

## 2

# **Restauration et réhabilitation des écosystèmes dégradés en zones arides et semi-arides. Le vocabulaire et les concepts**

J. ARONSON <sup>1</sup>, C. FLORET <sup>1</sup>, E. LE FLOC'H <sup>1</sup>, C. OVALLE <sup>2</sup>, R. PONTANIER <sup>3</sup>

1. *CEFE/CNRS, BP 5051, 34033 Montpellier Cedex 01, France*

2. *INIA, Casilla 426, Chillán, Chili*

3. *ORSTOM, BP 434, 1004 El Menzah, Tunisie*

Si les écosystèmes des pays du Sud sont déjà le plus souvent surexploités et dégradés, il faut également retenir que toute politique d'aménagement à y appliquer doit prendre comme base de réflexion que la population continuera d'y demeurer la force dominante, autant dans les écosystèmes naturels que dans les agro-écosystèmes.

De cette artificialisation croissante il résulte, le plus fréquemment, une surexploitation des ressources et leur dégradation progressive. A un niveau plus élevé, on constate la fragmentation et la dégradation de paysages entiers.

Les objectifs majeurs de la restauration et de la réhabilitation sont, au niveau des écosystèmes, à la fois de maintenir ou d'accroître la productivité primaire ou secondaire et d'améliorer la diversité biologique et la stabilité et, au niveau des paysages, de faciliter la réintégration quand ils ont été gravement fragmentés.

Après clarification de la terminologie de base, nous proposerons une série d'attributs vitaux permettant d'évaluer l'état de dégradation et la planification d'expérimentations de restauration et de réhabilitation des écosystèmes dégradés. L'exposé sera clos par la présentation des notions relatives à la fragmentation et à la réintégration des paysages.

## Terminologie de base pour l'écologie de la restauration

Tentons donc de proposer une définition de chacune des trois principales voies d'intervention tout en gardant à l'esprit que les aspects écosystémiques présentés ici doivent également être abordés sous l'angle, plus complexe, du paysage.

### Restauration *sensu stricto* et *sensu lato*

La *Society for Ecological Restoration* (SER) définit la restauration comme "la transformation intentionnelle d'un milieu pour y rétablir l'écosystème considéré comme indigène et historique. Le but de cette intervention est de revenir à la structure, la diversité et la dynamique de cet écosystème". Il est donc implicite, dans cette définition, que la restauration consiste autant que possible à rétablir la composition taxonomique intégrale de l'écosystème préexistant. La restauration d'écosystèmes dégradés peut dans ce cas être comparée à la restauration d'une peinture de la Renaissance détériorée au cours du temps mais dont les traits et les couleurs originels sont encore suffisamment perceptibles pour que le travail soit possible pour les artistes restaurateurs. De la même façon, la restauration écologique, dans le sens que lui donne la SER, suppose un retour parfait, ou presque, d'un milieu à son état antérieur.

Cependant, comme il est souvent difficile de déterminer avec exactitude à quoi ressemblaient ou comment fonctionnaient les écosystèmes historiques ou préhistoriques préexistants, il est seulement possible de ré-établir les espèces de communautés connues. Les efforts de la restauration, ainsi définie, sont ternis par les ambiguïtés des objectifs et des critères d'évaluation du succès [1, 2].

Nous proposons que le terme "restauration" soit réservé au rétablissement de la biodiversité, de la structure et des fonctions d'écosystèmes présentant encore un niveau suffisant de résilience (dégradation non irréversible) pour que l'intervention de l'homme soit, si possible, limitée à une diminution puis un contrôle de son niveau de pression. Selon la qualité de la gestion mise en œuvre, la restauration de l'écosystème s'effectue selon une "trajectoire" qui peut, éventuellement, être pour partie différente de la trajectoire "naturelle" avant dégradation (voir définition et discussion ci-après).

Nous suggérons également de recourir au terme "restauration *sensu stricto*" pour décrire la restauration qui répond à cette définition de la SER et de lui opposer le terme de "restauration *sensu lato*" qui vise simplement à stopper la dégradation et à remettre un écosystème dégradé, mais présentant encore un niveau suffisant de résilience, sur la trajectoire dynamique sensée être la sienne avant la perturbation.

Malgré cette différence, l'objectif premier de la restauration *sensu stricto* et *sensu lato* est de rétablir la biodiversité, la structure et la dynamique de l'écosystème préexistant.

Lorsque la pression exercée sur un écosystème a été trop intense, ou trop longtemps maintenue, celui-ci est alors susceptible de ne plus présenter de capacité dynamique suffisante pour que la seule diminution de la pression humaine lui permette de "se restaurer", c'est-à-dire de revenir à ce qui constituait son état antérieur. La dynamique est alors devenue nulle ou est interrompue et bloquée à un niveau ou sur une trajectoire différente de celle de l'écosystème de référence. Une intervention humaine forte est alors nécessaire

pour faire évoluer l'écosystème, soit en replaçant l'écosystème sur une trajectoire favorable (réhabilitation), soit en le transformant pour un nouvel usage (réaffectation).

## Réhabilitation

Telle que nous l'entendons la réhabilitation vise à réparer, aussi rapidement que possible, les fonctions (résilience et productivité), endommagées ou tout simplement bloquées, d'un écosystème en le repositionnant sur une trajectoire favorable (la trajectoire naturelle ou une autre trajectoire à définir).

Plusieurs moyens peuvent être employés dans la réhabilitation d'un écosystème dégradé et il y a au moins autant de trajectoires potentielles que d'actions entreprises. Ces trajectoires sont le plus souvent distinctes de la trajectoire naturelle, qui était celle supposée connue de l'écosystème avant dégradation.

Ce retour, vers un état antérieur, doit être favorisé par des actions telles que la réintroduction de matériel végétal et des micro-organismes associés ou encore des travaux du sol permettant une amélioration conséquente de son fonctionnement hydrique ou des cycles de nutriments, etc. La réintroduction de matériel végétal peut être limitée à la mise en place d'un écosystème simplifié "synthétique", comportant un nombre réduit d'espèces, et constituant une étape intermédiaire entre l'état dégradé et l'écosystème de référence (Figure 1).

Restauration et réhabilitation ont donc comme objectif majeur commun de recréer des écosystèmes autonomes (ou durables) caractérisés par une succession dans les communautés animales et végétales et par la capacité de réparer eux-mêmes les méfaits dus à des perturbations modérées naturelles ou anthropiques. De même, la restauration et la réhabilitation admettent, comme objectifs explicites ou implicites, un retour au précédent niveau de flux d'énergie et cycles de nutriments ainsi que le rétablissement des conditions nécessaires à un bon fonctionnement hydrique du sol (infiltration, bilan) au niveau de la rhizosphère de l'écosystème. Cependant, alors que la restauration *sensu stricto* conduit invariablement à un retour direct et total à l'écosystème préexistant, la restauration *sensu lato* et plus particulièrement encore la réhabilitation, permettent le retour à l'un des stades alternatifs stables possibles ou encore à un écosystème simplifié "synthétique" en tant qu'étape intermédiaire (Figure 1). Les stades alternatifs stables évoqués ici peuvent avoir, ou non, été des étapes dans les processus de la dégradation de l'écosystème original.

La différence entre restauration *sensu lato* et réhabilitation réside dans le fait que cette dernière nécessite fréquemment que soit imposé un "démarrage forcé" d'une nouvelle trajectoire de l'écosystème et que soient combattues les conditions d'établissement des seuils d'irréversibilité alors que, par opposition, les projets de restauration s'appliquent à des écosystèmes présentant encore la capacité de réparer eux-mêmes les effets négatifs de perturbations légères.

