD-SRAE 94220, Université de Rouen.
- ALARD, D. (2000). — *Déterminisme et restauration de la biodiversité des écosystèmes calcicoles dans la moitié nord de la France (Normandie et Lorraine).* Ministère de l'Aménagement du Territoire et de l'Environnement, DGAD-SRAE/95067/MNHN, Université de Rouen.
- ALARD, D. (2001). — Méthode de suivi scientifique des habitats calcicoles dans le cadre du programme Life-Nature « Espèces prioritaires, pelouses et éboulis du bassin aval de la Seine ». Pp. 17-25, in : Séminaire Interreg II « *Les pelouses calcicoles* ». CREN Picardie, Amiens.

- ALARD, D.(coord), BOURCIER, A., BUREAU, F., LEFEBVRE, D., MESNAGE, V. & POUDEVIGNE, I. (2002). — *Zones humides de la basse vallée de la Seine*. Programme Seine Aval, IFREMER.
- ALARD, D. & POUDEVIGNE, I. (1999). — Factors controlling plant diversity in a rural landscape : a functional approach. *Landscape Urban Plann.*, 46 : 29-39.
- ALARD, D. & POUDEVIGNE, I. (2000). — Diversity patterns in grasslands along a landscape gradient in northwestern France. *J. Veg. Sci.*, 11 : 287-294.
- ALARD, D. & POUDEVIGNE, I. (2002). — Biodiversity in changing landscapes : from species or patch assemblages to system organisation. Pp. 9-27, in : R.S.W. Leuven, I. Poudevigne & R. Teeuw (Eds). *Applications of G.I.S. and Remote Sensing in river studies*. Backhuys Publishers, Leiden.
- ALARD, D., POUDEVIGNE, I., DUTOIT, T. & DECAËNS, T. (1998). — Dynamique de la biodiversité dans un espace en mutation. Le cas des pelouses calcicoles de la basse vallée de Seine. *Acta Oecol.*, 19 : 275-284.
- ALLEN, T.F.H. & HOEKSTRA, T.W. (1991). — Role of heterogeneity in scaling of ecological systems under analysis. Pp. 47-68, in : J. Kolasa & S.T.A. Pickett (Eds), *Ecological Heterogeneity*. Springer Verlag, New York.
- ALLEN, T.F.H. & STARR, T. (1982). — *Hierarchy perspective for ecological complexity*. University Chicago Press, Chicago.
- ARNAL, G. (1996). — *Les plantes protégées d'Ile-de-France*. Parthénope-Biotopie, Montrouge.
- BALENT, G., ALARD, D., BLANFORT, V. & GIBON, A. (1998). — Activités de pâturage, paysages et biodiversité. *Annales de Zootechnie*, 47 : 419-429.
- BARNAUD, G. (1995). — A l'interface de la pratique et de la théorie : l'écologie de la restauration. *Natures Sciences Sociétés*, 3 (hs) : 36-50.
- BLONDEL, J. (1995a). — *Biogéographie : approche écologique et évolutive*. Masson, Paris.
- BLONDEL, J. (1995b). — Du théorique au concret : la biologie de la conservation. *Natures Sciences Sociétés*, 3 (hs) : 10-18.
- BOURNÉRIAS, M., ARNAL, G. & BOCK, C. (2001). — *Guide des groupements végétaux de la région parisienne*. Belin, Paris.
- CALLAWAY, R.M. & WALKER, L.R. (1997). — Competition and facilitation : a synthetic approach to interactions in plant communities. *Ecology*, 78 : 1958-1965.
- DE FOUCAULT, B. & FRILEUX, P.N. (1988). — Etude phytosociologique du système paysager des corniches et côtes calcaires de la basse vallée de la Seine (des Andelys à Rouen). *Documents phytosociologiques*, XI : 159-183.
- DEBUSSCHE, M., LEPART, J. & DERVIEUX, A. (1999). — Mediterranean landscape changes : evidence from old postcards. *Global Ecol. Biogeogr.*, 8 : 3-15.
- DECAËNS, T., DUTOIT, T. & ALARD, D. (1997). — Earthworm community characteristics during afforestation of abandoned chalk grasslands (Upper Normandy, France). *Euro. J. Soil Biol.*, 33 : 1-11.
