

Dynamique de la biodiversité dans un espace en mutation. Le cas des pelouses calcicoles de la basse vallée de Seine

Didier Alard^{1*}, Isabelle Poudevigne¹, Thierry Dutoit^{1,2}, Thibault Decaëns^{1,3}

¹ Laboratoire d'écologie, université de Rouen, U.F.R. sciences, 76821 Mont-Saint-Aignan cedex, France.

² Biosystématique et écologie méditerranéenne, université Aix-Marseille, 13397 Marseille cedex, France.

³ Laboratoire d'écologie des sols tropicaux, Orstom, 93143 Bondy cedex, France.

* Corresponding author (fax: (33) 235 146 655; e mail: Didier.Alard@univ-rouen.fr)

Received September 23, 1996; revised June 6, 1997; accepted September 23, 1997

Abstract – Research has been carried out on the biodiversity of chalk grassland ecosystems in the Seine valley. We have recorded vegetation (plant communities, seed bank) and soil characteristics (macrofaunal communities and abiotic conditions) following several sampling procedures based on temporal or spatial gradients. The aim is to test two research hypothesis concerning i) the different rhythms of compartmental changes in a dynamic ecosystem, and ii) the spatial dimension of biodiversity. For the taxinomial groups studied, results show significant changes in biodiversity along successional gradients. However, these dynamics do not occur at the same rate, which suggests inertia between ecosystem components and differences in recorded dynamics. We underline that measures of biodiversity must take into account this temporal dimension in order to have a predictive value (notion of ecological organization). It is also suggested that the scale at which biodiversity is measured is not necessarily that of the studied ecosystem (notion of functional unit of a compartment). © Elsevier, Paris

Chalk grassland / biodiversity / vegetation / succession / soil biology / spatial scale / ecological organization

Résumé – Des recherches ont été menées sur la biodiversité des écosystèmes calcicoles de la basse vallée de la Seine. Les travaux ont porté sur divers compartiments (sol, végétation) et leurs composantes (phytocénoses, banques de graines, pédofaune, microflore) dans des référentiels d'espace et de temps variés pour répondre à deux hypothèses de recherche sur a) les rythmes d'évolution des compartiments dans un écosystème en dynamique et b) la dimension spatiale de la biodiversité. Les premiers résultats montrent des variations significatives de la biodiversité le long d'un gradient successional. Cependant, ce phénomène n'est pas synchrone dans l'ensemble des groupes biologiques des divers compartiments, suggérant le décalage relatif des dynamiques de certains groupes par rapport à d'autres. On souligne ainsi a) que les mesures de biodiversité doivent prendre en compte cette dimension temporelle pour posséder une valeur prédictive en introduisant la notion d'organisation écologique de l'écosystème et b) que l'échelle de mesure de la biodiversité dans un compartiment n'est pas nécessairement celle de l'écosystème étudié en introduisant la notion d'unité fonctionnelle d'un compartiment. © Elsevier, Paris

Pelouse calcicole / biodiversité / végétation / succession / pédobiologie / échelle spatiale / organisation écologique

1. INTRODUCTION

La biodiversité est actuellement un enjeu majeur de la recherche en écologie, à la fois concernant son rôle dans les écosystèmes, son déterminisme et sa valorisation dans le domaine de la préservation de l'environnement [1, 50]. D'abord descriptive, la biodiversité mesure la variabilité des organismes vivants dans les systèmes écologiques [42] et possède à la fois une dimension biologique, du gène à l'écosystème, et spatiale, du local au global [47, 49].

La mise en évidence d'éventuelles relations entre biodiversité et fonctionnement des écosystèmes ne peut se faire que s'il existe au préalable une standar-

disation des méthodes de mesures qui sont multiples et fonction du type d'indice (diversité α , β , γ , diversité écologique) et des groupes taxinomiques utilisés [9]. De plus, l'information apportée par ces différentes mesures de la biodiversité est variable et si de nombreux travaux en ont signalé la valeur diagnostique (description des structures), très peu d'auteurs ont essayé d'en mesurer la valeur pronostique en terme de conséquences pour l'écosystème [48].

Nous présentons ici des recherches sur l'évolution de la biodiversité des pelouses calcicoles de la basse vallée de la Seine. Ces écosystèmes semi-naturels représentent des « points-chauds » de la biodiversité dans le nord-ouest de l'Europe [22, 34, 45]. Nos tra-

Fonds Documentaire ORSTOM



010014924

Fonds Documentaire ORSTOM

Cote : B*14924 Ex : 1

vaux portent sur différents groupes taxinomiques (végétation phanérogame, pédofaune) au sein de deux compartiments (sol, végétation) dans des référentiels d'espace et de temps variés. Ils ont servi de base pour formuler deux hypothèses :

a) Les compartiments dans un écosystème en dynamique ont chacun leur propre rythme d'évolution. Les mesures de biodiversité sur différents compartiments ne sont donc pas équivalentes et possèdent une dimension temporelle propre.

b) La dimension spatiale (paysagère) de la biodiversité est également fondamentale pour en mesurer la valeur prédictive.

2. MATÉRIEL ET MÉTHODES

2.1. Sites d'étude

Les études s'appuient sur des dispositifs expérimentaux installés depuis 1992 sur une gamme de milieux de même potentialité (même substrat) dans des contextes paysagers et humains variés. Ces sites présentent en effet des gradients actuels d'occupation et de gestion (des pelouses pâturées aux pelouses abandonnées) et ont connu des itinéraires techniques contrastés au cours des dernières décennies (labour, pâturage). Les milieux sont situés en vallée de Seine autour de l'agglomération de la ville de Rouen, dans un contexte péri-urbain ou dans la partie rurale de la vallée en limite du parc naturel régional de Brotonne [44]. D'une manière générale, les coteaux calcaires de la basse vallée de la Seine ont connu des activités diverses, essentiellement pastorales, jusqu'à la Seconde Guerre mondiale mais sont dans un contexte actuel d'abandon plus ou moins généralisé. Les changements qui sont intervenus sur les pelouses calcicoles depuis les années 1950 sont essentiellement la fragmentation des habitats et la dynamique successionale suite à l'abandon de la gestion [23].

Deux sites sont étudiés qui constituent des ensembles paysagers structurés en mosaïques de végétation (pelouse, ourlets, fourrés) sur des surfaces allant de 20 à 30 ha. Ces sites sont situés sur deux communes périphériques de l'agglomération : Saint-Adrien et Hénouville (figure 1). Les sols de ces coteaux calcaires sont développés sur un substrat créacé et appartiennent au groupe des rendosols. La végétation des pelouses calcaires relève pour cette zone de l'alliance phytosociologique du *Mesobromion* [16]. Ces deux sites nous ont permis de tester les deux hypothèses proposées, Saint-Adrien pour les changements successionnels [18] et Hénouville pour l'approche paysagère [43].