Ce que nous nommons réhabilitation a fréquemment été nommé *reclamation* en anglais particulièrement quand il s'agissait de revégétalisation de terrils miniers. Le terme *reclamation* a par ailleurs été utilisé comme synonyme des deux aspects de la restauration et dans quelques cas avec ce que nous appelons réaffectation.

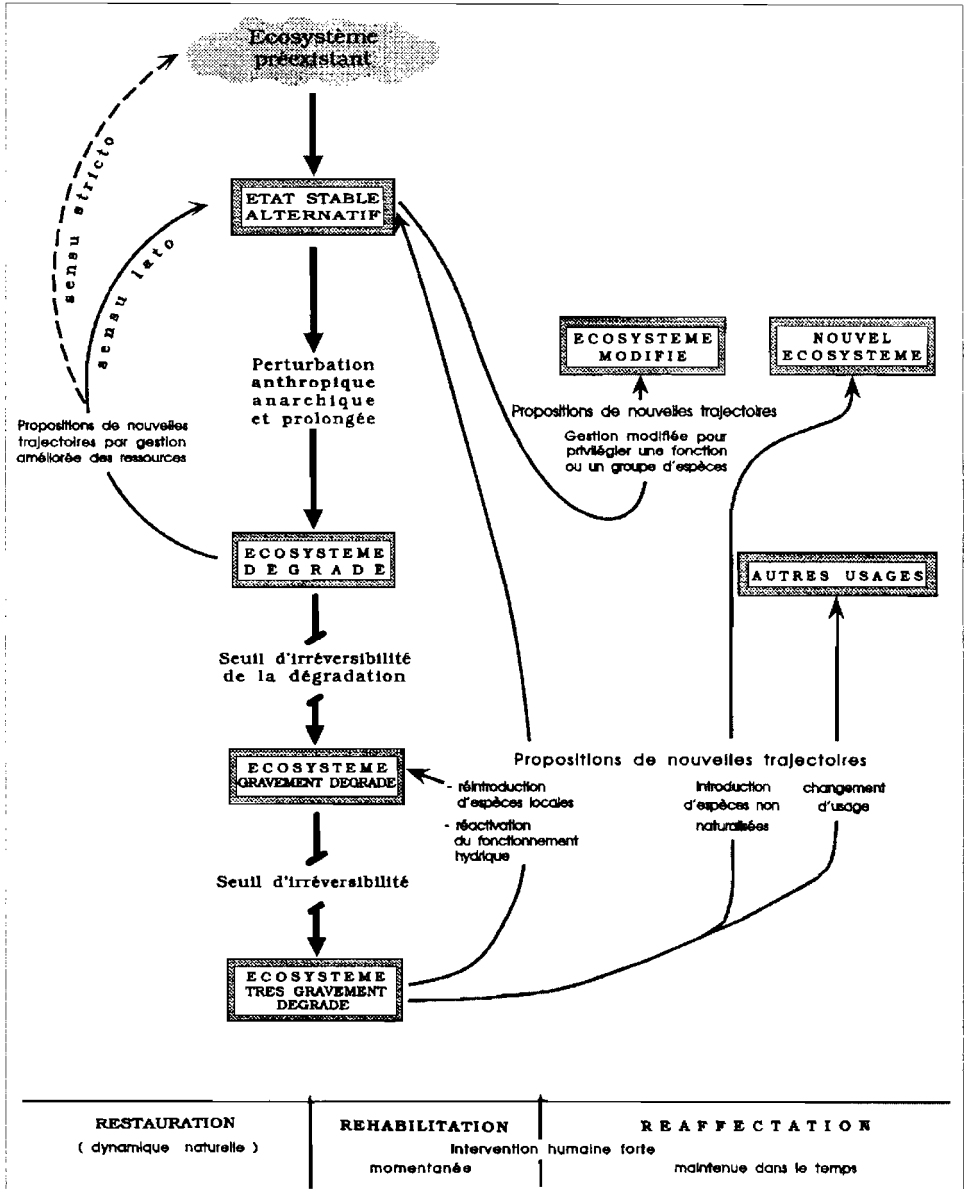


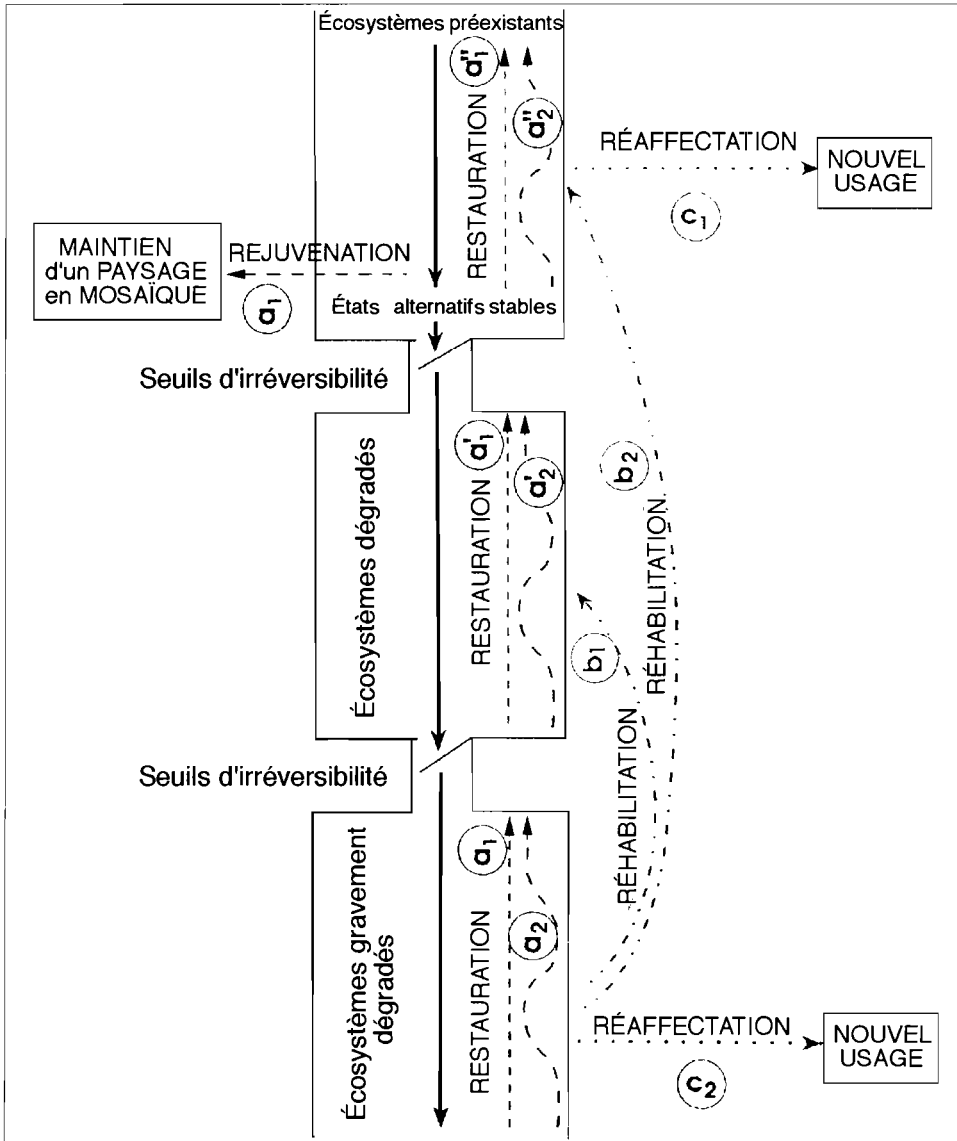
Figure 1. Modèle général décrivant la dégradation des écosystèmes et les trois voies majeures envisagées pour y remédier.

### Réaffectation

La réaffectation est le terme général décrivant ce qui se passe quand une partie (ou la totalité) d'un paysage, quel que soit son état, est transformée et qu'un nouvel usage lui est assigné. Ce nouvel état est éventuellement sans relation de structure et/ou de fonctionnement avec l'écosystème préexistant.