- DOUVILLE, K. (2001). — Restauration et valorisation des pelouses calcicoles du val de Seine. Un mode de gestion original : le pâturage itinérant. Pp. 15-16, in : Séminaire Interreg II « Les pelouses calcicoles ». CREN Picardie, Amiens.
- DUTOIT, T. (1996). — Cultures anciennes et conservation des plantes ségétales : le cas des coteaux calcaires de Haute-Normandie (France). *Lejeunia*, 15 : 1-44.
- DUTOIT, T. & ALARD, D. (1995a). — Mécanisme d'une succession végétale secondaire en pelouse calcicole : une approche historique. *C.R. Acad. Sci. III Vie*, 318 : 897-907.
- DUTOIT, T. & ALARD, D. (1995b). — Permanent seed banks in chalk grassland under various management regimes : their role in the restoration of species-rich plant communities. *Biodivers. Conserv.*, 4 : 939-950.
- DUTOIT, T. & ALARD, D. (1996a). — Les pelouses calcicoles du nord-ouest de l'Europe (*Brometalia erecti* Br. Bl. 1936) : Analyse bibliographique. *Ecologie*, 27 : 5-34.
- DUTOIT, T. & ALARD, D. (1996b). — Restauration d'un système de parcours sur les pelouses calcicoles de la vallée de la Seine (Haute-Normandie, France). Pp. 47-54, in : L. Woué (Ed). *La Gestion des pelouses calcicoles*. Cercle des Naturalistes Belges, Vierves-sur-Viroin, Belgique.
- DUTOIT, T., ALARD, D., LAMBERT, J. & FRILEUX, P.N. (1995). — Biodiversité et valeur agronomique des pelouses calcicoles : effets du pâturage ovin. *Fourrages*, 142 : 145-158.
- DUTOIT, T., ALARD, D. & MAUBERT, P. (1997a). — Les pelouses sèches. Pp. 156-157, in : Ministère de l'Environnement (Ed.). *La diversité biologique en France. Programme d'action pour la flore et la faune sauvages*, MATE, Paris.

- DUTOIT, T., CAPPELAERE, M. & ALARD, D. (1994). — Pratiques agro-pastorales anciennes et évolution des paysages de Haute-Normandie : l'exemple des pelouses calcicoles. *Actes du Muséum de Rouen*, 2 : 9-40.
- DUTOIT, T., DECAENS, T. & ALARD, D. (1997b). — Successional changes and diversity of soil macrofaunal communities on chalk grasslands in Upper Normandy (France). *Acta Oecol.*, 18 : 135-149.
- DUTOIT, T., ROCHE, P. & ALARD, D. (1999). — Influence des perturbations anthropiques sur la composition et la diversité floristique des pelouses calcicoles de la vallée de la Seine en Haute-Normandie (France). *Can. J. Bot.*, 77 : 377-388.
- ERIKSSON, O. (1993). — The species-pool hypothesis and plant community diversity. *Oikos*, 68 : 371-374.
- FOSSE, G., ROPARS, A. & HABASQUE, G., (Eds.) (1990). — Derniers chasseurs, premiers agriculteurs. *Actes du Muséum de Rouen*, NS, Rouen.
- FOUCAULT, M. (1966). — *Les mots et les choses : une archéologie des sciences humaines*. Gallimard, Paris.
- GASTON, K.J. (1996). — What is biodiversity ? Pp. 1-9, in : K.J. Gaston (Ed.). *Biodiversity : a biology of numbers and differences*. Blackwell Science, Oxford.
- GÉHU, J.M., (Ed.) (1982). — *La végétation des pelouses calcaires*. Colloques Phytosociologiques, Vol. XI, Strasbourg.
- GÉNOT, J.C. (2000). — Conservation de la nature : gérer les espèces ou les habitats ? *Le Courrier de l'environnement de l'INRA*, 39 : 5-18.
- GISIGER, T. (2001). — Scale invariance in biology : coincidence or footprint of a universal mechanism ? *Biol. Rev.*, 76 : 161-209.
- GITAY, H., WILSON, J.B. & LEE, W.G. (1996). — Species redundancy : a redundant concept ? *J. Ecol.*, 84 : 121-124.
- GRIME, J.P. (1997). — Biodiversity and ecosystem function : the debate deepens. *Science*, 277 : 1260-1261.
- HILLIER, S.H., WALTON, D.W.H., & WELLS, D.A. (Eds) (1990). — *Calcareous grasslands : ecology and management*. Bluntisham books, Huntingdon.