2.2. La dimension temporelle de la biodiversité

Des mesures ont été effectuées dans les différents compartiments des écosystèmes en utilisant différents

indices de biodiversité (richesse spécifique, diversité Shannon H', équirépartition). On a ensuite suivi l'évolution de ces indices le long d'un gradient successional (évolution par rapport au gradient, inertie ou décalage pouvant apparaître au cours de la dynamique). L'approche synchronique a été développée pour l'étude des successions végétales sur une période approximative de 50 ans. Bien que les recherches aient montré que les phénomènes de succession ne sont pas unidirectionnels dans ces écosystèmes calcicoles [18], nous avons reconstitué une succession secondaire potentielle (« chronoséquence ») sur la base des différentes phytocénoses rencontrées au sein du site de Saint Adrien. Des dispositifs de mesure (carrés permanents) ont ainsi été installés dans différentes parcelles du site : une pelouse pâturée, un exclos placé dans la pâture à partir de 1992, une pelouse fermée abandonnée et un fourré préforestier. On reconstitue ainsi un gradient de colonisation correspondant à une « chronoséquence potentielle » suite à l'abandon des pratiques pastorales le long de laquelle divers compartiments de l'écosystème sont étudiés (figure 2). Pour l'étude sur la pédofaune, deux parcelles forestières ont également été prises en compte (feuillus et résineux).

La végétation est suivie par la méthode du double mètre pour les végétations herbacées [14] et de relevés phytosociologiques pour l'ensemble des communautés [19]. La banque permanente de graines a été échantillonnée en janvier 1993 [19] dans les diverses parcelles de la succession selon les méthodes standardisées [7, 46]. Des échantillons de sols (327 cm³, vingt par station) ont été mis après séchage en condition de culture contrôlées (boîte de culture, cycle 8 h nuit/16 h jour ; température 15/20 °C ; lumière 75/85 W). Les germinations ont été identifiées puis éliminées des boîtes au cours des deux premiers mois. Après cette période, chaque échantillon a été traité à l'acide gibbérellique (1 g/L) et le substrat de chaque boîte de culture perturbé pour lever les dormances éventuelles.

La pédofaune a été échantillonnée de mars 1994 à janvier 1995 [15] le long de la succession potentielle selon le protocole recommandé par le Tropical Biology and Fertility Programme [4]. Tous les deux mois, cinq monolithes de sols (25 × 25 × 10 cm) ont été prélevés dans les parcelles échantillonnées et analysés : les mesures de densité et de biomasse ont porté sur le niveau spécifique pour les vers de terre, le niveau famille pour les autres groupes de la macrofaune. Les parcelles sont également caractérisées par rapport aux conditions pédologiques et stationnelles [15].

2.3. La dimension spatiale de la biodiversité

Des mesures de biodiversité (richesse taxinomique ou nombre d'espèces, équirépartition taxinomique, diversité écologique) ont été réalisées au sein d'un même compartiment (la végétation exprimée et poten-

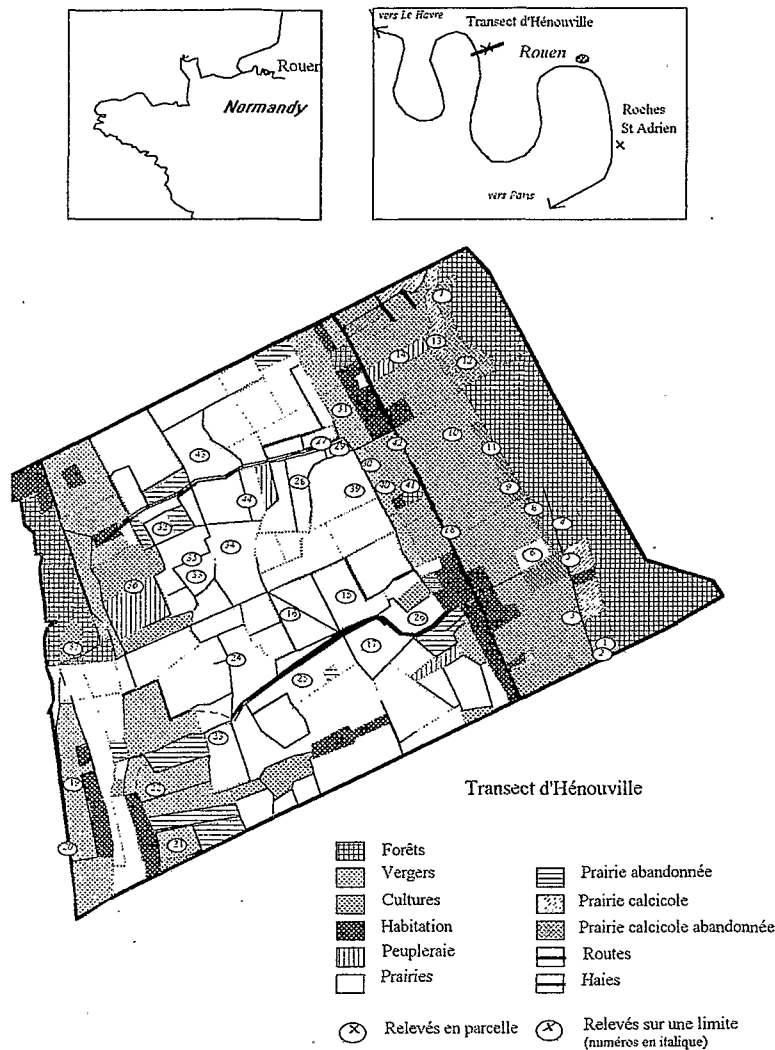


Figure 1. Localisation des deux sites d'étude, et localisation des relevés de végétation effectués sur le transect d'Hénouville.

tielle) dans différents écosystèmes d'une portion de paysage. Les mesures de diversité ont été réalisées sur un transect de paysage (figure 1) couvrant l'ensemble des habitats prairiaux, des pelouses calcicoles aux prairies humides de la vallée [3]. Des relevés botaniques selon la méthode phytosociologique [33] avec une estimation quantitative des contributions spécifiques ont été effectués dans les communautés végétales au sein de parcelles gérées ou abandonnées ou encore dans les talus routiers, lisières ou marges parcellaires, afin de recenser l'ensemble des habitats de la flore des pelouses. Ces relevés ont permis l'estimation de la richesse, de la diversité spécifique (Shannon) et ont servi de base pour les mesures de diversité locale, inter-habitat ou globale [9, 47].