Modifier un écosystème, par la gestion qui en est faite, afin d'en privilégier un élément ou une fonction particulière, au prix d'interventions constantes, constitue également une réaffectation.

Par souci de simplification, la réaffectation est, dans la Figure 2, indiquée comme prenant surtout place dans les stades les plus avancés de la dégradation de l'écosystème et même éventuellement quand un ou plusieurs seuils d'irréversibilité ont été franchis.



**Figure 2.** Schéma explicatif des relations entre les trois voies envisagées pour remédier à la dégradation des écosystèmes et les notions de trajectoire et de seuil d'irréversibilité.

A l'inverse de la restauration et de la réhabilitation, des actions de réaffectation sont couramment réalisées par les populations. Ces actions nécessitent des apports permanents d'intrants sous forme d'énergie, d'eau et/ou de fertilisants. Les vastes plantations d'arbustes fourragers (*Atriplex*, *Acacia*, et *Opuntia*, etc.) réalisées par exemple en Afrique du Nord sont autant d'exemples de réaffectation.

En réalité, la réaffectation peut intervenir à tous les niveaux et même sur un écosystème non encore perturbé. La réaffectation a, au cours de l'histoire des activités humaines, souvent été judicieusement conduite (type et intensité des actions anthropiques) dans des milieux de productivité élevée peu vulnérables et de forte résilience face aux perturbations. Les problèmes, les plus graves, naissent de fait quand cette réaffectation concerne, de façon plus ou moins anarchique, tous les éléments d'un même paysage. Une réaffectation bien conduite doit donc prendre, également, en compte la position relative de la portion de territoire qu'elle concerne dans le paysage afin que soient en particulier respectés les flux et les circulations dont la rupture fragilise certains autres écosystèmes situés par exemple en aval. La pertinence d'une réaffectation peut, en particulier, être évaluée par le niveau de maintien de la possibilité de réorienter l'usage qui est fait de cette portion de territoire (réaffectation multiple) pour faire face à d'éventuels changements des besoins économiques, culturels ou autres.

Réhabilitation et réaffectation nécessitent que soit imposé le "démarrage forcé" d'une trajectoire évolutive de l'écosystème. L'intervention humaine volontaire et forte permettant ce "démarrage forcé" peut être limitée dans le temps dans le cas de la réhabilitation. Les subsides sont plus importants et, de plus, régulièrement apportés (semences, fertilisants, irrigation, gestion, etc.) lorsqu'il s'agit de la réaffectation.

Il reste, bien entendu, possible d'utiliser conjointement, ou successivement, les voies précédemment présentées, sur les mêmes unités de terrain. On peut ainsi par exemple envisager, sur un espace très dégradé, d'avoir d'abord recours à une phase de réaffectation permettant de stopper les méfaits d'une érosion et conjointement (ou dans une seconde phase) d'entreprendre la réhabilitation du même espace. Il est également possible, par exemple, pour des écosystèmes non irréversiblement dégradés mais dont la dynamique est très lente, d'abrégier le temps nécessaire pour un retour à l'écosystème pré-existant en accroissant, par ressemis, la densité de telle(s) ou telle(s) espèce importante.

### **Ecosystème de référence**

Ainsi que l'ont souligné Cairns [4], Simberloff [2] et Sprugel [5], il n'est pas souvent aisé de définir quels critères écologiques retenir pour évaluer le succès relatif des essais de restauration et de réhabilitation. De même, dans le but de décrire une expérimentation et d'en permettre l'évaluation, il est souhaitable de disposer dès le départ d'une norme de comparaison et d'évaluation, même si elle est en partie arbitraire. Cette norme nous la dénommons "écosystème de référence". Dans la restauration *sensu stricto*, il s'agit normalement de ce que le SER désigne par "écosystème historique indigène", mais dans les opérations de restauration *sensu lato* et de réhabilitation (et bien entendu de réaffectation), il peut s'agir de quelque chose de différent en fonction de l'état d'avancement de la dégradation ainsi que des besoins des propriétaires ou des populations locales.

## **Stades alternatifs stables**

Il est souvent accepté, si la dégradation n'a pas été trop intense, qu'un retour à un stade semblable au stade "historique" reste possible si l'on supprime les causes anthropiques de cette dégradation (feux intentionnels, coupe à blanc, surpâturage, etc.) et que l'on permet aux processus naturels de faire leur œuvre. Cette possibilité reste peu fréquente en zones aride et semi-aride [6-9], où il semble plus raisonnable de choisir de retourner à un stade intermédiaire, à un stade alternatif stable ou encore métastable, qui puisse être atteint et maintenu sous un niveau de perturbation anthropique relativement faible mais éventuellement persistant. Ceci implique que de nouvelles attitudes et pratiques, concernant en tout premier lieu les meilleures techniques d'aménagement, soient inculquées aux populations locales. Bien entendu, certaines perturbations peuvent apparaître, même en l'absence de l'homme ; c'est le cas par exemple des feux spontanés, des ouragans, des éruptions volcaniques, des épidémies, mais ces phénomènes semblent être rares en zones aride et semi-aride.

## **Espèces clef de voûte**

Il s'agit des espèces dont la présence, à une densité suffisante, est nécessaire au maintien de la structure et du fonctionnement de l'écosystème. Le concept, qui a d'abord été utilisé dans les travaux concernant la biologie de la conservation, semble également adapté à l'écologie de la restauration et de la réhabilitation. Ainsi la tentative de réorienter la trajectoire d'un écosystème dégradé peut-être facilitée par la réintroduction soignée, ou l'accroissement de la densité, des espèces clef de voûte et quand cela s'avère nécessaire par l'éradication des espèces "exotiques" introduites volontairement ou par inadvertance [2].

## **Seuil d'irréversibilité**

Le concept de "seuil", dans les changements environnementaux, est bien établi en écologie [10-12] et a également été, récemment, appliqué à l'aménagement des terres de parcours. Ces seuils d'irréversibilité ne sont généralement pas aisément détectables ou quantifiables.

La plupart des écosystèmes des zones aride et semi-aride ne peuvent revenir à un état antérieur, quand ils ont franchi ne serait-ce qu'un de ces seuils, sauf en cas d'interventions réalisées pour corriger les changements qui ont conduit à ce franchissement. Par exemple il peut être nécessaire de reconstituer la banque de semences ou le stock de matière organique et de micro-organismes du sol afin de faciliter l'établissement des plantes et leur croissance. Quand la troncature des horizons supérieurs du sol, la sédimentation, la salinisation ou d'autres processus ont profondément modifié les couches de surface du sol, il peut être indispensable de reconditionner les sols ou de réactiver leur fonctionnement hydrique.

## Résistance et résilience

La résistance est l'inertie d'un écosystème au changement [10, 13], et la résilience est son aptitude à revenir à sa trajectoire antérieure de succession progressive après disparition des perturbations externes qui l'en avaient dévié [14]. La résilience est peut-être le meilleur indicateur de la santé ou de l'intégrité d'un écosystème [15]. La stabilité est un concept général regroupant à la fois résistance et résilience [16].

Les manières de mesurer la résistance et la résilience n'ont, en réalité, été que peu documentées. Walker *et al.* [17] ont proposé deux critères possibles d'évaluation, de toute évidence plus applicables à la réhabilitation qu'à la restauration :

- le coefficient de variation de la productivité dans diverses trajectoires ;
- le taux de retour au niveau antérieur de productivité suite à des interventions spécifiques [8, 18]. Pour cette dernière, quelques mesures de la structure de l'écosystème incluant sa biodiversité seraient également nécessaires.