- HRABER, P.T. & MILNE, B.T. (1997). — Community assembly in a model ecosystem. *Ecol. Model.*, 103 : 267-285.
- HUSBAND, B.C. & BARRETT, S.C.H. (1996). — A metapopulation perspective in plant population biology. *J. Ecol.*, 84 : 461-469.
- HUSTON, M.A. (1994). — *Biological diversity : The coexistence of species on changing landscapes*. Cambridge University Press, New York.
- JOHNSON, A.R., WIENS, J.A., MILNE, B.T. & CRIST, T.O. (1992). — Animal movements and population dynamics in heterogeneous landscapes. *Landscape Ecol.*, 7 : 63-75.
- KEDDY, P.A. (1992). — Assembly and response rules : two goals for predictive community ecology. *J. Veg. Sci.*, 3 : 157-164.
- KOLASA, J. & PICKETT, S.T.A. (1989). — Ecological systems and the concept of biological organization. *Proceedings of National Academy of Sciences (USA)*, 86 : 8837-8841.
- KOLASA, J. & ROLLO, C.D. (1991). — Introduction : The Heterogeneity of Heterogeneity : A Glossary. Pp. 1-23, in : J. Kolasa & S.T.A. Pickett (Eds). *Ecological Heterogeneity*. Springer Verlag, New York.
- KUHN, T. (1983). — *La structure des révolutions scientifiques*. Flammarion, Paris.
- LAVOREL, S., MCINTYRE, S., LANDSBERG, J. & FORBES, T.D.A. (1997). — Plant functional classifications : from general groups to specific groups based on response to disturbance. *Trends Ecol. Evol.*, 12 : 474-478.
- LE FLOCH, E. & ARONSON, J. (1995). — Ecologie de la restauration. Définition de quelques concepts de base. *Natures Sciences Sociétés*, 3 (hs) : 29-35.
- MAUBERT, P. & DUTOIT, T. (1995). — *Connaître et gérer les pelouses calcicoles*. ATEN, CDPNE, Blois.
- NOSS, R.F. (1990). — Indicators for monitoring biodiversity : a hierarchical approach. *Conserv. Biol.*, 4 : 355-364.
- OZENDA, P. (1994). — *Végétation du continent européen*. Delachaux & Niestlé, Lausanne.
- PALMER, M.W. (1994). — Variation in species richness : towards a unification of hypotheses. *Folia Geobot. Phytotax. Praha*, 29 : 511-530.
- PIGNATTI, S. (1996). — Some notes on complexity in vegetation. *J. Veg. Sci.*, 7 : 7-12.
- RENAULT-MISKOVSKY, J. (1991). — Les paysages du quaternaire. *Les Dossiers d'Archéologie*, 164 : 28-31.
- ROUSSEAU, D.D. (1991). — L'interprétation des mollusques continentaux. *Les Dossiers d'Archéologie*, 164 : 24-27.
- SCHEINER, S.M. (1992). — Measuring pattern diversity. *Ecology*, 73 : 1860-1867.

- STOTT, P.A. (1975). — Sur l'importance phytogéographique de la flore micro-endémique des éboulis crayeux et calcaires dans le nord de la France. *Documents phytosociologiques*, 9 : 245-256.
- THOM, R. (1977). — *Stabilité structurelle et morphogénèse*. Interéditions, Paris.
- TILMAN, D., KNOPS, J., WEDIN, D., REICH, P., RITCHIE, M. & SIEMANN, E. (1997). — The influence of functional diversity and composition on ecosystem processes. *Science*, 277 : 1300-1305.
- TILMAN, D. & PACALA, S. (1993). — The maintenance of species richness in plant communities. Pp. 13-25, in : R.E. Ricklefs & D. Schluter (Eds). *Species diversity in ecological communities*. Chicago University Press, Chicago.
- WILSON, D.S. (1997). — Biological communities as functionally organized units. *Ecology*, 78 : 2018-2024.
- WILSON, J.B. & WATKINS, A.J. (1994). — Guilds and assembly rules in lawn communities. *J. Veg. Sci.*, 5 : 591-600.
- WU, J. (1999). — Hierarchy and scaling : Extrapolating information along a scaling ladder. *Canadian Journal of Remote Sensing*, 25 : 367-380.