2.4. Analyse et traitement des données

Pour l'analyse successionale, les données biologiques (matrice relevé \times unités taxinomiques) ont été traitées par analyse factorielle des correspondances (AFC), les données stationnelles par analyse en composantes principales (ACP) afin d'identifier les facteurs écologiques discriminants et les gradients faunistiques et floristiques qui leur sont liés. Des profils de distribution des principales espèces végétales ont été établis le long du gradient successional reconstitué. Le choix des espèces est justifié par une analyse complète (AFC et ACP) de l'ensemble des prélèvements (parcelles \times végétation) portant sur la totalité du site de Saint-Adrien qui n'est pas reprise

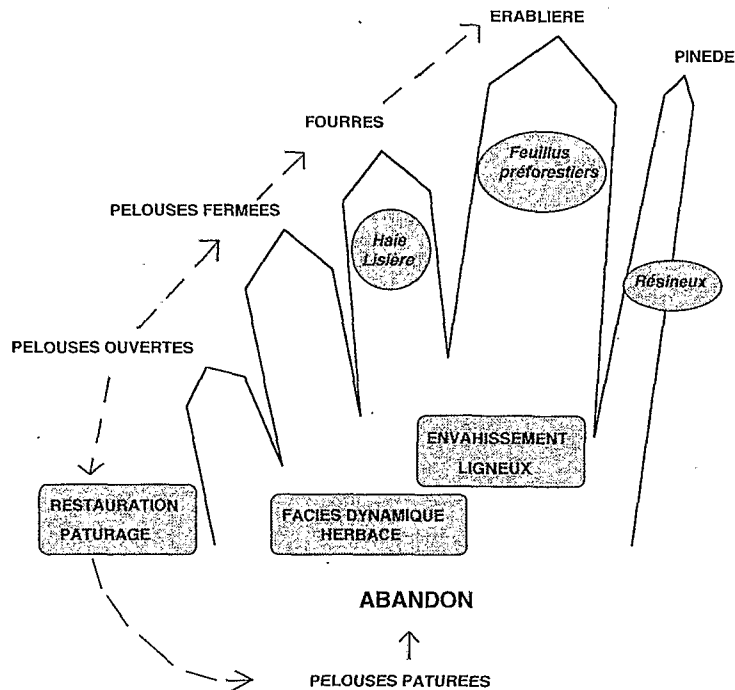


Figure 2. Représentation schématique des successions secondaires rencontrées sur les pelouses calcicoles de la vallée de Seine. La largeur des flèches est indicatrice de la proportion des parcelles qui ont suivi les transformations indiquées. Les flèches extérieures en pointillé indiquent la succession potentielle reconstituée pour l'étude synchronique d'une chronoséquence.

dans cet article [20]. La référence aux groupes fonctionnels d'espèces est réalisée pour la flore [32] en référence aux stratégies C,S,R [29] et la pédofaune [12] en référence aux groupes écologiques anéciques, épigés et endogés. Les données sur la banque de graines sont comparées entre elles et avec la végétation en place à l'aide de coefficients de similarité (Sorensen). Pour l'analyse spatiale, l'utilisation de l'AFC sur le tableau relevés \times espèces a permis également de mesurer les amplitudes d'habitat (AH) des espèces des pelouses calcicoles ainsi que la diversité écologique (DE) des relevés calcicoles par rapport aux autres phytocénoses herbacées du paysage [13]. Ces mesures sont réalisées sur la base des mesures symétriques de variance sur le premier facteur de l'AFC AH est la mesure, pour chaque espèce, de la dispersion des relevés où cette espèce se distribue le long du premier facteur de l'analyse (variance inter-relevé). DE est la mesure pour chaque relevé, de la dispersion des espèces du relevé le long du même facteur (variance intra-relevé).

3. RÉSULTATS

3.1. Étude synchronique des changements successionnels dans divers groupes taxinomiques

3.1.1. Phytocénose

L'étude de la végétation dans les carrés permanents des parcelles pâturées, abandonnées et boisées permet

de reconstituer une chronoséquence et de voir les changements apparus dans la végétation phanérogame (figure 3). Le stade pâturé est caractérisé par une végétation basse plus ou moins ouverte où dominent les espèces mésotrophes calcicoles (*Festuca lemanii*, *Medicago lupulina*, *Trisetum flavescens*). C'est dans ce stade que se retrouvent préférentiellement des espèces thérophytes annuelles (*Linum catharticum*). L'étude sur les exclos de trois ans montre que les premiers changements floristiques affectent peu les compositions floristiques ni même les proportions entre les espèces. La différence est ici essentiellement due à des changements de faciès (hauteur de végétation). La plupart des espèces citées dans les premiers stades régressent, sans pour autant disparaître dans la parcelle abandonnée au profit d'espèces sociales graminéennes (*Brachypodium pinnatum*, *Sesleria albicans*) qui referment progressivement le tapis végétal. Dans le même stade apparaissent des espèces typiques des ourlets calcicoles (*Origanum vulgare*, *Hypericum perforatum*) et les premières plantules de phanérophytes (*Crataegus monogyna*). Le stade des fourrés est marqué par la disparition de la grande majorité des espèces prairiales et la prédominance des phanérophytes. Au plan des stratégies compétitives, la succession pâture-abandon-fourré correspond à un stade initial dominé par les espèces stress-tolérantes et rudérales (S, SC, SR), un stade de transition où dominent les espèces de stratégies intermédiaires (S/CSR,