Un point à mettre en valeur est que la résilience et la résistance sont souvent indépendantes l'une de l'autre [19, 20]. Cependant, nous pensons qu'aucune généralisation ou équation de l'une d'entre elles ne peut s'appliquer à la totalité des processus de la trajectoire d'un écosystème. Elles ne peuvent donc s'appliquer que dans le contexte d'une phase précise, régressive ou progressive, d'une trajectoire délimitée par un plafond et un plancher. Nous suggérons également que, dans une phase donnée de dégradation, l'accroissement de la résistance coïncide avec une réduction de la résilience.

## Trajectoire

La trajectoire d'un écosystème n'est pas un synonyme de "succession", quoiqu'il y ait un certain chevauchement entre les deux termes. Il s'agit, de fait, d'un terme général recouvrant, pour un écosystème donné, à la fois la succession, telle qu'elle a été définie par Clements [21] et tous les itinéraires possibles de développement, ou, mieux encore, d'évolution de cet écosystème sous quelque pression que ce soit.

La trajectoire de retour vers l'écosystème de référence (par exemple l'état alternatif stable choisi) peut, éventuellement dans le contexte de la restauration, être très exactement l'inverse (hystérisis) de celle parcourue lors de la dégradation (a<sup>1</sup> sur la Figure 2).

Dans le cadre d'essais de réhabilitation, il peut être envisagé soit de ramener au plus tôt l'écosystème sur sa trajectoire "naturelle", à savoir celle de l'écosystème préexistant à un moment donné de son histoire, soit de choisir une trajectoire partiellement différente mais conduisant cependant vers l'un des états alternatifs stables, désigné comme écosystème de référence. Il existe parfois plusieurs trajectoires possibles pour parvenir à un même "état alternatif stable". Il reste également possible, dans ce même contexte, que la trajectoire retenue permette de franchir un ou plusieurs seuils d'irréversibilité (respectivement b<sup>1</sup> et b<sup>2</sup> sur la Figure 2).

Ainsi que nous l'avons déjà signalé, la réaffectation peut être appliquée à un écosystème quel que soit son état. Par exemple, au niveau de la Figure 2, elle est schématisée comme concernant aussi bien un écosystème "initial" (c<sup>1</sup>) qu'un écosystème gravement dégradé (c<sup>2</sup>).



Il est donc concevable que l'on puisse "piloter" un écosystème sur une trajectoire préalablement choisie en fonction d'objectifs à atteindre. Piloter la trajectoire d'un écosystème, c'est agir sur l'ensemble des forces et des processus qui, à terme, détermineront sa structuration (gamme de types biologiques parmi les végétaux, réseaux trophiques parmi les animaux, etc.) lui permettant ainsi de retrouver rapidement les cycles, les flux, les niveaux de variabilité génétique des populations, les interactions inter et intraspécifiques de la biocénose totale, ainsi que la richesse spécifique de tous les compartiments principaux : producteurs, consommateurs et décomposeurs (c'est-à-dire richesse microbologique et mésofaunique dans les sols et les eaux).

Le bon choix d'une trajectoire pour tout écosystème, même délaissé (déprise), implique de prendre en compte, prioritairement, deux aspects, à savoir : le stade de dégradation atteint par l'écosystème et les principales conséquences des mésusages qui en ont été faits.

Les voies (restauration, réhabilitation, réaffectation) et les trajectoires doivent être choisies sans perdre de vue que, le futur lointain étant pour une bonne part imprévisible, d'éventuels changements locaux, régionaux, nationaux ou globaux sont toujours possibles qui peuvent rendre de nouveau "rentables" l'agriculture, la foresterie, etc. La localisation des interventions à travers le paysage est à effectuer avec le plus grand soin. Autrement dit, il importe de limiter au strict nécessaire, surtout dans les portions du paysage les plus sensibles à la dégradation et aux perturbations (érosion, inondations...), les interventions plus ou moins irréversibles.

Par exemple, la construction de lotissements ruraux, et péri-urbains, sur des terrains fertiles ou régulièrement inondés et consacrés à l'agriculture depuis "tous les temps" représente une mauvaise réaffectation, sauf à imaginer que des mesures ultérieures seront prises, si le besoin s'en faisait sentir, pour restituer à ces "terrains bâtis" leur destination agricole ou forestière.

La dégradation peut éventuellement faire changer de trajectoire un écosystème en modifiant par exemple les pressions extérieures. Il en résulte qu'un écosystème dégradé puis délaissé (non piloté) suit l'une des, parfois nombreuses, trajectoires possibles, en fonction des forces qui s'y exercent. Certaines de ces trajectoires peuvent être péjorantes pour l'écosystème et entraîner une aggravation persistante de sa dégradation.

### **Attributs vitaux de l'écosystème**

Odum avait, dès 1969 [22], déterminé, au niveau de l'écosystème, une liste d'attributs permettant de comparer entre eux les différents stades d'une succession. Malheureusement, peu de choses ont été faites depuis lors pour tester ses idées sur la stratégie de développement d'un écosystème. Noble et Slayter [23] ont cependant défini plusieurs catégories d'attributs vitaux, du cycle biologique, utiles pour l'évaluation de la réponse d'une espèce à une perturbation récurrente. Modifiant ici le concept de Noble et Slayter, et rendant à Odum ce qui lui appartient, nous définissons comme étant "attributs vitaux de l'écosystème" (AVE) les caractéristiques ou attributs qui sont corrélés et peuvent servir d'indicateurs de la structure et du fonctionnement d'un écosystème. Ils peuvent donc servir dans la formulation d'hypothèses et la conception d'expérimentations relatives à la restauration et à la réhabilitation.

Il est possible de présenter plusieurs classements des attributs que nous avons retenus selon qu'ils qualifient, par exemple, plus particulièrement la structure ou le fonctionne-

ment de l'écosystème. Il paraît cependant préférable de les présenter selon l'ordre logique suivant :

- 1) richesse floristique en espèces pérennes,
- 2) richesse floristique en espèces annuelles,
- 3) spectre biologique,
- 4) diversités alpha et bêta des végétaux et des animaux,
- 5) recouvrement total de la végétation,
- 6) phytomasse aérienne sur pied,
- 7) productivité de la biomasse,
- 8) présence et activité des espèces clés de voûte (végétales et/ou animales),
- 9) stock de graines viables dans le sol,
- 10) état de la surface du sol,
- 11) coefficient d'infiltration des pluies,
- 12) coefficient d'efficacité des pluies,
- 13) réserve maximale en eau disponible,
- 14) durée de disponibilité en eau du sol,
- 15) matière organique du sol,
- 16) capacité d'échange cationique,
- 17) efficacité d'utilisation de l'azote,
- 18) indices des cycles des matériaux,
- 19) abondance relative de mésofaune détritivore,
- 20) infectivité potentielle par les rhizobiums,
- 21) infectivité potentielle par les mycorrhizes.

Cet ensemble de paramètres mérite d'être défini même brièvement afin qu'un consensus puisse se dégager sur l'intérêt de les mesurer ou de les observer.

## **Définition des attributs vitaux de l'écosystème**

Ces attributs peuvent de plus être regroupés en thèmes axés sur la diversité végétale, la phytomasse, les relations plante-sol-eau, etc. Il est évident que, dans d'autres situations, d'autres aspects globaux devront éventuellement être privilégiés et la liste des attributs révisée en conséquence. Certains de ces attributs ne peuvent être obtenus dans les conditions expérimentales habituelles mais, beaucoup étant corrélés entre eux, la détermination de l'un d'entre eux permet d'avoir une estimation correcte de certains autres. Nous précisons ici la définition des différents attributs retenus :

1 - La richesse floristique en espèces pérennes (AVE 1) et en espèces annuelles (AVE 2) est relativement facile à obtenir par la répétition de relevés. Combinées, elles sont révélatrices de différences de structure entre les diverses phases de succession d'un écosystème. Les pérennes paraissent occuper une position dominante dans la plupart des écosystèmes terrestres et aquatiques en conditions relativement stables. Par contraste, quelques stades de la succession de la majorité des écosystèmes des zones aride et semi-aride sont caractérisés par leur grand nombre d'espèces annuelles. De même, on associe parfois faible fertilité du sol et grande diversité des espèces annuelles, pour certains pâturages de la zone tempérée [24] et pour les savanes [25], par exemple. De fait, quelques

espèces pérennes peuvent devenir abondantes et envahissantes dans des situations de perturbation prolongée.