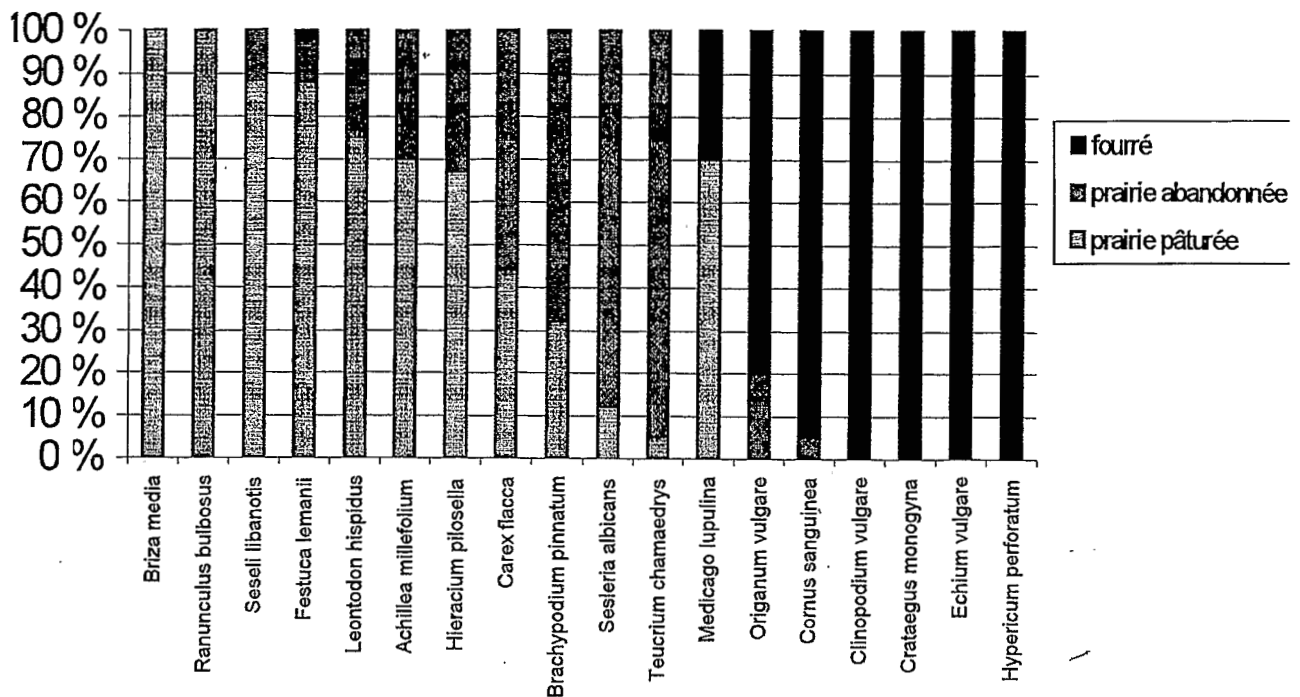


Figure 3. Profil de distribution de quelques espèces végétales le long de la chronoséquence (voir texte pour le choix des espèces).

SC.) et un stade boisé marqué par des espèces productives compétitives (C, CS). Les changements taxinomiques enregistrés dans les phytocénoses au cours des processus successionnels apparaissent relativement limités dans les stades herbacés (coeff. de Sorensen de 0,5 entre les parcelles pâturées et abandonnées) alors qu'ils sont importants des stades herbacés aux stades préforestiers (coeff. de 0,19 entre la pâture et les fourrés, de 0,38 entre les pelouses abandonnées et les fourrés). Le *tableau 1* traduit ces évolutions : peu de variation de la richesse spécifique dans les stades herbacés mais une diminution significative de l'équirépartition des espèces, et la perte importante d'espèces dans les stades préforestiers.

3.1.2. Banques permanentes de graines

Sur les parcelles de la chronoséquence, 38 espèces ont été identifiées dans la banque de graine contre 69 dans la végétation. L'un des traits remarquables est la prédominance constante de trois espèces (*Centaureum erythraea*, *Hypericum perforatum*, *Origanum vulgare*) dans tous les échantillons. Ces trois taxons représentent dans tous les cas environ 85 % des graines ou germinations identifiées. Un autre élément qui dérive des calculs de similarité entre les compositions taxinomiques des banques de graines et la végétation en place

est que les banques de graines des différentes parcelles sont plus similaires entre elles qu'elles ne le sont avec n'importe quelle phytocénose, y compris au sein de la même parcelle. Il en résulte, hormis pour la parcelle pâturée où le coefficient de Sorensen entre la banque de graines et la végétation associée est assez élevé (0,61), une disparité entre la composition de ces deux éléments (coeff. inférieur à 0,40), les banques de graines restant remarquablement stables le long de la chronoséquence. Ce phénomène de disparité est à relier notamment à la présence d'espèces adventices des cultures (*Anagallis arvensis*, *Cerastium arvense*, *Sonchus asper*,...) dans les banques de graines, espèces qui sont absentes des phytocénoses.

3.1.3. Macrofaune du sol

Un total de 78 unités taxinomiques (espèces pour les vers de terre, familles pour les autres groupes) a été échantillonné dans l'ensemble des parcelles de la succession synchronique. L'AFC sur les groupes taxinomiques permet d'identifier les principales variations dans la pédofaune (*tableau II*). Un premier facteur dans l'analyse (46,7 % inertie totale) oppose les communautés dominées par les groupes endogés, i.e. *Coleoptera* (*Melolonthidae*, *Nitidulidae*), le ver de terre *Apporectodea caliginosus* caractérisant les par-

Tableau I. Évolution de trois mesures de la diversité des phytocénose au cours de la chronoséquence. H' est la diversité de Shannon.

	Prairie pâturée	Prairie abandonnée	Fourré
H'	2,49	2,21	2,14
Richesse spécifique	30	36	21
Equirépartition	0,73	0,62	0,70

celles à végétation herbacée (pâturée, exclos, abandonnée) des parcelles où les taxons épigés sont bien représentés, i.e. *Isopoda* (*Oniscidae*) et *Formicidae* sur les parcelles préforestières ou boisées. Le second facteur de l'analyse (34 % inertie totale) isole les communautés épigées à *Gasteropoda* (*Pomatiidae*) et *Diplopoda* (*Glomeridae*, *Iulidae*) des autres taxons épigés (notamment *Lumbriscus castaneus*). L'ACP sur les variables stationnelles permet d'interpréter ces contrastes de communautés en identifiant les gradients environnementaux entre les différentes parcelles (tableau II). Le premier axe de l'analyse est clairement lié à la couverture arborescente. C'est donc un gradient de complexité de structure verticale de la végétation opposant les végétations ouvertes des parcelles boisées. Le second axe est corrélé à un certain nombre de variables pédologiques (C/N de la litière, biomasses herbacées et racinaires, matière organique) qui oppose les stations à litière abondante et peu décomposée (parcelle abandonnée, pinède) des parcelles à sols actifs (pâturée, fourrés et érablière). Cet axe est donc lié à la qualité de la litière apportée par la végétation sur le sol. La variation des indices de diversité mesurés (tableau III) apparaît peu significative, en comparaison de la substitution des groupes écologiques spécifiques le long du gradient de succession.

3.2. La biodiversité des pelouses dans le paysage végétal

L'AFC portant sur le tableau relevé \times espèces des habitats prairiaux du site d'Hénouville montre l'influence des gradients écologiques dans l'organisation du paysage prairial. Le premier gradient est un gradient d'habitats (i.e. pédologique) qui se superpose au gradient topographique de la vallée, des pentes calcaires au fond de vallée alluvionnaire, cela indépendamment de la structure de cet habitat (parcelle, lisière...). Les mesures de diversité inter-habitats (ou diversité β) entre les pelouses *sensu stricto* et les autres habitats montrent des valeurs élevées avec les habitats voisins géographiquement ($\beta = 0,54$ avec les prairies sur colluvions) mais des valeurs non nulles avec les habitats éloignés à la fois géographiquement sur le transect mais aussi écologiquement sur le gradient d'habitats ($\beta = 0,07$ avec les prairies alluvionnaires humides), ce qui signifie que certaines espèces exploitent une large gamme du gradient d'habitats. L'amplitude d'habitat a donc été évaluée à l'aide de la mesure, pour chaque espèce, de la variance inter-relevés le long du premier facteur de l'analyse (dispersion des relevés où l'espèce se distribue). On distingue les espèces de niche étroite en extrémité du gradient (e.g. *Anthyllis vulneraria*, *Anacamptis pyramidalis*, *Helianthemum nummularium*,...) qui sont inféodées à l'habitat calcicole des espèces de niche large (*Leucanthemum vulgare*, *Daucus carota*, *Arrhenatherum elatius*,...) en position médiane pour lesquelles les pelouses calcicoles ne sont qu'un habitat possible. La mesure de la variance intra-relevés pour l'ensemble des relevés du transect (dispersion des espèces appartenant au relevé le long du premier facteur de l'analyse) montre que les relevés des pelouses, avec ceux situés en bords de route ou de parcelles, possèdent la

Tableau II. Coordonnées factorielles des variables de l'ACP et des groupes taxinomiques de l'AFC à forte contribution pour les deux premiers axes.

Variables utilisées pour l'ACP	Coordonnées factorielles		Groupes taxinomiques utilisés pour la CA	Coordonnées factorielles	
	Facteur I (75,79 %)	Facteur II (15,91 %)		Facteur I (46,66 %)	Facteur II (34,03 %)
Biomasse herbacée	19,85	-14,74	<i>Densité</i>		
Biomasse racinaire	6,46	-13,89	Formicidés épigés	1,25	-0,76
Arbres et buisson	-45,57	-5,55	Coleoptères endogés	-0,75	-0,42
Litière ratio C/N	-3,42	-9,36	Diplopodes	0,33	1,22
Matière organique	-12,58	-4,03	<i>Biomasse</i>		
			Vers épigés	0,73	-0,44
			Formicidés épigés	1,43	-0,77
			Coleoptères endogés	-0,84	-0,4
			Diplopodes	0,35	1,86
			Isopodes	0,82	0,09
			Gastropodes	0,6	0,81

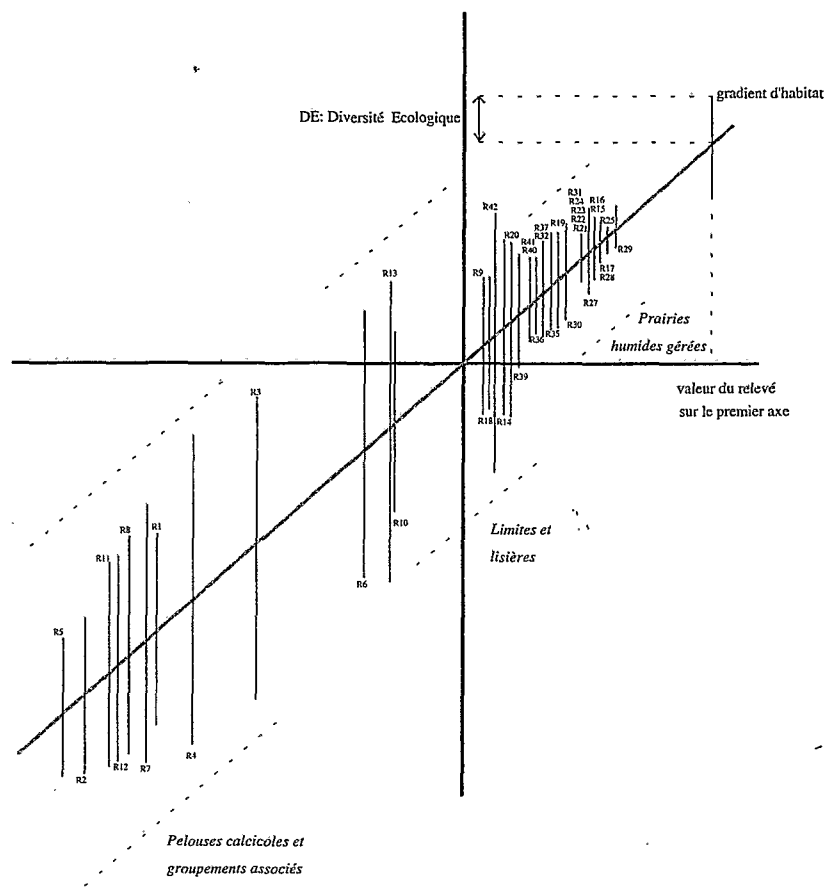


Figure 4. Variation de la diversité écologique des 44 relevés effectués dans le transect paysager. Les barres verticales représentent pour chaque relevé la variance de la distribution des espèces du relevé le long du premier facteur de l'AFC.

Tableau III. Évolution de trois mesures de la diversité de la pédo-faune au cours de la chronoséquence. H' est la diversité de Shannon.

	Prairie paturée	Exclos	Prairie abandonnée	Fourré	Bois
H'	1,6	2,0	2,6	2,5	2,7
Richesse spécifique	39	46	42	39	44
Equirépartition	0,3	0,35	0,48	0,48	0,49

diversité écologique la plus élevée, par opposition aux prairies humides de la vallée (figure 4).

4. DISCUSSION

4.1. Dynamique successionale et facteurs d'inertie

L'abandon du pâturage des pelouses calcicoles constitue une menace clairement identifiée pour la biodiversité de ces écosystèmes dans tout le nord-ouest de

l'Europe [22, 26, 34]. D'une façon générale, les études sont maintenant nombreuses concernant les facteurs de contrôle de la biodiversité de ces écosystèmes à l'échelle de la phytocénose [30, 41] qu'il s'agisse des interactions compétitives entre les espèces [11, 39] ou des gradients écologiques qui les conditionnent [2, 10]. La prise en compte de référentiels espace/temps dans l'évaluation de cette biodiversité est beaucoup moins systématique, y compris dans les études sur les successions végétales qui concernent des pas de temps généralement restreints [28].