Parmi les pérennes, il est utile de distinguer les herbacées des ligneuses puisque les interactions entre espèces de ces deux strates constituent un paramètre important dans les écosystèmes (tels que les savanes, les pâturages semi-arides, les steppes à ligneux bas des zones arides), surtout s'ils sont soumis à une utilisation et à une dégradation anthropique fortes et prolongées.

Quand la chose est possible, il est également utile de prendre en considération la composition taxonomique de l'écosystème de référence.

2 - Le spectre biologique (AVE 3), originellement défini par Raunkiaer (1934), est un indicateur supplémentaire et particulièrement important de la structure de l'écosystème ainsi que, probablement, de son fonctionnement. Comme pour la diversité bêta, la variabilité du spectre biologique d'un écosystème décroît habituellement quand croît son niveau de dégradation. Ce type d'attribut peut en particulier être utilisé pour comparer différents états de formations végétales originellement de même type.

3 - La diversité bêta (AVE 4) est définie comme étant "l'importance du remplacement des espèces ou des changements biotiques le long de gradients environnementaux". Whittaker (1972) MacArthur (1965) et Wilson et Shmida (1984) ont prouvé l'importance de la détermination de la diversité bêta en plus de la diversité alpha (nombre d'espèces dans une communauté) comme composante de la diversité totale. Frank et MacNaughton (1991) ont montré, dans une étude, la corrélation positive qui existe entre la diversité et les changements de composition spécifique dans la communauté végétale perturbée par la sécheresse.

4 - Le recouvrement total de la végétation (AVE 5) est un bon intégrateur des AVE 1 et 2 mais il peut varier significativement dans l'année et d'une année à l'autre en fonction en particulier du régime pluviométrique. Dans certaines situations, telles que les savanes sahéliennes, le recouvrement végétal total est un des indicateurs les plus utiles. Cependant, le recouvrement végétal seul, ou même combiné avec la richesse spécifique, ne signifie pas grand-chose par rapport à la productivité de l'écosystème. Il existe deux attributs corollaires importants qui sont, d'une part, la phytomasse aérienne totale (AVE 6) (en kg de matière sèche par unité de surface) mesurée à la fin de la principale saison de croissance et, d'autre part, la productivité qui sera décrite ci-après.

5 - La productivité de la biomasse (AVE 7) (kg de biomasse ha<sup>-1</sup>an<sup>-1</sup>) complémentaire du recouvrement total est intéressante à prendre en compte dans les projets de réhabilitation. Cet indicateur ne peut cependant pas fournir la totalité des informations requises par un gestionnaire d'écosystèmes et ce malgré la généralisation de Margalef [13] selon laquelle le quotient de la biomasse sur pied par la productivité annuelle croît quand croît la maturité d'un écosystème. Quelques écosystèmes sont en réalité plus productifs (en termes de kg MS par unité de surface et de temps) durant les premiers stades de dégradation que dans les stades antérieurs à la perturbation. Ceci est dû à une rapide colonisation par des espèces nitrophiles envahissantes incluant en particulier des Composées annuelles et des Graminées, mais également éventuellement par quelques Légumineuses ligneuses. Dans les stades avancés de la dégradation, la productivité décroît invariablement très fortement. C'est pourquoi d'autres attributs vitaux sont nécessaires pour décrire le fonctionnement de l'écosystème.

6 - Présence et activité des espèces clef de voûte (AVE 8). On se réfère ici à la définition donnée dans le paragraphe relatif à la terminologie de base.

Étant donné l'évidence de plus en plus marquée de l'importance des légumineuses pérennes fixatrices d'azote dans les écosystèmes non perturbés des zones aride et semi-aride, ainsi que dans les stades alternatifs stables des régions sous climat méditerranéen et des savanes, nous présumons que les légumineuses pérennes fixatrices d'azote sont à compter parmi les espèces clef de voûte de nombreux écosystèmes, y compris ceux de nos sites d'étude dans le Chili central, le sud de la Tunisie et le nord du Cameroun.

Une fois identifiées, ou même seulement présumées au niveau des hypothèses de travail, les espèces clef de voûte devraient logiquement faire partie des premières espèces candidates pour une réintroduction expérimentale dans les écosystèmes perturbés. Cependant, comme la réintroduction d'espèces est coûteuse et risquée et qu'elle nécessite en plus une surveillance sur un long terme, il est bon d'évaluer les méthodes à employer et les risques qu'elles présentent. Leur impact sur les herbacées et les sols peut varier considérablement selon la provenance du matériel végétal introduit.

Si les arbres et arbustes fixateurs d'azote sont des espèces clef de voûte, il est évident que les rhizobiums et autres micro-organismes qui leur sont associés le sont également. Quoique ces micro-organismes soient cependant moins bien connus que les végétaux supérieurs, il semble que les considérations faites à propos des espèces végétales clef de voûte doivent également s'appliquer aux microsymbiontes clef de voûte.

7 - Le stock de graines viables du sol (AVE 9) est considéré comme étant un attribut de grande utilité. L'absence des semences de certaines espèces «clef de voûte» dans le stock de graines viables du sol peut servir de critère de base pour déterminer si la seule mise en défens est susceptible de permettre une restauration. En cas d'absence de ces semences, il est nécessaire de recourir à la réhabilitation par, en particulier, réintroduction de matériel végétal.

8 - L'état de la surface du sol (AVE 10) permet en particulier de présager de l'importance de l'infiltration, du ruissellement et des facteurs de l'érosion dans les zones aride et semi-aride. Cet attribut devient de plus grande importance encore dans les situations où le recours à la télédétection est possible. Sur le terrain, il est nécessaire de bien définir les aspects particuliers les plus primordiaux à observer (pellicule de battance, encroûtement, etc.). Il faut également noter les interrelations entre cet attribut et ceux déjà cités "stock de graines", "coefficient d'infiltration de la pluie" et "coefficient d'efficacité de la pluie".

Casenave et Valentin (1989) ont proposé une première clef de détermination des types élémentaires de surface de sol des zones aride et semi-aride.

9 - Le coefficient d'infiltration des pluies (AVE 11), qui est défini comme étant la quantité d'eau infiltrée dans les horizons du sol, constitue ainsi un indicateur de l'état de surface du sol et de leur capacité d'emménagement. Toute l'eau infiltrée dans le sol n'est bien entendu pas obligatoirement utilisée par les plantes. Malgré cela, et au même titre que la réserve maximale en eau disponible pour les plantes, le coefficient d'infiltration de la pluie est un indicateur utile de l'état des sols tant en zones aride et semi-aride qu'ailleurs. Il est très directement lié à la présence ou à l'absence de croûte de surface qui se forme dans les écosystèmes dégradés et tendent à priver les sols de toute possibilité d'infiltration.

10 - Le coefficient d'efficacité de la pluie (AVE 12) est défini comme étant le quotient de la relation qui existe entre la quantité d'eau précipitée en un endroit et la biomasse

aérienne produite en ce même lieu. Dans les zones sèches et ailleurs ce coefficient constitue un excellent indicateur des sols mais également de la productivité des écosystèmes. Le coefficient d'efficacité de la pluie exprimé en kg de biomasse aérienne sur pied produits par mm d'eau évapotranspirée est plus précis et significatif que le coefficient d'efficacité de la pluie. Cependant, le coefficient d'efficacité de la pluie est plus facile à mesurer dans la majorité des situations et également plus utile pour des comparaisons régionales.