Une lacune des études sur les changements successionnels est notamment l'absence de prise en compte de plusieurs groupes taxinomiques ou de plusieurs compartiments fonctionnels des écosystèmes [37]. Nos travaux montrent en particulier que les changements dans ces groupes peuvent se réaliser à des vitesses variables le long du même gradient successional. L'arrêt du pâturage des coteaux calcicoles

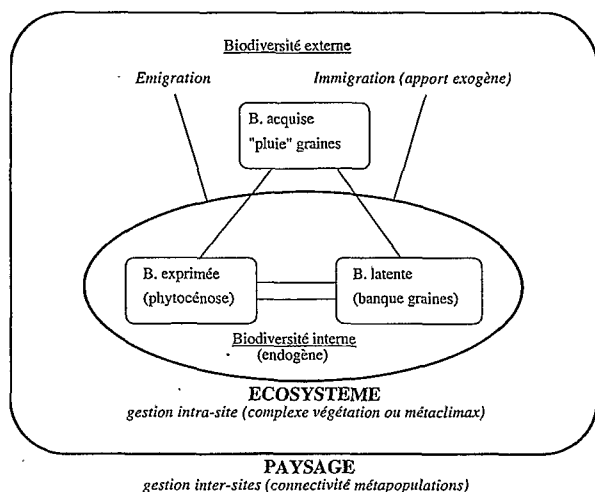


Figure 5. Problèmes d'échelles dans la définition de la biodiversité potentielle dans un écosystème : la notion d'unité fonctionnelle.

conduit, dans un premier temps, à la fermeture de la végétation (faciès de pelouse haute des exclos de trois ans) qui va transformer les conditions stationnelles pédoclimatiques. Les changements dans la végétation, comme dans la macrofaune qui lui semble liée au moins sur le plan structurel, n'apparaissent vraiment flagrants qu'aux stades où la dynamique arborescente est bien amorcée. Le potentiel séminal permanent de ces sols semble en revanche remarquablement stable dans sa composition par rapport aux changements observés dans les phytocénoses (figure 5).

Il existe donc des phénomènes d'inertie dans certains compartiments tandis que d'autres subissent une évolution importante. Les facteurs moteurs de ces inerties sont parfois à rechercher dans des trajectoires passées comme il a été montré pour le rôle des pratiques culturelles anciennes et leurs relations avec la vitesse de colonisation arborée des pelouses abandonnées [20, 28].

4.2. Organisation écologique des écosystèmes calcicoles

Ces décalages dans la dynamique des divers compartiments suggèrent la difficulté d'un diagnostic des écosystèmes se basant sur une mesure de biodiversité à l'intérieur d'une seule composante biologique, même si celle-ci est considérée comme un bon intégrateur des conditions générales de l'écosystème. Ainsi, si les mesures classiques de la biodiversité dans la végétation sont de bons indicateurs de l'histoire et de la « qualité environnementale » d'un écosystème [8, 24], elles ont une faible valeur prédictive sur le statut dynamique, les potentialités évolutives et le fonctionne-

ment écologique de l'écosystème. Au contraire, les performances des écosystèmes paraissent davantage liées aux attributs fonctionnels des espèces qui les composent [31, 35, 38] plutôt qu'au nombre d'espèces elles-mêmes. Cela signifie en particulier, que la diversité fonctionnelle est plus susceptible que la diversité spécifique de mesurer les performances d'un écosystème. Le type de mesure, la nature des entités biologiques mesurées (groupes taxinomiques ou fonctionnels) prennent toute leur importance dans cette optique. Cependant, si les résultats expérimentaux soulignent que « toutes les espèces (au sein de la végétation) ne sont pas équivalentes » [51], il paraît également évident que tous les assemblages d'espèces (les communautés) ne sont pas non plus équivalents. La mesure de la diversité écologique au sein des phytocénoses [13], en évaluant la dispersion des optimums écologiques des espèces, rend compte de la cohérence de l'assemblage de ces espèces au sein de la communauté et pourrait constituer une voie complémentaire d'évaluation de certaines performances d'un écosystème comme sa stabilité [6].

Au-delà de l'analyse par compartiment (la végétation par exemple), une évaluation globale de la biodiversité dans un écosystème et des processus qu'elle implique n'est guère faisable que dans des systèmes très simplifiés [40]. On pense par exemple aux nombreuses et complexes inter-relations sol-végétation-pédofaune qui régissent des processus clés dans un écosystème naturel [36]. De plus, nos résultats montrent des décalages entre compartiments au cours d'une dynamique successionale sur les pelouses calcicoles. Ce point suggère que certains attributs fonctionnels des écosystèmes, davantage liés à un compartiment particulier, puissent évoluer à des rythmes différents les uns par rapport aux autres. L'approche dynamique est ici fondamentale pour l'analyse de la signification de la biodiversité. Si c'est bien l'estimation des « attributs vitaux des écosystèmes » [5] qui peut donner à la biodiversité sa signification fonctionnelle, encore faut-il que ces attributs soient définis par rapport aux entités biologiques qui les conditionnent.

Les décalages entre les compartiments (par exemple sol-végétation) renseignent sur l'état dynamique des écosystèmes comme sur les processus écologiques. Les mesures globales (inter-compartiments) de biodiversité doivent donc tenir compte de cette organisation écologique des écosystèmes qui peut se définir comme la cohérence des assemblages des compartiments. À titre d'exemple, une première analyse menée sur les activités biologiques des sols le long de la succession reconstituée montre que l'abandon des pelouses calcicoles pâturées initie un changement important et rapide (dès l'exclos) du turn-over de la matière organique. Ce phénomène affecte la biologie du sol des pelouses, moins en terme quantitatif (inertie de la

l'évolution de la matière organique globale), que sur le plan qualitatif (modification rapide de la dynamique du carbone) (Loquet et Haouche, comm. pers.). Ces « attributs vitaux » (activités déshydrogénasique et saccharasique du sol) semblent donc avoir réagi très rapidement à des modifications des conditions écologiques locales (absence de l'animal pâturant, hauteur de la végétation, microclimat au sol,...) alors que la composition floristique est restée, à ce stade, inchangée (inertie du détecteur végétation). Ce type d'évolution est aussi noté pour la pédofaune (réponse rapide des anéciques et épigés au facteur abandon).

4.3. La notion d'unité fonctionnelle et son application à la conservation et la restauration de la biodiversité

Le gestionnaire d'espaces naturels pose généralement sa problématique en terme de conservation d'une richesse spécifique dans certains sites et de restauration des biocénoses dans d'autres. Concernant les pelouses calcicoles, la notion d'île d'habitat illustre assez bien leur situation généralement enclavée dans des contextes paysagers semi-urbains ou agricoles [44]. Si les modèles de la biologie insulaire ont fait florès dans la biologie de la conservation [9], de nombreuses recherches ont cependant remis à l'honneur les critères de gestion (i.e., régime des perturbations) pour expliquer l'évolution de la richesse spécifique des communautés, notamment dans les écosystèmes prairiaux [27].

Ces deux approches complémentaires doivent rester la base des opérations de conservation et de restauration de la biodiversité dans les écosystèmes calcicoles. Il s'agit ici, ou bien de conserver une biodiversité exprimée dans la phytocénose, ou bien de restaurer cette biodiversité en rétablissant les conditions d'expression de la banque de graine ou en favorisant les processus d'acquisition de semences extérieures à l'écosystème (autres parcelles, limites ou bords de route,...). La dimension spatiale des écosystèmes est importante parce que les communautés ne sont qu'un sous-échantillon à l'intérieur d'un pool régional d'espèces qui constituent le cortège théorique potentiel [9, 25] et parce que les espèces végétales des communautés de pelouses calcicoles ne sont pas toutes strictement inféodées à ces milieux comme en témoigne les mesures d'amplitude d'habitats. L'échelle de gestion définissant une « unité fonctionnelle » de la végétation (figure 5) est donc bien celle qui considère l'ensemble de cette biodiversité potentielle à l'échelle régionale (pool d'espèces).

5. CONCLUSION

Les perspectives de recherches sont multiples, concernant l'évaluation de la biodiversité des écosys-

tèmes et sa signification fonctionnelle. Les recherches actuelles permettent d'identifier des corrélations sur des systèmes très simplifiés [40, 48] mais sont peu explicites en ce qui concerne des écosystèmes naturels plus complexes. Nos travaux, qui se basent sur le modèle biologique des pelouses calcicoles, vont se développer selon deux axes : a) une approche spatiale dans le contexte de la vallée de la Seine, concernant la pertinence des échelles d'évaluation de la biodiversité dans les compartiments ; les notions de diversité écologique, d'amplitude d'habitats et d'unités fonctionnelles sont ici centrales car elles reposent respectivement sur des référentiels régionaux à l'échelle du paysage pour les deux premières, sur l'approche spatiale des phénomènes d'emigration, immigration et compétition pour la dernière ; b) une approche fonctionnelle dans le contexte d'études interdisciplinaires sur les interactions sol-faune-végétation. La notion d'organisation écologique des écosystèmes sera d'autant plus fructueuse qu'elle permettra de mesurer les processus écologiques clés (attributs vitaux) en relation avec l'état dynamique de certaines composantes (e.g., compartiments) des systèmes étudiés.

Remerciements

Les auteurs tiennent à remercier M. Loquet et L. Haouche pour la communication de données sur les activités biologiques des sols ; le professeur P.N. Frileux, directeur du laboratoire d'écologie pour ses conseils et son assistance dans ce travail. Trois lecteurs anonymes nous ont également permis d'améliorer une première version de cet article. Ces travaux ont été réalisés grâce au support financier du ministère de l'Environnement (DGAD-SRAE, 94220).

RÉFÉRENCES

- [1] Académie des sciences, Biodiversité et environnement, Rapport de l'Académie des sciences n°33, Lavoisier, Paris, 1995, 88p.
- [2] Alard D., Bance J.F., Frileux P.N., Grassland vegetation as an indicator of the main agro-ecological factors in a rural landscape: consequences for biodiversity and wildlife conservation in central Normandy (France), *J. Env. Manag.* 42 (1994) 91-109.
- [3] Alard D., Poudevigne I., Les facteurs de contrôle de la biodiversité dans un paysage rural : une approche agro-écologique, *Ecologie* 28 (1997) 25-38.
- [4] Anderson J.M., Ingram J. (Eds.), *Tropical Soil Biology and Fertility. A Handbook of Methods*, C.A.B., Oxford, 1993.
- [5] Aronson J., Floret C., Le Floc'h E., Ovalle C., Pontanier R., Restoration and rehabilitation of degraded ecosystems in arid and semi-arid lands, *Restor. Ecol.* 1 (1993) 8-17.
- [6] Balent G., Construction of a reference frame for studying changes in species composition in grasslands: the example of an old-field succession, *Options Méditerranéennes, Série Séminaires*, 15 (1991) 73-81.
- [7] Barralis G., Chadoeuf R., Potentiel semencier des terres arables, *Weed Res.* 27 (1987) 417-424.
- [8] Blandin P., Bio-indicateurs et diagnostic des systèmes écologiques, *Bull. Ecol.* 17 (1986) 215-306.
- [9] Blondel J., *Biogéographie. Approche écologique et évolutive*, Masson, Paris, 1995, 297 p.