11 - La quantité maximale d'eau disponible dans le sol (AVE 13), même si elle n'est pas toujours facile à mesurer, présente une importance considérable dans les zones aride et semi-aride où les précipitations sont irrégulières. Par exemple, dans les études de cas de Floret et Pontanier (1982) en Tunisie et de Seiny-Boukar (1992) au Cameroun, les profils de sol étant peu épais, les réserves en eau sont aisées à mesurer et ont été corrélées avec la productivité. Les différences d'influence de la réserve en eau sur la productivité de biomasse aérienne de plusieurs espèces ligneuses basses et graminées pérennes natives des steppes du sud tunisien sont très importantes et ont été utilisées pour une étude des écosystèmes dans cette région. Des données similaires relatives aux espèces des pâturages nord-américains ont été utilisées dans une expérimentation sur la restauration et l'aménagement de prairies.

12 - La durée de période de disponibilité en eau du sol (AVE 14) est assez facile à mesurer par divers tensiomètres disposés à différentes profondeurs dans le sol. Quand les données concernant cet attribut sont disponibles, en plus de celles du coefficient d'efficacité de la pluie, il devient possible d'effectuer des prédictions sur la saisonnalité, la durée et l'importance de la production végétale et ainsi d'aider au choix des espèces à introduire dans les premiers stades des essais de restauration et de réhabilitation.

13 - La teneur en matière organique du sol (AVE 15), rapidement accessible, est un attribut hautement révélateur complémentaire des attributs vitaux (5) et (6) de l'écosystème. Il y a une corrélation positive entre, par exemple, la teneur en matière organique et la phytomasse aérienne sur pied dans des sols subtropicaux. Les faibles teneurs en matière organique influencent directement les caractéristiques du sol critiques pour l'établissement des plantules, pour l'infiltration de l'eau et la pénétration des racines dans les zones arides et semi-arides. En conséquence, il y a un grand intérêt à étudier la litière, les détritiques et d'autres contributeurs potentiels à la matière organique de ces écosystèmes.

14 - La capacité d'échange cationique (AVE 16) est généralement considérée comme étant un attribut très hautement sensible à la dégradation et directement corrélé à la fertilité du sol.

15 - Le coefficient d'efficacité de l'azote (AVE 17) est un attribut vital puisque, même dans les milieux aride et semi-aride, l'azote et le phosphore disponibles (et les autres nutriments) peuvent limiter, au moins autant que le fait le manque d'eau, la croissance des animaux et des végétaux [26]. Il peut y avoir une relation inverse entre le total de biomasse sur pied dans un écosystème à un moment donné et la quantité totale d'azote contenue dans cette biomasse.

Ainsi qu'il a été défini pour des individus ou des populations végétales le coefficient d'efficacité de l'azote (CEA) combine : 1) le taux instantané de fixation de carbone par unité d'azote et 2) la durée moyenne de présence de l'azote dans la plante. Ainsi,  $CEA = A/Ln$ , où  $A$  est la productivité de l'azote et  $1/Ln$  la durée moyenne de présence de l'azote. Le premier terme de l'équation est essentiel puisqu'une relation linéaire étroite existe

entre le taux de croissance relative et la concentration en azote dans les plantes. Le second terme est également important puisque l'azote peut résider plus ou moins longtemps dans un végétal avant d'en sortir suite à la chute des organes. Dans les sites pauvres en nutriments, une longue durée moyenne de présence peut être favorable à la plante, alors que, dans les sites riches en azote, un taux élevé de circulation de l'azote et une circulation rapide sont favorisés. Cependant, il existe des différences nettes, à la fois dans le taux de conversion de l'azote et la durée moyenne de présence, entre les espèces qui coexistent. Quoique Vitousek (1982) suggère que le coefficient d'efficacité des nutriments est, dans une forêt, inverse de la concentration en nutriments dans la litière, il reste à préciser la façon d'appliquer le concept d'efficacité d'utilisation des nutriments à un écosystème complexe. Il est clair que l'un des facteurs à considérer est la relation qui existe entre ce coefficient et les types biologiques des végétaux. Par exemple, Muller et Garnier (1990) et Joffre (1990) ont démontré que certaines graminées pérennes utilisaient plus efficacement l'azote que des graminées annuelles des mêmes genres.

Jarrell et Virginia (1990) suggèrent que l'accumulation de cations dans la zone rhizosphérique du sol peut servir dans le calcul à la fois de la quantité d'eau utilisée durant la durée de vie d'un écosystème et de la quantité cumulée de  $N^2$  symbiotique fixée. Ceci laisse à penser que des variables empiriques peuvent être identifiées, qui permettraient d'estimer l'efficacité biotique du sol, étant données les quantités fixées et la diversité de la végétation sur une période de climat à conditions constantes.

16 - L'efficacité des cycles (AVE 18) mesure le ratio du total de l'énergie (ou, plus couramment, d'un élément tel que l'azote ou le carbone), qui est recyclé dans un écosystème par rapport à la quantité totale d'énergie (ou de l'élément) mobilisée par un ou plusieurs éléments de l'écosystème [27, 28]. Cet attribut peut également s'appliquer à l'échelle du paysage.

A l'échelle de l'écosystème, la richesse spécifique et beaucoup d'autres attributs sont corrélés avec l'efficacité des cycles, c'est-à-dire avec le niveau des nutriments actifs, ou disponibles, dans le système à un moment donné [24, 29]. Il a été également démontré que la fertilité du sol influence le coefficient d'efficacité de la pluie dans les savanes [25, 26].

La comparaison des indices de cyclage des nutriments, spécialement N et P, à différents stades de la trajectoire d'un écosystème, permet de se rendre compte de leur intérêt dans l'évaluation des niveaux relatifs de perturbation, ainsi que lors des essais de restauration et de réhabilitation. Puisqu'il est supposé [22] que plus les écosystèmes sont matures plus leur capacité à piéger et à retenir les nutriments pour des cyclages internes est grande la réussite de l'ajustement des cycles minéraux et la réduction des taux d'échange entre les organismes et l'environnement peuvent permettre d'évaluer le niveau relatif de réussite de la restauration ou de la réhabilitation.

17 - L'abondance relative de la mésofaune détritivore du sol (collemboles, termites, etc.) (AVE 19). Cet attribut est particulièrement intéressant à mesurer (par exemple, nombre moyen d'organismes pour 100 grammes de sol) en tant qu'indice de la diversité biotique du sol. Il s'agit également là d'un indice corrélé à l'efficacité des cycles des différents nutriments.

18 - Les indices d'infectivité potentielle par les rhizobiums et les mycorrhizes (respectivement AVE 20 et 21). L'efficacité des microsymbiontes est également un attribut important ; elle est cependant très délicate à mesurer directement au niveau de l'écosys-

tème. Nous proposons que soient retenus les indices d'infectivité potentielle par les *Rhizobiums* et les *Mycorrhizes* exprimés à travers le pourcentage de racines, d'une plante témoin, infectées par gramme de sol, en conditions expérimentales contrôlées.

Les informations globales sur l'abondance et la diversité biotique du sol étant critiques, il est important d'effectuer des inventaires séparés des bactéries hétérotrophes fixatrices d'azote et des autres micro-organismes tels que les *Rhizobiums*, les *Mycorrhizes* endo-, vésiculaires ou arbusculées.

En plus de leur impact sur les plantes "hôtes", les micro-organismes du sol ont un énorme impact sur la végétation de l'ensemble des écosystèmes terrestres y compris dans les zones aride et semi-aride [3, 30, 31]. Les bactéries du sol et plus spécialement les *Rhizobiums* jouent, par exemple, un rôle critique dans la compétition dans les communautés graminées-légumineuses [32]. Les *Mycorrhizes* peuvent modifier la compétition entre les végétaux aux différents stades d'une succession [33].