- [10] Bobbink R., Effects of nutrient enrichment in Dutch chalkgrassland, *J. Appl. Ecol.* 28 (1991) 28–41.
- [11] Bobbink R., Willems J.H., Increasing dominance of *Brachypodium pinnatum* (L.) Beauv. in chalk grasslands: a threat to a species-rich ecosystem, *Biol. Cons.* 40 (1987) 301–314.
- [12] Bouche M.B., Lombriciens de France. Écologie et systématique, INRA, Paris, 1972, 671 p.
- [13] Chessel D., Lebreton J.D., Prodon R., Mesures symétriques d'amplitude d'habitat et de diversité intra-échantillon dans un tableau espèces-relevés : cas d'un gradient simple, *C.R. Acad. Sci. Paris* 295 (1982) 83–88.
- [14] Daget P., Poissonet J., Une méthode d'analyse phytologique des prairies, *Ann. Agron.* 22 (1971) 5–41.
- [15] Decaens T., Dutoit T., Alard D., Lavelle P., Factors influencing soil macrofaunal communities in post-pastoral successions in western France, *Appl. Soil Ecol.* (1998) (sous presse).
- [16] De Foucault B., Frileux P.N., Étude phytosociologique des corniches et côtes calcaires de la basse vallée de la Seine (des Andelys à Rouen), *Doc. Phytos.* 11 (1988) 159–183.
- [17] Duffey E., Morris M.G., Sheail J., Ward L.K., Wells D.A., Wells T.C.E., Grassland ecology and wildlife management, Chapman and Hall, Londres, 1974, 281 p.
- [18] Dutoit T., Successions végétales secondaires des pelouses calcicoles de Haute Normandie : approche multi-niveaux et gestion conservatoire, thèse, univ. Rouen, France, 1995.
- [19] Dutoit T., Alard D., Permanent seed bank in chalk grasslands under various management régimes: their role in the restoration of species-rich plant communities, *Biodiv. Conserv.* 4 (1995) 939–950.
- [20] Dutoit T., Alard D., Mécanisme d'une succession végétale secondaire en pelouse calcicole : une approche historique, *C.R. Acad. Sci. Paris* 318 (1995) 897–907.
- [21] Dutoit T., Alard D., Biodiversité actuelle et potentielle des écosystèmes prairiaux calcicoles : influence de la gestion sur les phytocénoses et les banques de graines, in: Biodiversité et gestion des écosystèmes prairiaux, *Acta Bot. Gallica* 143 (1996) 431–440.
- [22] Dutoit T., Alard D., Les pelouses calcicoles du nord-ouest de l'Europe (*Brometalia erecti* Br.BI. 1936) : analyse bibliographique, *Ecologie* 27 (1996) 5–34.
- [23] Dutoit T., Cappelaeere M., Alard D., Pratiques agro-pastorales anciennes et évolution des paysages de Haute-Normandie : l'exemple des pelouses calcicoles, *Act. Mus. Rouen* (1994) 10–39.
- [24] Ejrnaes R., Bruun H.H., Prediction of grassland quality for environmental management, *J. Env. Manag.* 41 (1995) 171–183.
- [25] Eriksson O., The species-pool hypothesis and plant community diversity, *Oikos* 68 (1993) 371–374.
- [26] Gehu J.M., La végétation des pelouses calcaires, *Coll. phyto.* 11, Cramer, Vaduz, 1984, 647 p.
- [27] Gibson C.W.D., Management history in relation to changes in the flora of different habitats on an Oxfordshire estate, *England. Biol. Cons.* 38 (1986) 217–232.
- [28] Gibson C.W.D., Brown V.K., Grazing and vegetation change: deflected or modified succession, *J. Appl. Ecol.* 29 (1992) 120–131.
- [29] Grime J.P., Vegetation classification by reference to strategies, *Nature* 250 (1974) 26–31.
- [30] Grime J.P., Mechanisms promoting floristic diversity in calcareous grasslands, in: Hillier S.H., Walton D.W.H., Wells D.A. (Eds.), *Calcareous grasslands: ecology and management*, Bluntisham Books, Huntingdon, 1990, pp. 51–56.
- [31] Grime J.P., Biodiversity and ecosystem function: the debate deepens, *Science* 277 (1997) 1260–1261.
- [32] Grime J.P., Hodgson J.G., Hunt R., Comparative plant ecology: a functional approach to common British species, Unwin Hyman, Londres, 1988, 742 p.
- [33] Guinochet M., *Phytosociologie*, Masson, Paris, 1973.
- [34] Hillier S.H., Walton D.W.H., Wells D.A. (Eds.), *Calcareous Grasslands: Ecology and Management*, Bluntisham Books, Huntingdon, 1990, 193 p.
- [35] Hooper D.U., Vitousek P.M., The effects of plant composition and diversity on ecosystem processes, *Science* 277 (1997) 1302–1305.
- [36] Lavelle P., Lattaud C., Trigo D., Barrois I., Mutualism and biodiversity in soils, in: Collins H.P., Robertson G.P., Klug M.J. (Eds.), *The significance and regulation of soil biodiversity*, Kluwer Acad. Pub., Pays-Bas, 1995, pp. 23–33.
- [37] Mac Cook L.J., Understanding ecological community succession: causal models and theories, a review, *Vegetatio* 110 (1994) 115–147.
- [38] Mac Gillivray C.W., Grime J.P., ISP team, Testing prediction of the resistance and resilience of vegetation subjected to extreme events, *Funct. Ecol.* 9 (1995) 640–649.
- [39] Mortimer S.R., Root length / leaf area ratios of chalk grassland perennials and their importance for competitive interactions, *J. Veg. Sci.* 3 (1992) 665–672.
- [40] Naeem S., Thompson L.J., Lawler S.P., Lawton J.H., Woodfin R.M., Declining biodiversity can alter the performance of ecosystems, *Nature* 368 (1994) 734–737.
- [41] Palmer M.W., Variation in species richness: towards an unification of hypothesis, *Folia Geobot. Phytotax.* 29 (1994) 511–530.
- [42] Peet R.K., The measurement of species diversity, *Ann. Rev. Ecol. Syst.* (1974) 285–307.
- [43] Poudevigne I., Dynamique des paysages ruraux de la haute Normandie (France). Analyse comparée, déterminisme et conséquences environnementales, thèse, univ. Rouen, France, 1996.
- [44] Poudevigne I., Van Rooij S.A.M., Morin P., Alard D., Dynamics of rural landscapes and their main driving factors: a case study in the Seine valley, Normandy, France, *Landscape Urban Plann.* 38 (1997) 93–103.
- [45] Prendergast J.R., Quinn R.M., Lawton J.H., Eversham B.C., Gibbons D.W., Rare species, the coincidence of diversity hotspots and conservation strategies, *Nature* 365 (1993) 335–337.
- [46] Roberts H.A., Seed banks in soils, *Adv. Appl. Biol.* 6 (1981) 1–55.
- [47] Scheiner S.M., Rey-Benayas J.M., Global patterns of plant diversity, *Evol. Ecol.* 8 (1994) 331–347.
- [48] Schulze E.D., Mooney H.A. (Eds.), *Biodiversity and ecosystem function*, Springer Verlag, Berlin, 1994, 525 p.
- [49] Solbrig O.T., From genes to ecosystems: a research agenda for biodiversity, IUBS-Scope-Unesco, Cambridge, 1991, 124 p.
- [50] Solbrig O.T., Van Emden H.M., Van Oordt P.G.W.J. (Eds.), *Biodiversity and global change*, IUBS, Cab International, Wallingford, 1994, 227 p.
- [51] Tilman D., Knops J., Wedin D., Reich P., Ritchie M., Siemann E., The influence of functional diversity and composition on ecosystem processes, *Science* 277 (1997) 1300–1302.

1998

Vol. 19 No. 3

May
June

ACTA

OECOLOGICA

INTERNATIONAL JOURNAL OF ECOLOGY

**Biodiversity
and Ecosystem
Functioning**

edited by LUC ABBADIE
and GÉRARD LACROIX

PM 186
- 3 AOUT 1998
Sc. Veg. & Anim.

ELSEVIER

ISSN 1146-609X