De la même façon, et quoique nous ne fassions que l'évoquer, il est fort probable que les parasites et/ou les agents pathogènes d'espèces animales sont, dans certaines situations, aussi importants à considérer que les microsymbiontes.

Ainsi que nous l'avons déjà suggéré, c'est en définitive la capacité de respecter un certain niveau d'intégrité des paysages qui déterminera les chances de succès des opérations de restauration, de réhabilitation et même de réaffectation. Sans entrer très avant dans l'écologie des paysages, il nous faut cependant aborder les deux notions fondamentales que sont la fragmentation et la réintégration des paysages.

## **Fragmentation et réintégration au niveau du paysage**

Il est reconnu que l'action de l'homme s'est exercée sur tous les espaces, même ceux encore considérés comme "naturels". Le climat, la géologie, la circulation locale des eaux, la succession des actions anthropiques, etc., entraînent une répartition différenciée des sols et des écosystèmes (y inclus les agro-écosystèmes), qui présentent de plus entre eux des interactions très fortes. C'est très explicitement ce que Forman et Godron [34] ont retenu dans leur définition d'un paysage, à savoir "un assemblage d'écosystèmes interagissant d'une manière qui détermine des patrons spatiaux qui se répètent et sont reconnaissables". Par exemple, le long d'une toposéquence, même de très faible pente, les unités en aval sont dépendantes des "unités" situées en amont, du fait de la simple circulation des éléments liquides et solides. Cette relation existe également à d'autres niveaux, et dans tous les sens et vraisemblablement entre toutes les unités situées dans un même paysage (circulation des animaux, des diaspores, etc.). L'intervention de l'homme, surtout si elle s'avère mal localisée ou trop forte, est susceptible de rompre ces relations et les équilibres qui en découlent. Les conséquences de tels mésusages sont évidentes non seulement sur l'écosystème directement utilisé par l'homme, mais également, avec plus ou moins de gravité, sur tous ceux qui lui sont reliés.

La restauration ou la réhabilitation d'un écosystème dégradé peut être rendue délicate (voire impossible) si l'on ne tient pas compte de ces relations et de la nécessité de raisonner et parfois d'intervenir plus largement sur les divers éléments du paysage (ou de la

toposéquence). Deux concepts opposés, fragmentation et réintégration, qualifient ce qui est évoqué précédemment ; il importe de les définir.

### **Fragmentation du paysage**

La fragmentation d'un paysage est marquée par la rupture de certaines relations (ou toutes) de connexité qui participent, en particulier, au maintien de la trajectoire naturelle des divers écosystèmes qui le constituent. Les conséquences de la fragmentation se répercutent à tous les niveaux intra et intercommunautaires.

Il est tout à fait aisé de considérer un paysage comme étant la "matrice" des écosystèmes qu'il contient ; de même qu'un écosystème est la matrice de communautés, populations et organismes. Matrice provient du mot latin *matrix* signifiant utérus [35] et certains dictionnaires modernes le définissent brièvement comme "un endroit où quelque chose est formé et se développe". Quoique hors de sa stricte signification originelle ce mot peut donc être très utile ici. Pearce [36] considère qu'une matrice offre, de fait, trois avantages aux organismes ou systèmes vivants qu'elle contient : une source de possibilités, une source d'énergie pour explorer ces possibilités et un endroit sûr où cette exploration peut avoir lieu.

### **Réintégration dans un paysage**

Lorsque les pratiques humaines sont modifiées dans le sens d'une durabilité écologique et de la conservation de la biodiversité, et lorsque la restauration ou la réhabilitation sont bien appliquées à des écosystèmes plus ou moins dégradés, le résultat est - pour reprendre une phrase de Hobbs et Saunders (1991) - un essai de "réintégration de paysages fragmentés".

La réintégration des écosystèmes dans un paysage est donc la série d'opérations qui vise à rétablir les relations et autres caractéristiques permettant aux divers écosystèmes de ce paysage soit de retrouver leur trajectoire naturelle, soit de suivre une autre trajectoire qui leur aura été désignée. Elle favorise, en particulier, l'interactivité des écosystèmes, chacun d'entre eux contribuant dès lors, plus ou moins étroitement, au maintien de la trajectoire (naturelle ou imposée) de tous (ou partie) les autres.

L'usage qui en est fait peut s'opposer, du moins momentanément, à ce que certaines portions d'un paysage puissent être réintégrées (exemple : carrière). Il reste important que ces portions non réintégrables de paysage et l'usage qui en est fait ne constituent pas une obstruction à l'œuvre générale et que donc leur localisation et leur intensité d'exploitation soient raisonnées avec comme objectif de maintenir au meilleur niveau possible les interactions entre écosystèmes voisins. La réintégration implique donc que les usagers des divers écosystèmes (d'un même paysage) s'engagent dans une démarche commune pour une gestion durable des ressources et de l'espace qu'ils gèrent (et qu'ils créent) ensemble. Accepter cette démarche entraîne la reconnaissance de la nécessaire compatibilité d'usage (localisation et niveau de pression) qui doit exister pour les divers écosystèmes si l'on souhaite qu'ils se développent tous (ou partie) sur leur trajectoire naturelle ou réajustée. Il importe également de mieux partager l'espace dans les zones de forte densité (ville, etc.) ou de forte pression humaine (agriculture intensive), afin de garantir un bon niveau de réintégration ultérieure dans le paysage.



La réintégration dans un paysage passe nécessairement par une mise en œuvre harmonieuse des possibilités offertes par la restauration, la réhabilitation et la réaffectation. Par la suite, la réintégration des écosystèmes dans le paysage étant acquise, il convient de bien gérer cet espace et, dans ce but, de faire éventuellement appel à la voie du rajeunissement.

## Conclusion

Ainsi que W.M. Schaffer [37] l'a indiqué, les écologistes ne seront probablement jamais capables d'écrire la totalité des équations permettant de trouver de l'ordre dans le chaos que constitue chaque système naturel. Les projets de restauration et de réhabilitation expérimentale offrent cependant une excellente occasion d'élucider la dynamique de la structure et du fonctionnement des écosystèmes. Nos hypothèses seront bien entendu difficiles à tester, mais nous avons jugé utile de les inclure ici afin de stimuler la discussion et de favoriser la mise en place de tests empiriques. Étant à la fois extensifs et, semble-t-il, relativement simples, les écosystèmes des zones aride et semi-aride peuvent constituer des situations idéales pour de tels tests.

Ainsi que Bradshaw (1987) l'a signalé, le temps est venu d'étudier l'écologie des écosystèmes. Les projets de restauration et de réhabilitation offrent tous deux de bonnes occasions d'entreprendre de tels travaux. Il est également temps d'étudier l'évolution des trajectoires des écosystèmes au cours des processus de dégradation, de restauration et de réhabilitation. Nous avons exposé que la restauration *sensu stricto* vise à rétablir l'intégralité des espèces préalablement présentes, alors que la restauration *sensu lato* n'ambitionne que de réorienter la trajectoire d'un écosystème dégradé dans une direction semblable à celle qu'il avait antérieurement à la perturbation. La réhabilitation tente de rétablir les fonctions de l'écosystème et, en premier lieu, celles permettant une productivité durable. La réaffectation quand elle est appliquée à l'agriculture ou à la sylviculture reste dépendante de "subventions" externes et représente une situation non naturelle de "succession perpétuellement interrompue".

L'écologie de la restauration et de la réhabilitation, si elle veut se distinguer de la foresterie traditionnelle, de l'aménagement des parcs ou encore de la réhabilitation agronomique d'une part et de la biologie de la conservation d'autre part, doit devenir une science mature en bâtissant ses propres modèles et en testant des hypothèses sur les trajectoires d'écosystème : rétrogression au cours de la restauration ou succession renouvelée lors de la réhabilitation.

Il est tout à fait possible de sensibiliser les gens sur le fait que penser et agir sur son environnement c'est, avant tout, choisir son cadre de vie économique.

Beaucoup de personnes sont alarmées par les conséquences déjà graves de la dégradation de presque tous les écosystèmes et paysages au monde ; elles ignorent peut-être que ces déprédations continuent et même s'accroissent. En plus, et à cause de l'impossibilité de stopper brutalement les processus en cours, de la disparition des espèces et de la réduction de la variabilité génétique, nous assisterons encore longtemps à une triste continuation du double processus d'artificialisation et de banalisation des paysages et des écosystèmes.

Sans rêver, cette fois, il semble impossible que la préservation des milieux puisse être assurée autrement que dans le cadre de programmes de restauration et de réhabilitation des écosystèmes et de réintégration des paysages. Même lorsque cela reste possible, il est très onéreux de réparer ce que l'homme a détruit et il est donc plus économique, et de plus pédagogique, pour le futur, de se préoccuper dès maintenant de ne pas commettre l'irréparable.

## Références

1. Cairns J. Jr. (1989). Restoring damaged ecosystems : is predisturbance condition a viable option ? *Environmental Professional* ; 11 : 152-159.
2. Simberloff D. (1990). Reconstituting the ambiguous-can islands be restored ? In : Towns, Dougerthy, Atkinson, eds. *Ecological restoration of New Zealand islands*. New Zealand Depart. of Conservation, Wellington : 37-51.
3. Carpenter A.T., Allen M.F. (1988). Responses of *Hedysarum boreale* to mycorrhizas and *Rhizobium* : plant and soil nutrient changes in a disturbed shrub-steppe. *New Phytologist*, 109 : 125-132.
4. Cairns J. Jr. (1991). The status of the theoretical and applied science of restoration ecology. *Environmental Professional* ; 11 : 152-159.
5. Sprugel D.G. (1991). Disturbance, equilibrium and environmental variability : what is "natural" vegetation in a changing environment ? *Biological Conservation* ; 58 : 1-18.
6. Smeins F.E., Taylor T.W., Merrill L.B. (1976). Vegetation of a 25 year enclosure on the Edwards Plateau. *Journal of Range Management* ; 29 : 24-29.
7. West N.E., Provenza F.D., Johnson P.S., Owens M.K. (1984). Vegetation change after 13 years of livestock grazing exclusion on sagebrush semi-desert in West central Utah. *Journal of Range Management* ; 37 : 262-264.
8. Westoby M., Walker B.H., Noy-Meir I. (1989). Opportunistic management for rangelands not a equilibrium. *Journal of Range Management* ; 42 : 266-274.
9. Omar S.A.S. (1991). Dynamics of range plants following 10 years of protection in arid rangelands of Kuwait. *Journal of Arid Environments* ; 21 : 99-112.
10. Holling C.S. (1973). Resilience and stability of ecological systems. *Annual Review of Ecology and Systematics* ; 41 : 1-23.
11. May R.M. (1977). Thresholds and breaking points in ecosystems with a multiplicity of stable states. *Nature* ; 269 : 471-477.
12. Wissel C. (1984). A universal law of the characteristic return time near thresholds. *Oecologia* ; 65 : 101-107.
13. Margalef R. (1969). On certain unifying principles in ecology. *American Naturalist* ; 97 : 357-374.
14. Connell J.M., Slayter R.O. (1977). Mechanisms of succession in natural communities and their role in community stability and organization. *American Naturalist* ; 111 : 1119-1144.
15. Leopold A. (1948). *A sand County almanac*. Oxford : Oxford University Press.
16. Westman W.E. (1978). Measuring the inertia and resilience of ecosystems. *Bioscience* ; 28 : 705-710.
17. Walker B.H., Ludwig D., Holling C.S., Peterman R.M. (1981). Stability of semi-arid savanna grazing systems. *Journal of Ecology* ; 69 : 473-498.
18. Noy-Meir I., Walker B.H. (1986). Stability and resilience in rangelands. In : Joss P.J., Lynch P.W., Williams O.B., eds. *Rangelands : a resource under siege*. Australian Academy of Science, Canberra, Australia : 21-25.

19. Noy-Meir I. (1974). Stability in arid ecosystems and the effect of man on it. In : Cove A.J., ed. *Structure, functioning and management of ecosystems*. Proceedings of the first International Congress of Ecology, Pudoc, Wageningen, 220-225.
20. Naveh Z., Lieberman A.S. (1984). *Landscape ecology : theory and application*. Springer Verlag, New York.
21. Clements F.E. (1916). Plant succession : an analysis of the development of vegetation. *Carnegie Inst. Washington. Publ.* ; 242 : 1-512.
22. Odum E.P. (1969). The strategy of ecosystem development. *Science* ; 164 : 262-270.
23. Noble L.R., Slayter R.O. (1980). The use of vital attributes to predict successional changes in plant communities subject to recurrent disturbances. *Vegetatio* ; 43 : 5-22.
24. Gough M.W., Marrs R.H. (1990). A comparison of soil fertility between semi-natural and agricultural plant communities : implications for the creation of species-rich grassland on abandoned agricultural land. *Biological Conservation* ; 51 : 83-96.
25. Scholes R.J. (1989). The influence of soil fertility on the ecology of Southern African dry savannas. *Journal of Biogeography* ; 17 : 71-75.
26. Penning de Vries F.W.T., Krul J.M., van Keulen H. (1980). Productivity of Sahelian rangelands in relation to the availability of nitrogen and phosphorus from the soil. In : Rosswall T., ed. *Nitrogen cycling in West African ecosystems*. Kluwer, Amsterdam : 95-113.
27. Finn J.T. (1976). Measures of ecosystem structure and function derived from analysis of flows. *Journal of theoretical Biology* ; 56 : 362-380.
28. Aronson J., Floret C., Le Floc'h E., Ovalle C., Pontanier R. (1993). Restoration and rehabilitation of degraded ecosystems in arid and semi-arid regions. I. A view from the south. *Restoration Ecology* ; 1 : 8-17.
29. Willis A.J. (1963). Braunton Burrows : the effects on the vegetation of the addition of mineral nutrients to the dune soils. *Journal of Ecology* ; 51 : 353-374.
30. Whitford W.G., Elkins N.Z. (1986). The importance of soil ecology and the ecosystem perspective in surface mine reclamation. In : Reith C.C., Potter L.D., eds. *Principles and methods of reclamation science*. University of New Mexico, Albuquerque, New Mexico : 151-187.
31. Virginia R.A. (1986). Soil development under legume tree canopies. *Forest Ecology and Management* ; 16 : 69-79.
32. Turkington R., Holl F.B., Chanway C.P., Thompson J.D. (1988). The influence of microorganisms, particularly *Rhizobium* on plant competition in grass-legume communities. In : Davy A.J., Hutchings M.J., Watkinson A.R., eds. *Plant population ecology*. Blackwell Scientific Publications, Oxford, England : 344-367.
33. Allen E.B., Allen M.F. (1984). Competition between plants of different successional stages : *mycorrhizae* as regulators. *Canadian Journal of Botany* ; 62 : 2625-2629.
34. Forman R., Godron M. (1986). *Landscape ecology*. John Wiley & Sons, New York.
35. Le Petit Robert, n° 1. (1990). *Le Robert* (éd.), Paris, 2171 p.
36. Pearce J.C. (1992). *Magical child*. Penguin Books, New York, 2nd edition.
37. Schaffer W.M. (1985). Order and chaos in ecological systems. *Ecology* ; 66 : 93-106.